

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

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⁾
内田 煌二¹⁾・中村 徹¹⁾・奥泉 久人⁵⁾・陶山 佳久⁶⁾・高橋智恵美¹⁾

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

2. Adjustment of distorted segregation ratio caused by embryonic lethal genes in linkage analysis of co-dominant loci

Kihachiro OHBA¹⁾, Hisao KAWASAKI²⁾, Noritsugu KURAMOTO³⁾,
Nobuhiro TOMARU¹⁾, Yoshihiko TSUMURA⁴⁾, Koji UCHIDA¹⁾,
Toru NAKAMURA¹⁾, Hisato OKUIZUMI⁵⁾,
Yoshihisa SUYAMA⁶⁾, and Chiemi TAKAHASHI¹⁾

目 次

はじめに	38
1. 連鎖分析計算方法	39
1) 複対立遺伝子座および胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価計算の組立	39
2) 戻し交雑型における組換え価の計算方法	43
(1) 戻し交雑型, B-I型における組換え価の計算方法	43
(2) 戻し交雑型, B-II型における組換え価の計算方法	46
(3) 戻し交雑型, B-III型における組換え価の計算方法	50

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

3) 自殖型における組換価の計算方法	55
(1) 自殖型, S-I型における組換価の計算方法	55
(2) 自殖型, S-II型における組換価の計算方法	58
(3) 自殖型, S-III型における組換価の計算方法	61
2. 連鎖分析の実例計算結果	65
3. 結果の検討	68
要 旨	70
引用文献	71
Summary	72

付 属 資 料

附属資料 目次	74
説 明	75
A 胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換価の計算方法	77
1. S-II-(2)	
自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1) におけるアイソザイム遺伝子座間の組換価の計算方法	77
2. S-III-(2)	
自殖型, S-III型 (1:1:1:1)×(1:1:1:1) におけるアイソザイム遺伝子座間の組換価の計算方法	81
B 胚致死遺伝子座が存在する場合の組換価の計算方法	84
1. B-II-(4)-(i)	
戻し交雑型, B-II型 (1:2:1)×(1:1) におけるアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換価の計算方法	84
2. B-III-(4)-(i)	
戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1)×(1:1) におけるアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換価の計算方法	86
C 戻し交雑型においてアイソザイム2遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の期待頻度と組換価の計算方法	89
1. 戻し交雑型, B-I型 (1:1)×(1:1) における期待頻度と組換価の計算方法	89
B-I-(4)-(i) 表-1 (1)	89
B-I-(4)-(ii) 表-1 (2)	90
B-I-(4)-(iii) 表-1 (3)	91

2. 戻し交雑型, B-II型 (1:2:1)×(1:1)における期待頻度と組換え価の計算方法	
.....	92
B-II-(4)-(i) 表-2 (1)	92
B-II-(4)-(ii) 表-2 (2)	94
B-II-(4)-(iii) 表-2 (3)	96
3. 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1)×(1:1)における期待頻度と組換え価の計	
算方法	98
B-III-(4)-(i) 表-3 (1)	98
B-III-(4)-(ii) 表-3 (2)	100
B-III-(4)-(iii) 表-3 (3)	102
D 自殖型においてアイソザイム2遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の期	
待頻度と組換え価の計算方法	104
1. 自殖型, S-I型 (1:2:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の	
計算方法	104
S-I-(4)-(i) 表-4 (1)	104
S-I-(4)-(ii) 表-4 (2)	108
S-I-(4)-(iii) 表-4 (3)	112
2. 自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法	
.....	116
S-II-(4)-(i) 表-5 (1)	116
S-II-(4)-(ii) 表-5 (2)	120
S-II-(4)-(iii) 表-5 (3)	124
3. 自殖型, S-III型 (1:1:1:1)×(1:1:1:1)における期待頻度と組換え価の計	
算方法	128
S-III-(4)-(i) 表-6 (1)	128
S-III-(4)-(ii) 表-6 (2)	132
S-III-(4)-(iii) 表-6 (3)	136

はじめに

スギはわが国の林業樹種として最も重要な樹種であり、現在人工林面積約1,000万 haのうち450万 ha (44%) を占めている。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、スギについては、約3,600本の精英樹が選抜された。これらのクローンによる採種園、採穂園が造成され、それらから生産された種苗は事業造林に普及されている。その平成元年度の普及率は新植造林面積の67%を占めている。また、昭和45年度から発足した気象害抵抗性育種事業において、寒さの害及び雪の害に対してそれぞれ約3,400個体、1,700個体の抵抗性個体が選抜されている。現在、将来のスギの育種の新しい展開のため、将来世代の育種について交雑育種プロジェクトが進行中である。

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

一方、スギにおける主働遺伝子の報告は、千葉(1953)のミドリスギの劣性遺伝子が最初である。その後、大庭ら(1967, 1969, 1973)、菊池(1977, 1980)により、精英樹等の自殖や人工交雑の結果、白子・黄子・淡緑色苗等の色素異常、矮性や幹・枝葉の異常形態、さらに胚致死をもたらす劣性遺伝子が検出された。そして、これらの劣悪遺伝子がかなりの数のスギ精英樹に隠しもたれていることが判明した。胚致死遺伝子は劣性ホモ接合型の場合、胚の発生途上のいずれかの時点で胚形成を阻害し、不稔種子を生ずると考えられるもので、直接観察できない。しかし、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他)。また、スギの針葉を試料としてアイソザイム分析が行われ、10酵素種、計16遺伝子座が検出され(TSUMURA *et al.*, 1989, 奥泉ら1989, 1990)、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。

さらに分子生物学における核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。

本論文ではアイソザイム、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提示した。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、筑波大学

農林学系菊池文雄教授に感謝申しあげる。

1. 連鎖分析計算方法

1) 複対立遺伝子座および胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価計算の組立

スギのアイソザイムあるいはRFLPの連鎖分析において交雑のため両親として使用する品種、個体のアイソザイムあるいはRFLPの遺伝子型を事前に調査しておけば、交雑後代における各遺伝子型の期待分離比の予測ができる。その際、複対立遺伝子および胚致死遺伝子の存在を考慮する必要がある。

表-1にアイソザイムの複対立遺伝子が存在する場合と存在しない場合に、二つのアイソザイム遺伝子座 (D , F) の独立遺伝について、戻し交雑型（二重ヘテロ×二重ホモ，二重ヘテロ×ホモ・ヘテロ）および自殖型（二重ヘテロ×二重ヘテロ）における分離比の2元表を示した。

戻し交雑型において、複対立遺伝子が存在しなければ、 $(1:1) \times (1:1) = 1:1:1:1$ あるいは $(1:2:1) \times (1:1) = 1:1:2:2:1:1$ の分離比が予測される。1座において複対立遺伝子が存在する場合には $(1:1:1:1) \times (1:1) = 1:1:1:1:1:1:1:1$ の分離比が期待される。

自殖型において、複対立遺伝子が存在しない場合は $(1:2:1) \times (1:2:1) = 1:2:1:2:4:2:1:2:1$ の9項の分離比が予測される。また1座に複対立遺伝子が存在している場合には、前項のヘテロ遺伝子型の項が2分割され、 $(1:1:1:1) \times (1:2:1) = 1:1:1:1:2:2:2:2:1:1:1:1$ の12項の分離比となる。2座とも複対立遺伝子が存在する場合には $(1:1:1:1) \times (1:1:1:1)$ の16項の分離比となる。

表-1において、アイソザイムの D , F 両遺伝子座（共優性）間に連鎖がある場合、さらに胚致死遺伝子座 (L) が関与している場合には独立遺伝で予測される分離比と異なる分離比となり、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。特に両アイソザイム遺伝子座が独立であり、かつそのアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合も考慮する必要がある。

表-2に共優性遺伝子2座 (D , F) と胚致死遺伝子座 (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) による最適の予測遺伝子型構成の判定の流れ図を示した。この表では自殖型のS-I型を例示し、分離比の検定は① D と② F の個別の分離比および③ D と F を組合せた分離比（連鎖の検定）の3者の χ^2 検定を行い、それらの結果により、有意差の有 (SIG)・無 (NS), 胚致死遺伝子座 (L) との関係解析する手順を示した。

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) D , F の両遺伝子座が独立の場合

① D についての分離比がNS

② F についての分離比がNS

③ D , F についての分離比がNS

表-1 アイソザイム遺伝子座の複対立遺伝子の有無による期待分離比

Table 1 Expected segregation ratio of isozyme loci with or without multiple alleles.

Cross type	No multiple allele		multiple allele			
			1 locus		2 loci	
Backcross type (Double hetero) × (Double homo)	B-I $F(1:1)$					
		$FF(Ff)$	$Ff(ff)$	Sum		
	D DD	1	1	2		
	\downarrow (Dd)					
	\vdots Dd	1	1	2		
	\downarrow (dd)					
	Sum	2	2	4		
	[See Tables 3, 4]					
(Double hetero) × (Homo, hetero)	B-II $F(1:1)$		B-III $F(1:1)$			
		$FF(Ff)$	$Ff(ff)$	Sum	FF	Ff Sum
	D DD	1	1	2	D DD	1 1 2
	\downarrow (Dd)				\downarrow (Dd)	1 1 2
	\vdots Dd	2	2	4	\vdots Dd	1 1 2
	\downarrow dd	1	1	2	\downarrow De	1 1 2
	Sum	4	4	8	\downarrow de	1 1 2
	[See Tables 5, 6]		[See Tables 7, 8]			
Selfing type (Double hetero)	S-I $F(1:2:1)$		S-II $F(1:2:1)$		S-III $F(1:1:1:1)$	
		FF Ff ff Sum		FF Ff ff Sum		FF Ff Fh fh Sum
	D DD	1 2 1 4	D DD	1 2 1 4	D DD	1 1 1 1 4
	\downarrow (Dd)				\downarrow (Dd)	1 1 1 1 4
	\vdots Dd	2 4 2 8	\vdots Dd	1 2 1 4	\vdots Dd	1 1 1 1 4
	\downarrow dd	1 2 1 4	\downarrow De	1 2 1 4	\downarrow De	1 1 1 1 4
	Sum	4 8 4 16	\downarrow de	1 2 1 4	\downarrow de	1 1 1 1 4
	[See Tables 9, 10]		[See Tables 11, 12]		[See Tables 13, 14]	

Capital letters: Genes for fast migrating allozymes
 Small letters: Genes for slow migrating allozymes

(2) D, F の両遺伝子座が連鎖している場合

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

表-2 共優性遺伝子2座(D, F)と胚致死遺伝子座(L)が関与している場合の想定分離比の χ^2 検定
 なお,本研究においては3遺伝子座が関与する場合の組換え価の計算式の誘導に際し,キアズ
 マ干渉がないものと仮定して数式の整理をした。すなわち, DFL/dfl 遺伝子型の配偶子分離
 について,組換え価を $D-F:r, D-L:p, F-L:s$ とした場合, $p=r+s-2rs$ となるものと仮定した。

Table 2 Chi-square test on segregation ratio in two co-dominant loci (D, E) and with or without
 linked embryonic lethal loci (L).

Moreover, in this study, formulas of calculation of linkage value are made with an assump-
 tion that there is no chiasma interference. Namely, in the genotype of DFL/dfl with recom-
 bination values of $D-F:r, D-L:p$ and $F-L:s$, p will have a value of $r+s-2rs$.

	No embryonic lethal locus		Embryonic lethal locus	
	No linkage between isozyme loci	Linkage between isozyme loci	No linkage between isozyme loci, an embryonic lethal locus is linked with an isozyme locus	Linkage between isozyme loci, and an embryonic lethal locus is also linked with the isozyme loci
	Selfing type			
	S-I-(1)	S-I-(2)	S-I-(3)	S-I-(4)
Arrange-ment of loci	$\frac{D}{d} \quad \frac{F}{f}$	$\frac{DF}{df}$	(i) $\frac{DL_1}{dl_1} \quad \frac{F}{f}$	(i) $\frac{DFL}{dfl}$
Chi-square test	①S.R. for D:NS ②S.R. for F:NS ③S.R. for D,F:NS	①S.R. for D:NS ②S.R. for F:NS ③S.R. for D,F:SIG	①S.R. for D:SIG ②S.R. for F:NS ③S.R. for D,F:NS	①S.R. for D:SIG or NS ②S.R. for F:SIG or NS ③S.R. for D,F:SIG
			(ii) $\frac{D}{d} \quad \frac{FL_2}{fl_2}$	(ii) $\frac{FDL}{fdl}$
			①S.R. for D:NS ②S.R. for F:SIG ③S.R. for D,F:NS	①S.R. for D:SIG or NS ②S.R. for F:SIG or NS ③S.R. for D,F:SIG
			(iii) $\frac{DL_1}{dl_1} \quad \frac{FL_2}{fl_2}$	(iii) $\frac{DLF}{dlf}$
			①S.R. for D:SIG ②S.R. for F:SIG ③S.R. for D,F:NS	①S.R. for D:SIG or NS ②S.R. for F:SIG or NS ③S.R. for D,F:SIG

S.R.: Segregation ratio
 NS : Not significant
 SIG: Significant at 5 or 1% level

(3) D, F の両遺伝子座が独立で,胚致死遺伝子座が存在している場合

(i) D 遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖している場合

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

(ii) F 遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖している場合

- ① D についての分離比がNS

②Fについての分離比がSIG

③D, Fについての分離比がNS

(iii) D, Fの両遺伝子座に別々の胚致死遺伝子座が連鎖している場合

①Dについての分離比がSIG

②Fについての分離比がSIG

③D, Fについての分離比がNS

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

①Dについての分離比がSIGまたはNS

②Fについての分離比がSIGまたはNS

③D, Fについての分離比がSIG

ただし、この場合次の3通りの遺伝子座の配列 (i) DFL/dfL , (ii) FDL/fdL および (iii) DLF/dLf を検討する必要がある。

以上に示した通り表-1の戻し交雑型あるいは自殖型の中での分離の型の一つを同定した後、表-2の χ^2 検定の手順に従うことになる。

なお、pを組換え価とし、分離区分が1～tあり、それぞれの期待頻度を $m_1, m_2, m_3, \dots, m_t$ 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関数が導かれる。それを解くことにより、組換え価pが推定される(MATHER, K. 1963)。

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

上記の関数の対数を対数尤度(L)と呼ぶ。Lを微分して0と等しいとおいた解がpの推定値となる。なお、分散 $Var(p)$ 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 $I = -E(\frac{d^2L}{dp^2})$ より $Var(p) = \frac{1}{I}$ として求められる。

$$L = C + a_1 \log m_1 + a_2 \log m_2 + a_3 \log m_3 + \dots + a_t \log m_t \dots \dots \dots (2)$$

$$\frac{dL}{dp} = a_1 \frac{d \log m_1}{dp} + a_2 \frac{d \log m_2}{dp} + a_3 \frac{d \log m_3}{dp} \dots + a_t \frac{d \log m_t}{dp} \dots \dots \dots (3)$$

なお、Cは(1)式の定数の対数をとった定数値である。

本論文の戻し交雑型および自殖型の各分離比型において、DとFの両遺伝子座が連鎖し、かつ胚致死遺伝子座(L)も連鎖している場合、想定した3通りの遺伝子座配列それぞれについて3つの組換え価(r, p, s)を推定し、そのうちから最適のものを選択する必要がある。この最適解の選定の一つの方法として、ロッド得点法(MORTON 1955)を検討している。これは先に記載した(1)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遺伝子座の連鎖分析において、二重ヘテロ個体へ劣性の二重ホモ個体を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種類の表現型の観測数を a_1, a_2, a_3, a_4 、その総計をnとすれば、次の確率関数がえられる。

$$f(y, p) = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!a_4!} \left((1-p)/2 \right)^{a_1} (p/2)^{a_2} (p/2)^{a_3} \left((1-p)/2 \right)^{a_4} \dots \quad (4)$$

この式において、2遺伝子座が独立（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 p の確率関数の値が大きくなればなるほど、この2遺伝子座が連鎖している確からしきは高まる。 $p=1/2$ とした確率関数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、対数尤度の差(LOD)をとる。

$$\text{odds: } \frac{f(y, p)}{f(y, p_{1/2})} \dots \quad (5)$$

$$\text{LOD: } \log \frac{f(y, p)}{f(y, p_{1/2})} \dots \quad (6)$$

p の値を0から0.5まで変化させたときの $f(y, p)$ を $p=1/2$ （無連鎖）とした $f(y, p_{1/2})$ での除算式の対数（常用、自然のいずれでも可）をとり、これをロッド得点(LOD score)といい、その値が最大となる p を組換え価として選定する。またその確からしきはロッド得点の大ききで判定する。

すなわち、それぞれ分離する遺伝子型あるいは表現型の期待頻度が組換え価の関数として求めることができれば、それらの型のセットとしての分離が得られる確率を示す確率分布から尤度比を求めることができる。なお除算の際、係数は消去されるため、計算は容易になる。

以下に、交雑型、分離の型（項数）、胚致死遺伝子座の関与の有無によって系列区分し、個別的に組換え価の計算方法を記述する。

なお、本節の組換え価推定の一連の計算処理には卓上電子計算機あるいは電子計算機を利用することとしているが、その最終的な計算処理の流れは以下に個別的に記述する組換え価の計算方法を統合し、簡潔な構成とする予定である。

2) 戻し交雑型における組換え価の計算方法

(1) 戻し交雑型, B-I型における組換え価の計算方法

表-3に戻し交雑型, B-I型, すなわち二重ヘテロ遺伝子型×二重ホモ遺伝子型の交雑における組換え価の計算方法を示した。 D 遺伝子座について(1:1), F 遺伝子座について(1:1)の積の1:1:1:1の4項の分離比が予想される。両遺伝子座別の χ^2 検定, 両者をまとめた連鎖の有無の χ^2 検定を行い, それらの結果に従い逐次計算処理を行う。

B-I-(1): 3者の χ^2 検定に有意差がなければ, 両遺伝子座間に連鎖があるとは認められない。

B-I-(2) : 連鎖の χ^2 検定に有意の場合、次の(7)式によって組換え価 r の計算を行う。

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DDFF(DdFf)</i>	$(1/2)R$	a_1
<i>DdFF(ddFf)</i>	$(1/2)(1-R)$	a_2
<i>DDFf(Ddff)</i>	$(1/2)(1-R)$	a_3
<i>DdFf(ddff)</i>	$(1/2)R$	a_4
	1.0	n

$$R = (a_1 + a_4) / n \quad \dots\dots\dots (7)$$

$$r \text{ の分散の推定値 } \quad V(R) = R(1-R) / n \quad \dots\dots\dots (8)$$

$$V(r) = V(R) \quad \dots\dots\dots (9)$$

$$r \text{ の標準誤差 } \quad \sqrt{V(r)}$$

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

なお、相引の場合の組換え価は、 $1-r$ で求められる（以下、同様）

B-I-(3) : 連鎖の χ^2 検定が有意でなく、*D*、*F*両遺伝子座の個別あるいは両者とも χ^2 検定が有意の場合は*DL/dl*あるいは*FL/fl*の遺伝子型における胚致死遺伝子座との組換え価の計算を行う。

	遺伝子型	期待頻度	観察数
(i)	<i>DD(Dd)</i>	$(1/3)(1+P)$	a_1
	<i>Dd(dd)</i>	$(1/3)(2-P)$	a_2
		1.0	n
(ii)	<i>FF(Ff)</i>	$(1/3)(1+S)$	b_1
	<i>Ff(ff)</i>	$(1/3)(2-S)$	b_2
		1.0	n

組換え価 p および s の推定値は次の(10)式によって計算する。

$$p = (2a_1 - a_2) / n \quad \dots\dots\dots (10)$$

$$p \text{ の分散の推定値 } \quad V(P) = (1+P)(2-P) / n \quad \dots\dots\dots (11)$$

$$V(p) = V(P) \quad \dots\dots\dots (12)$$

$$p \text{ の標準誤差 } \quad \sqrt{V(p)}$$

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

F 遺伝子座についての組換え価 s の計算は上記の式で記号 P と a をそれぞれ S と b に入れ替えればよい。この場合、(i); (ii)のほかに(iii) *D*、*F*の両遺伝子座が共に胚致死遺伝子座と連鎖している場合も想定される。

B-I-(4) (附属資料89頁) : *D*, *F* 両遺伝子座が連鎖している、同時に胚致死遺伝子座とも連鎖している場合がある。3 遺伝子座が連鎖しているため、一つの一般式によって組換え価の推定を行うことは今後の課題とした。そのため *D*, *F* および *L* の 3 遺伝子座について 3 通りの配列 (i) *DFL/dfl*, (ii) *FDL/fdl* および (iii) *DLF/dlf* を考え、*D*, *F* 両遺伝子座ごとに分離比を集計して組換え価の計算式を求めた。

表-4 に戻し交雑型, B-I 型においてアイソザイム遺伝子座 *D*, *F* および胚致死遺伝子座 *L* が連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。これらの (i), (ii) および (iii) の中から最も適切な組換え価, 遺伝子座の配列をもつものを選択する。すなわち, 両アイソザイム遺伝子座を *D*, *F* に割りつけた 2 元表の分離観察数のそれぞれの和の項を計算データとし, (i), (ii), (iii) の遺伝子座配列の内, *D* と *F* の両者で共に妥当な解が得られたものを選択する。

B-I-(4)

表-4 戻し交雑型, B-I 型においてアイソザイム遺伝子座 *D*, *F* および胚致死遺伝子座 *L* が連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 4 Procedures of calculation of recombination value between 3 linked loci, namely two isozyme loci, *F*, *D* and one lethal locus *L* in type I of backcross type

Genotype	Expected frequency and observed number in 3 different arrangements of the loci						
	<i>DD(Dd)</i> {1/3}	<i>Dd(dd)</i>	Sum	<i>FF(Ff)</i> {1/3}	<i>Ff(ff)</i>	Sum	<i>D-L:p, D-F:r</i> <i>F-L:s</i>
(i) (<i>DFL/dfl</i>)	(<i>DFL/DFl</i>) (<i>dfl/dfl</i>)	(2-P) <i>a</i> ₁	(1+P) <i>a</i> ₂	<i>n</i>	(1+S) <i>b</i> ₁	(2-S) <i>b</i> ₂	<i>p=r+s-2rs</i> <i>r=(p-s)/(1-2s)</i>
(ii) (<i>FDL/fdl</i>)	(<i>FDL/FDl</i>) (<i>fdL/fdl</i>)	(1+P) <i>a</i> ₁	(2-P) <i>a</i> ₂	<i>n</i>	(2-S) <i>b</i> ₁	(1+S) <i>b</i> ₂	<i>s=p+r-2pr</i> <i>r=(s-p)/(1-2p)</i>
(iii) (<i>DLF/dlf</i>)	(<i>DLF/DlF</i>) (<i>dLf/dlf</i>)	(1+P) <i>a</i> ₁	(2-P) <i>a</i> ₂	<i>n</i>	(1+S) <i>b</i> ₁	(2-S) <i>b</i> ₂	<i>r=p+s-2ps</i>
(i)	<i>P=(2a</i> ₂ <i>-a</i> ₁ <i>)/n</i>	<i>S=(2b</i> ₁ <i>-b</i> ₂ <i>)/n</i>					
(ii)	<i>P=(2a</i> ₁ <i>-a</i> ₂ <i>)/n</i>	<i>S=(2b</i> ₂ <i>-b</i> ₁ <i>)/n</i>					
(iii)	<i>P=(2a</i> ₁ <i>-a</i> ₂ <i>)/n</i>	<i>S=(2b</i> ₁ <i>-b</i> ₂ <i>)/n</i>					
0 < P < 0.5	<i>p=P</i>	<i>Dl₁/dL₁ (Repulsion)</i>		0 < S < 0.5	<i>s=S</i>	<i>F_{l2}/fL₂ (Repulsion)</i>	
Variance of p	<i>V(P)=(1+P)(2-P)/n</i>			Variance of s	<i>V(S)=(1+S)(2-S)/n</i>		
Standard error of p	<i>√V(p)</i>			Standard error of s	<i>√V(s)</i>		

(2) 戻し交雑型, B-II 型における組換え価の計算方法

表-5 に戻し交雑型, B-II 型, すなわち二重ヘテロ遺伝子型 × ホモ・ヘテロ遺伝子型の交雑における組換え価の計算方法を示した。*D* 遺伝子座について (1:2:1), *F* 遺伝子座について (1:1) の積の 1:2:1:1:2:1 の 6 項の分離が予想される。両遺伝子座別の χ^2 検定, 両者をまとめた連鎖の有無の χ^2 検定を行い, それらの結果に従い逐次計算処理を行う。

B-II-(1) : 3 者の χ^2 検定に有意差がなければ, 両遺伝子座間に連鎖があるとは認められない。

B-II-(2) : 連鎖の χ^2 検定が有意の場合、次の (13) 式で組換価 r の計算を行う。

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DDFF</i>	$(1/4)R$	a_1
<i>DdFF</i>	$(1/4)(1-R)$	a_2
<i>ddFF</i>	$(1/4)1$	a_3
<i>DDFf</i>	$(1/4)(1-R)$	a_4
<i>DdFf</i>	$(1/4)R$	a_5
<i>ddFf</i>	$(1/4)1$	a_6
	1.0	n

$$R = (a_1 + a_4) / n \dots\dots\dots (13)$$

$$r \text{ の分散の推定値 } \quad V(R) = R(1-R) / n \dots\dots\dots (14)$$

$$V(r) = V(R) \dots\dots\dots (15)$$

$$r \text{ の標準誤差 } \quad \sqrt{V(r)}$$

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

B-II-(3) : *D*, *F* 両遺伝子座が独立で、それぞれの座に胚致死遺伝子座が連鎖している場合、*D* 遺伝子座の分離比は 1 : 2 : 1 に、また *F* 遺伝子座の分離比は 1 : 1 からの偏りの検定を行う。

B-II-(3)-(i) : *D* の χ^2 検定が有意の場合

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DD</i>	$(1/3)(2P - P^2)$	a_1
<i>Dd</i>	$(2/3)(1 - P + P^2)$	a_2
<i>dd</i>	$(1/3)(1 - P^2)$	a_3
	1.0	n

B-II-(3)-(ii) : *F* の χ^2 検定が有意の場合

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>FF</i>	$(1/3)(1 + S)$	b_1
<i>Ff</i>	$(1/3)(2 - S)$	b_2
	1.0	n

次の (16) 式の 5 次方程式を満たす $0 < P < 1$ の推定値により組換価 p を求める。

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 = 0 \dots\dots\dots (16)$$

$$A_0 = 2a_1$$

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

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

$$A_3 = 2a_1 + 6a_3$$

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

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

pの分散の推定値 $V(P) = \{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)\} / \{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)\} \dots\dots\dots (17)$

$$V(p) = V(P) \dots\dots\dots (18)$$

pの標準誤差 $\sqrt{V(p)}$

$$0 < P < 0.5 \quad p=P \quad D_{l_1}/dL_1 \text{ (相反)}$$

組換え価sは次の(19)式によって求める。

$$S = (2b_1 - b_2) / n \dots\dots\dots (19)$$

sの分散の推定値 $V(S) = (1+S)(2-S)/n \dots\dots\dots (20)$

$$V(s) = V(S) \dots\dots\dots (21)$$

sの標準誤差 $\sqrt{V(s)}$

$$0 < S < 0.5 \quad s=S \quad F_{l_2}/fL_2 \text{ (相反)}$$

B-II-(4) (附属資料92頁) : D, F 両遺伝子座が連鎖していて, かつ胚致死遺伝子座(L)も連鎖している場合は D, F および L の3遺伝子座について3通りの配列 (i) DFL/dfl , (ii) FDL/fdl および (iii) DLF/dlf を考え, D, F 両遺伝子座ごとに分離比を集計して組換え価の計算式を求める。

表-6に戻し交雑, B-II型においてアイソザイム遺伝子座 D, F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。表-6の(ii)および(iii)におけるPの計算方法は, 前項のB-II-(3)に示した。(i)のPについては次の計算を行う。

B-II-(4)

表-6 戻し交雑型, B-II型においてアイソザイム遺伝子座 D, F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 6 Procedures of calculation of recombination value between 3 linked loci, namely two isozyme loci, F, D and one lethal locus L in type II of backcross type

Genotype	Expected frequency and observed number in 3 different arrangements of the loci						
	DD {1/3}	Dd	dd	Sum	FF {1/3}	Ff	Sum D-L:p, D-F:r F-L:s
(i) $\frac{DFL}{dfl} \frac{DFL}{dFl}$	$(1-P+P^2)$ a_1	$(1+2P-2P^2)$ a_2	$(1-P+P^2)$ a_3	$(1+S)$ n	$(2-S)$ b_1	$(2-S)$ b_2	$p=r+s-2rs$ $r=(p-s)/(1-2s)$
(ii) $\frac{FDL}{fdl} \frac{FDL}{Fdl}$	$(2P-P^2)$ a_1	$2(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P^2)$ a_3	$(2-S)$ n	$(1+S)$ b_1	$(2-S)$ b_2	$s=p+r-2pr$ $r=(s-p)/(1-2p)$
(iii) $\frac{DLF}{dlF} \frac{DLF}{dlf}$	$(2P-P^2)$ a_1	$2(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P^2)$ a_3	$(1+S)$ n	$(2-S)$ b_1	$(2-S)$ b_2	$r=p+s-2ps$

B-II-(4)-(i)

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DD</i>	$(1/3)(1-P+P^2)$	a_1
<i>Dd</i>	$(1/3)(1+2P-2P^2)$	a_2
<i>dd</i>	$(1/3)(1-P+P^2)$	a_3
	1.0	n

次の (22) 式の 2 次方程式を満たす $0 < P < 1$ により組換価 p を求める。

$$(-a_1 + 2a_2 - a_3) - 2nP + 2nP^2 = 0 \dots\dots\dots (22)$$

$$P = \{n + \sqrt{n^2 - 2n(-a_1 + 2a_2 - a_3)}\} / 2n \dots\dots\dots (23)$$

$$0 < P < 0.5 \quad p = P \quad Dl/dL \text{ (相反)}$$

$$p \text{ の分散の推定値} \quad V(P) = \{(1 - P + P^2)(1 + 2P + 2P^2)\} / \{2n(1 - 4P + 4P^2)\} \dots\dots\dots (24)$$

$$p \text{ の分散} \quad V(p) = V(P) \dots\dots\dots (25)$$

$$p \text{ の標準誤差} \quad \sqrt{V(p)}$$

また (ii) の組換価 s については次の計算を行う。

B-II-(4)-(ii)

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>FF</i>	$(1/3)(2-S)$	b_1
<i>Ff</i>	$(1/3)(1+S)$	b_2
	1.0	n

次の (26) 式を満たす $0 < S < 1$ により組換価 s を求める。

$$S = (2b_2 - b_1) / n \dots\dots\dots (26)$$

$$s \text{ の分散の推定値} \quad V(S) = (1 + S)(2 - S) / n \dots\dots\dots (27)$$

$$V(s) = V(S) \dots\dots\dots (28)$$

$$s \text{ の標準誤差} \quad \sqrt{V(s)}$$

$$0 < S < 0.5 \quad s = S \quad Fl/fL \text{ (相反)}$$

上記の (i), (ii) および (iii) の中から最適のものを選択する。すなわち, D, F の両者で共に妥当な解が得られたものを採択する。

(3) 戻し交雑型, B-III型における組換価の計算方法

表-7に戻し交雑型, B-III型すなわち複対立遺伝子をもつ二重ヘテロ遺伝子型×ホモ・ヘテロ遺

伝子型の交雑における組換え価の計算方法を示した。*D*, *F* 両遺伝子座が独立の場合の期待分離比は (1:1:1:1)×(1:1) の積, 8通りの項の遺伝子型の分離が期待され, *D*, *F* の個別および *D*, *F* の組合せのそれぞれについて集計した分離の χ^2 検定を行う。

B-III-(1) : 3者の χ^2 検定に有意差がなければ, 両遺伝子座間に連鎖があるとは認められない。

B-III-(2) : 連鎖の χ^2 検定が有意の場合, 組換え価 *r* の計算を行う。

遺 伝 子 型	期 待 頻 度	観 察 数
<i>DDFF</i>	(1/4) <i>R</i>	<i>a</i> ₁
<i>DdFF</i>	(1/4)(1- <i>R</i>)	<i>a</i> ₂
<i>DeFF</i>	(1/4) <i>R</i>	<i>a</i> ₃
<i>deFf</i>	(1/4)(1- <i>R</i>)	<i>a</i> ₄
<i>DDFf</i>	(1/4)(1- <i>R</i>)	<i>a</i> ₅
<i>DdFf</i>	(1/4) <i>R</i>	<i>a</i> ₆
<i>DeFf</i>	(1/4)(1- <i>R</i>)	<i>a</i> ₇
<i>deFf</i>	(1/4) <i>R</i>	<i>a</i> ₈
1.0		<i>n</i>

次の (29) 式によって組換え価 *r* を求める。

$$R = (a_1 + a_3 + a_6 + a_8) / n \dots\dots\dots (29)$$

$$r \text{ の分散の推定値 } V(R) = R(1-R) / n \dots\dots\dots (30)$$

$$V(r) = V(R) \dots\dots\dots (31)$$

$$r \text{ の標準誤差 } \sqrt{V(r)}$$

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

B-III-(3) : *D*, *F* 両遺伝子座が独立であり, そのいずれか, または両者に胚致死遺伝子座が連鎖している場合の組換え価の計算は次のように行う。

B-III-(3)-(i) : *D* の χ^2 検定が有意の場合

遺 伝 子 型	期 待 頻 度	観 察 数
<i>DD</i>	(1/3)(2 <i>P</i> - <i>P</i> ²)	<i>a</i> ₁
<i>Dd</i>	(1/3)(1- <i>P</i> + <i>P</i> ²)	<i>a</i> ₂
<i>De</i>	(1/3)(1- <i>P</i> + <i>P</i> ²)	<i>a</i> ₃
<i>dd</i>	(1/3)(1- <i>P</i> ²)	<i>a</i> ₄
1.0		<i>n</i>

B-III-(3)-(ii) : *F* の χ^2 検定が有意の場合

遺 伝 子 型	期 待 頻 度	観 察 数
<i>FF</i>	(1/3)(1+ <i>S</i>)	<i>b</i> ₁
<i>Ff</i>	(1/3)(2- <i>S</i>)	<i>b</i> ₂
1.0		<i>n</i>

次の(32)式の5次式を満たす $0 < P < 1$ により、組換価 p を推定する。

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 \dots\dots\dots (32)$$

$$A_0 = 2a_1$$

$$A_1 = -4a_1 - 2a_2 - 2a_3$$

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

$$A_3 = 2a_1 + 6a_4$$

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

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

$$0 < P < 0.5 \quad p = P \quad D_{l_1}/dL_1 \text{ (相反)}$$

$$p \text{ の分散の推定値} \quad V(P) = \{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)\} / \{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)\} \dots\dots\dots (33)$$

$$V(p) = V(P) \dots\dots\dots (34)$$

$$p \text{ の標準誤差} \quad \sqrt{V(p)}$$

組換価 s は次の(35)式により計算する。

$$S = (2b_1 - b_2) / n \dots\dots\dots (35)$$

$$0 < S < 0.5 \quad s = S \quad F_{l_2}/fL_2 \text{ (相反)}$$

$$s \text{ の分散の推定値} \quad V(S) = (1+S)(2-S)/n \dots\dots\dots (36)$$

$$V(s) = V(S) \dots\dots\dots (37)$$

$$s \text{ の標準誤差} \quad \sqrt{V(s)}$$

B-III-(4) (附属資料98頁) : D, F 両遺伝子座が連鎖していて、同時に胚致死遺伝子座 (L) も連鎖している場合、(i) $(DFL/dfl) \times (DFL/eFl)$, (ii) $(FDL/fdl) \times (FDL/Fel)$ および (iii) $(DLF/dlf) \times (DLF/elF)$ の3通りの遺伝子座配列について検定を行う必要がある。

表-8に戻し交雑型, B-III型においてアイソザイム遺伝子座 D, F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の組換価の計算方法を示した。表-8の(ii)および(iii)における P , さらに(i)および(iii)における S の計算方法は、前項のB-III-(3)に示した。また(ii)の S の計算方法はB-II-(4)で前述した。(i)の組換価 p については、次の(38)式の5次方程式を満たす $0 < P < 1$ により求めた。

B-III-(4)

表-8 戻し交雑型, B-III型においてアイソザイム遺伝子座 D , F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 8 Procedures of calculation of recombination value between 3 linked loci, namely two isozyme loci, F , D and one lethal locus L in type III of backcross type

Genotype	Expected frequency and observed number in 3 different arrangements of the loci							
	DD {1/3}	Dd	De	de	Sum {1/3}	FF	Ff	Sum $D-L:p, D-F:r$ $F-L:s$
(i) $\frac{DFL}{dfl} \frac{DFL}{eFl}$	$(1-P+P^2)$ a_1	$(2P-P^2)$ a_2	$(1-P^2)$ a_3	$(1-P+P^2)$ a_4	n	$(1+S)$ b_1	$(2-S)$ b_2	$p=r+s-2rs$ $r=(p-s)/(1-2s)$
(ii) $\frac{FDL}{fdl} \frac{FDL}{Fel}$	$(2P-P^2)$ a_1	$(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P+P^2)$ a_3	$(1-P^2)$ a_4	n	$(2-S)$ b_1	$(1+S)$ b_2	$s=p+r-2pr$ $r=(s-p)/(1-2p)$
(iii) $\frac{DLF}{dlf} \frac{DLF}{elF}$	$(2P-P^2)$ a_1	$(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P+P^2)$ a_3	$(1-P^2)$ a_4	n	$(1+S)$ b_1	$(2-S)$ b_2	$r=p+s-2ps$ n

B-III-(4)-(i) (附属資料98頁) : D の χ^2 検定が有意の場合

遺伝子型	期待頻度	観察数
DD	$(1/3)(1-P+P^2)$	a_1
Dd	$(1/3)(2P-P^2)$	a_2
De	$(1/3)(1-P^2)$	a_3
de	$(1/3)(1-P+P^2)$	a_4
	1.0	n

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 \dots\dots\dots (38)$$

$$A_0 = 2a_2$$

$$A_1 = -2a_1 - 4a_2 - 2a_4$$

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

$$A_3 = 2a_2 + 6a_3$$

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

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

$$0 < P < 0.5 \quad p=P \quad Df/dL \text{ (相反)}$$

$$p \text{ の分散の推定値 } V(P) = \{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)\} / \{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)\} \dots\dots\dots (39)$$

$$V(p) = V(P) \dots\dots\dots (40)$$

上記の (i), (ii) および (iii) の中から最適のものを選択する。すなわち, D , F の両者で共に妥当な解が得られたものを採択する。

3) 自殖型における組換え価の計算方法

(1) 自殖型, S-I型における組換え価の計算方法

表-9に自殖型, S-I型, すなわち二重ヘテロ遺伝子型間の交雑 (1:2:1) × (1:2:1) の 1:2:1:2:4:2:1:2:1の9項の遺伝子型の期待分離比における組換え価の計算方法を示した。アイソザイムの遺伝子座D, Fそれぞれの分離比およびDとFの連鎖のχ²検定を行う。

S-I-(1): 3者のχ²検定に有意差がなければ, 両遺伝子座間に連鎖があるとは認められない。

S-I-(2): 連鎖のχ²検定が有意の場合, 次の(41)式の3次方程式によって組換え価rの計算を行う。

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DDFF</i>	(1/4)R ²	a ₁
<i>DdFF</i>	(2/4)R(1-R)	a ₂
<i>ddFF</i>	(1/2)(1-R) ²	a ₃
<i>DDFf</i>	(2/4)R(1-R)	a ₄
<i>DdFf</i>	(2/4)(1-2R+2R ²)	a ₅
<i>ddFf</i>	(2/4)R(1-R)	a ₆
<i>DDff</i>	(1/4)(1-R) ²	a ₇
<i>Ddff</i>	(2/4)R(1-R)	a ₈
<i>ddff</i>	(1/4)R ²	a ₉
	1.0	n

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 \dots \dots \dots (41)$$

$$A_0 = 2a_1 + a_2 + a_4 + a_6 + a_8 + 2a_9$$

$$A_1 = -6a_1 - 4a_2 - 2a_3 - 4a_4 - 2a_5 - 4a_6 - 2a_7 - 4a_8 - 6a_9$$

$$A_2 = 8a_1 + 6a_2 + 4a_3 + 6a_4 + 6a_5 + 6a_6 + 4a_7 + 6a_8 + 8a_9$$

$$A_3 = -4a_1 - 4a_2 - 4a_3 - 4a_4 - 4a_5 - 4a_6 - 4a_7 - 4a_8 - 4a_9 = -4n$$

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

$$r \text{ の分散の推定値} \quad V(R) = \{R(1-R)(1-2R+2R^2)\} / 2n(1-3R+3R^2) \dots (42)$$

$$V(r) = V(R) \dots \dots \dots (43)$$

$$r \text{ の標準誤差} \quad \sqrt{V(r)}$$

S-I-(3): D, F両遺伝子座が独立であり, そのいずれか, または両者に胚致死遺伝子座が連鎖している場合の組換え価の計算は次のように行う。

S-I-(3)-(i): Dのχ²検定が有意の場合

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DD</i>	(1/3)(2P-P ²)	a ₁
<i>Dd</i>	(2/3)(1-P+P ²)	a ₂
<i>dd</i>	(1/3)(1-P ²)	a ₃
	1.0	n

S-I-(3)-(ii) : F の χ^2 検定が有意の場合

遺伝子型	期待頻度	観察数
FF	$(1/3)(2S-S^2)$	b_1
Ff	$(2/3)(1-S+S^2)$	b_2
ff	$(1/3)(1-S^2)$	b_3
	1.0	n

P および S の計算式は次の (44) 式の 5 次方程式に示す通り同じとなり、ただそれらの記号 P , a をそれぞれ S , b に入れ替えて組換価 p , s を計算すればよい。

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 \dots\dots\dots (44)$$

$$A_0 = 2a_1$$

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

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

$$A_3 = 2a_1 + 6a_3$$

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

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

$$p \text{ の分散の推定値 } \quad V(P) = \{3P(1-P)(1-P^2)(1-P+P^2)\} / \{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)\} \dots\dots\dots (45)$$

$$V(p) = V(P) \dots\dots\dots (46)$$

$$p \text{ の標準誤差 } \quad \sqrt{V(p)}$$

$$0 < P < 0.5 \quad p=P \quad Df_1/df_1 \text{ (相反)}$$

$$0 < S < 0.5 \quad s=S \quad Fl_2/fl_2 \text{ (相反)}$$

S-I-(4) (附属資料104頁) : D , F 両遺伝子座が連鎖していて、同時に胚致死遺伝子座とも連鎖している場合がある。3 遺伝子座が連鎖しているため、一つの一般式によって組換価の推定を行うことは今後の課題とした。そのため D , F および L の 3 遺伝子座について 3 通りの配列 (i) DFL/dfL , (ii) FDL/fdl および (iii) DLF/dlf 考え、 D , F 両遺伝子座ごとに分離比を集計して組換価の計算式を求めた。

表-10に自殖型, S-I型においてアイソザイム遺伝子座 D , F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の 3 通りの分離比について期待頻度を示した。これによりほとんどの P および S の計算方法は前項の S-I-(3) に従う。しかし、(i) の P および (ii) の S は最尤法による計算式の誘導が困難である。そのため表-10の中に示した R の二乗式によって R を求め、ついで R を用いて必要な組換価 p あるいは s を求める。

以上表-10に掲げた (i), (ii) および (iii) の計算を行い、最適のものを選択する。すなわち、 D , F の両者で共に妥当な解が得られたものを採択する。

S-I-(4)

表-10 自殖型, S-I型においてアイソザイム遺伝子座 D , F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 10 Procedures of calculation of recombination value between 3 linked loci, namely two isozyme loci, F , D and one lethal locus L in type I of selfing type

Genotype	Expected frequency and observed number in 3 different arrangements of the loci							
	DD {1/3}	Dd	dd	Sum {1/3}	FF	Ff	ff	Sum $D-L:p, D-F:r$ $F-L:s$
(i) $\frac{DFL}{dfl} \frac{DFL}{dfl}$	① a_1 $k_1=a_1/n$	② a_2 $k_2=a_2/n$	③ a_3 $k_3=a_3/n$	n	$(2S-S^2)$ b_1	$2(1-S+S^2)$ b_2	$(1-S^2)$ b_3	$p=r+s-2rs$ $r=(p-s)/(1-2s)$
(ii) $\frac{FDL}{fdl} \frac{FDL}{fdl}$	$(2P-P^2)$ a_1	$2(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P^2)$ a_3	n	① b_1 $k_1=b_1/n$	② b_2 $k_2=b_2/n$	③ b_3 $k_3=b_3/n$	$s=p+r-2pr$ $r=(s-p)/(1-2p)$
(iii) $\frac{DLF}{dlf} \frac{DLF}{dlf}$	$(2P-P^2)$ a_1	$2(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P^2)$ a_3	n	$(2S-S^2)$ b_1	$2(1-S+S^2)$ b_2	$(1-S^2)$ b_3	$r=p+s-2ps$

S-I-(4)-(i)

$$A = (1/3)(2S - S^2) \quad ①(A - B + C)R^2 + (B - 2C)R + (C - k_1) = 0 \quad k_1 = a_1/n$$

$$B = (2/3)(1 - S + S^2) \quad ②(-2A + 2B - 2C)R^2 + (2A - 2B + 2C)R + (B - k_2) = 0 \quad k_2 = a_2/n$$

$$C = (1/3)(1 - S^2) \quad ③(A - B + C)R^2 + (-2A + B)R + (A - k_3) = 0 \quad k_3 = a_3/n$$

S-I-(4)-(ii)

$$A = (1/3)(2P - P^2) \quad ①(A - B + C)R^2 + (B - 2C)R + (C - k_1) = 0 \quad k_1 = b_1/n$$

$$B = (2/3)(1 - P + P^2) \quad ②(-2A + 2B - 2C)R^2 + (2A - 2B + 2C)R + (B - k_2) = 0 \quad k_2 = b_2/n$$

$$C = (1/3)(1 - P^2) \quad ③(A - B + C)R^2 + (-2A + B)R + (A - k_3) = 0 \quad k_3 = b_3/n$$

(2) 自殖型, S-II型における組換え価の計算方法

表-11に自殖型, S-II型, すなわち二重ヘテロ遺伝子型間で一座に複対立遺伝子が存在する場合の交雑 $(1:1:1:1) \times (1:2:1)$ の $1:1:1:1:2:2:2:2:1:1:1:1$ の12項の遺伝子型の期待分離比における組換え価の計算方法を示した。アイソザイムの遺伝子座 D , F それぞれの分離比および D と F の連鎖の χ^2 検定を行う。

表-11 自殖型, S-II型における組換え価の計算方法
Table 11 Procedures of calculation of recombination value in S-II type of selfing type

S-II-(1) $\frac{DFF}{d} \frac{DF}{f} \frac{DF}{e} \frac{DF}{f}$ Check of linkage				Recombination value				Check of linkage				Recombination value			
FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
Sum	4	8	16	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4

S-II-(2) $\frac{DF}{d} \frac{DF}{f} \frac{DF}{e} \frac{DF}{f}$ Check of linkage				Recombination value				Check of linkage				Recombination value			
FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
Sum	4	8	16	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4

S-II-(3) $\frac{F}{f} \frac{DL}{d} \frac{F}{f} \frac{DL}{d}$ Check of linkage				Recombination value				Check of linkage				Recombination value			
FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
Sum	4	8	16	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4

S-II-(4) $\frac{D}{d} \frac{DL}{d} \frac{F}{f} \frac{DL}{d}$ Check of linkage				Recombination value				Check of linkage				Recombination value			
FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
Sum	4	8	16	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4

S-II-(5) $\frac{D}{d} \frac{DL}{d} \frac{F}{f} \frac{DL}{d}$ Check of linkage				Recombination value				Check of linkage				Recombination value			
FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum	FF	Ff	Ff	Sum
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4
Sum	4	8	16	1	2	1	4	1	2	1	4	1	2	1	4

SIG, NS: Significant or not significant for the Chi-square test. Capital letters: Genes for fast migrating allozymes, Small letters: Genes for slow migrating allozymes

V(r), V(p): Variance $\sqrt{V(r)}$, $\sqrt{V(p)}$: Standard error

S-II-(1) : 3者の χ^2 検定に有意差がなければ, 両遺伝子座間に連鎖があるとは認められない。

S-II-(2) : 連鎖の χ^2 検定が有意の場合, 組換え価rの計算を行う。

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DDFF</i>	$(1/4)R^2$	a_1
<i>DdFF</i>	$(1/4)R(1-R)$	a_2
<i>DeFF</i>	$(1/4)R(1-R)$	a_3
<i>deFF</i>	$(1/2)(1-R)^2$	a_4
<i>DDFf</i>	$(2/4)R(1-R)$	a_5
<i>DdFf</i>	$(1/4)(1-2R+2R^2)$	a_6
<i>DeFf</i>	$(1/4)(1-2R+2R^2)$	a_7
<i>deFf</i>	$(2/4)R(1-R)$	a_8
<i>DDff</i>	$(1/4)(1-R)^2$	a_9
<i>Ddff</i>	$(1/4)R(1-R)$	a_{10}
<i>Deff</i>	$(1/4)R(1-R)$	a_{11}
<i>deff</i>	$(1/4)R^2$	a_{12}
	1.0	n

次の(47)式の3次方程式によって組換え価rを推定する。

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 \dots\dots\dots (47)$$

$$A_0 = 2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + a_8 + a_{10} + a_{11} + 2a_{12}$$

$$A_1 = -6a_1 + 4a_2 - 4a_3 - 2a_4 - 4a_5 - 2a_6 - 2a_7 - 4a_8 - 2a_9 - 4a_{10} - 4a_{11} - 6a_{12}$$

$$A_2 = 8a_1 + 6a_2 + 6a_3 + 4a_4 + 6a_5 + 6a_6 + 6a_7 + 6a_8 + 4a_9 + 6a_{10} + 6a_{11} + 8a_{12}$$

$$A_3 = -4n$$

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

$$R \text{ の分散の推定値 } V(R) = \{R(1-R)(1-2R+2R^2)\} / \{2n(1-3R^2+3R^3)\} \dots\dots\dots (48)$$

$$V(r) = V(R) \dots\dots\dots (49)$$

S-II-(3) : *D*, *F*両遺伝子座が独立であり, そのいずれか, または両者に胚致死遺伝子座が連鎖している場合の組換え価の計算は次のように行う。(ii)の組換え価Sの計算方法はS-I-(3)-(i)に示した計算式と同じであり, PをSに, aをbに入れ替えて計算を行う。

S-II-(3)-(i) : *D*の χ^2 検定が有意の場合

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DD</i>	$(1/3)(2P-P^2)$	a_1
<i>Dd</i>	$(1/3)(1-P+P^2)$	a_2
<i>De</i>	$(1/3)(1-P+P^2)$	a_3
<i>dd</i>	$(1/3)(1-P^2)$	a_4
	1.0	n

S-II-(3)-(ii) : F の χ^2 検定が有意の場合

遺伝子型	期待頻度	観察数
FF	$(1/3)(2S-S^2)$	b_1
Ff	$(2/3)(1-S+S^2)$	b_2
ff	$(1/3)(1-S^2)$	b_3
	1.0	n

次の (50) 式の 5 次方程式によって組換え価 p を推定する。

S-II-(3)-(i)

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 \dots\dots\dots (50)$$

$$A_0 = 2a_1$$

$$A_1 = -4a_1 - 2a_2 - 2a_3$$

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

$$A_3 = 2a_1 + 6a_4$$

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

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

$$0 < P < 0.5 \quad p = P \quad Df_1/dL_1 \text{ (相反)}$$

$$0 < S < 0.5 \quad s = S \quad Fl_2/fL_2 \text{ (相反)}$$

S-II-(4) (附属資料116頁) : D, F 両遺伝子座が連鎖していて、一座に複対立遺伝子をもち、同時に胚致死遺伝子座とも連鎖している場合がある。3 遺伝子座が連鎖しているため、一つの一般式によって組換え価の推定を行うことは今後の課題とした。そのため D, F および L の 3 遺伝子座について 3 通りの配列 (i) DFL/dfL , (ii) FDL/fdl および (iii) DLF/dlf を考え、 D, F 両遺伝子座ごとに分離比を集計して組換え価の計算式を求めた。

表-12に自殖型、S-II型においてアイソザイム遺伝子座 D, F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の 3 通りの分離比について期待頻度を示した。これによりほとんどの P および S の計算方法は前項の S-II-(3) に従う。しかし、(i) の P および (ii) の S は最尤法による計算式の誘導が困難である。そのため表-12の中に示した R の二乗式によって R を求め、ついで R を用いて必要な組換え価 p あるいは s を求める。

以上表-12に掲げた (i), (ii) および (iii) の計算を行い、最適のものを選択する。すなわち、 D, F の両者で共に妥当な解が得られたものを採択する。

(3) 自殖型、S-III型における組換え価の計算方法

表-13に自殖型、S-III型、すなわち二重ヘテロ遺伝子型間で 2 座に複対立遺伝子が存在する場合の交雑 $(1:1:1:1) \times (1:1:1:1)$ の $1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1$ の 16 項の遺伝子型の期待分離比における組換え価の計算方法を示した。アイソザイムの遺伝子座 D, F それ

S-II-(4)

表-12 自殖型, S-II型においてアイソザイム遺伝子座D, Fおよび胚致死遺伝子座Lが連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 12 Procedures of calculation of recombination value between 3 linked loci, namely two isozyme loci, F, D and one lethal locus L in type II of selfing type

Genotype	Expected frequency and observed number in 3 different arrangements of the loci								
	DD {1/3}	Dd	De	de	Sum	FF {1/3}	Ff	ff	Sum D-L:p, D-F:r F-L:s
(i) $\frac{DFL}{dfl} \frac{DFL}{efl}$	① a ₁ k ₁ =a ₁ /n	② a ₂ k ₂ =a ₂ /n	③ a ₃ k ₃ =a ₃ /n	④ a ₄ k ₄ =a ₄ /n	n	(2S-S ²) b ₁	2(1-S+S ²) b ₂	(1-S ²) b ₃	p=r+s-2rs r=(p-s)/(1-2s)
(ii) $\frac{FDL}{fdl} \frac{FDL}{fel}$	(2P-P ²) a ₁	(1-P+P ²) a ₂	(1-P+P ²) a ₃	(1-P ²) a ₄	n	① b ₁ k ₁ =b ₁ /n	② b ₂ k ₂ =b ₂ /n	③ b ₃ k ₃ =b ₃ /n	s=p+r-2pr r=(s-p)/(1-2p)
(iii) $\frac{DLF}{dlf} \frac{DLF}{elf}$	(2P-P ²) a ₁	(1-P+P ²) a ₂	(1-P+P ²) a ₃	(1-P ²) a ₄	n	(2S-S ²) b ₁	2(1-S+S ²) b ₂	(1-S ²) b ₃	r=p+s-2ps

S-II-(4)-(i)

$$A = (1/3)(2S - S^2) \quad ①(A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + (C - k_1) = 0 \quad k_1 = a_1/n$$

$$B = (1/3)(1 - S + S^2) \quad ②(-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + (B - k_2) = 0 \quad k_2 = a_2/n$$

$$C = (1/3)(1 - S^2) \quad ③(-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + (B - k_3) = 0 \quad k_3 = a_3/n$$

$$A + 2B + C = 1.0 \quad ④(A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + (A - k_4) = 0 \quad k_4 = a_4/n$$

S-II-(4)-(ii) は前記のS-I-(4)-(ii) と同じ計算方法である。

$$A = (1/3)(2P - P^2) \quad ①(A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + (C - k_1) = 0 \quad k_1 = b_1/n$$

$$B = (1/3)(1 - P + P^2) \quad ②(-2A + 4B - 2C)R^2 + (2A - 4B + 2C)R + (2B - k_2) = 0 \quad k_2 = b_2/n$$

$$C = (1/3)(1 - P^2) \quad ③(A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + (A - k_3) = 0 \quad k_3 = b_3/n$$

$$A + 2B + C = 1.0$$

それぞれの分離比およびDとFの連鎖のχ²検定を行う。

S-III-(1) : 3者のχ²検定に有意差がなければ, 両遺伝子座間に連鎖があるとは認められない。

S-III-(2) : 連鎖のχ²検定が有意の場合, 組換え価rの計算を行う。

	遺伝子型	期待頻度	観 察 数	遺伝子型	期待頻度	観 察 数
(DF/df) × (DF/eh) {1/4}	DDFF	R ²	a ₁	DDFh	R(1-R)	a ₉
	DdFF	R(1-R)	a ₂	DdFh	(1-R) ²	a ₁₀
	DeFF	R(1-R)	a ₃	DeFh	R ²	a ₁₁
	deFF	(1-R) ²	a ₄	defh	R(1-R)	a ₁₂
	DDFf	R(1-R)	a ₅	DDfh	(1-R) ²	a ₁₃
	DdFf	R ²	a ₆	Ddfh	R(1-R)	a ₁₄
	DeFf	(1-R) ²	a ₇	Defh	R(1-R)	a ₁₅
	deFf	R(1-R)	a ₈	defh	R ²	a ₁₆
	Sum				1.0	n

次の (51) 式によって組換価 r を推定する。

$$R = (2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + 2a_6 + a_8 + a_9 + 2a_{11} + a_{12} + a_{14} + a_{15} + 2a_{16}) / 2n \quad \dots\dots\dots (51)$$

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

$$R \text{ の分散の推定値} \quad V(R) = R(1-R) / 2n \quad \dots\dots\dots (52)$$

$$V(r) = V(R) \quad \dots\dots\dots (53)$$

$$r \text{ の標準誤差} \quad \sqrt{V(r)}$$

S-III-(3) : D, F 両遺伝子座が独立であり、そのいずれか、または両者に胚致死遺伝子座が連鎖している場合の組換価 p, s の計算は S-II-(3)-(i) に示したものと同一である。

S-III-(4) (附属資料128頁) : D, F 両遺伝子座が連鎖していて、2座に複対立遺伝子をもち、同時に胚致死遺伝子座とも連鎖している場合がある。3遺伝子座が連鎖しているため、一つの一般式によって組換価の推定を行うことは今後の課題とした。そのため D, F および L の3遺伝子座について3通りの配列 (i) DFL/dfl , (ii) FDL/fdl および (iii) DLF/dlf 考え、 D, F 両遺伝子座ごとに分離比を集計して組換価の計算式を求めた。

表-14に自殖型、S-III型においてアイソザイム遺伝子座 D, F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の3通りの分離比について期待頻度を示した。これによりほとんどの P および S の計算方法は S-II-(3)-(i) と同一である。(i) の P および (ii) の S は最尤法による計算式の誘導が困難である。そのため代数的に次に示した R の二乗式によって R を求め、ついで R を用いて必要な組換価 p あるいは s を求める。

以上表-14に掲げた (i), (ii) および (iii) の計算を行い、最適のものを選択する。すなわち、 D, F の両者で共に妥当な解が得られたものを採択する。

S-III-(4)

表-14 自殖型、S-III型においてアイソザイム遺伝子座 D, F および胚致死遺伝子座 L が連鎖している場合の組換価の計算方法

Table 14 Procedures of calculation of recombination value between 3 linked loci, namely two isozyme loci, F, D and one lethal locus L in type III of selfing type

Genotype	Expected frequency and observed number in 3 different arrangements of the loci										
	DD {1/3}	Dd	De	de	Sum	FF	Ff {1/3}	Fh	fh	Sum	$D-L:p, D-F:r$ $F-L:s$
(i) $\frac{DFL}{dfl} \frac{DFL}{ehl}$	① a_1 $k_1=a_1/n$	② a_2 $k_2=a_2/n$	③ a_3 $k_3=a_3/n$	④ a_4 $k_4=a_4/n$	n	$(2S-S^2)$ b_1	$(1-S+S^2)$ b_2	$(1-S+S^2)$ b_3	$(1-S^2)$ b_4	n	$p=r+s-2rs$ $r=(p-s)/(1-2s)$
(ii) $\frac{FDL}{fdl} \frac{FDL}{hel}$	$(2P-P^2)$ a_1	$(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P+P^2)$ a_3	$(1-P^2)$ a_4	n	① b_1 $k_1=b_1/n$	② b_2 $k_2=b_2/n$	③ b_3 $k_3=b_3/n$	④ b_4 $k_4=b_4/n$	n	$s=p+r-2pr$ $r=(s-p)/(1-2p)$
(iii) $\frac{DLF}{dlf} \frac{DLF}{elh}$	$(2P-P^2)$ a_1	$(1-P+P^2)$ a_2	$(1-P+P^2)$ a_3	$(1-P^2)$ a_4	n	$(2S-S^2)$ b_1	$(1-S+S^2)$ b_2	$(1-S+S^2)$ b_3	$(1-S^2)$ b_4	n	$r=p+s-2ps$

S-III-(4)-(i)

$$\begin{aligned}
 A &= (1/3)(2S - S^2) & \textcircled{1} & (A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + (C - k_1) = 0 & k_1 &= a_1/n \\
 B &= (1/3)(1 - S + S^2) & \textcircled{2} & (-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + (B - k_2) = 0 & k_2 &= a_2/n \\
 C &= (1/3)(1 - S^2) & \textcircled{3} & (-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + (B - k_3) = 0 & k_3 &= a_3/n \\
 A + 2B + C &= 1.0 & \textcircled{4} & (A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + (A - k_4) = 0 & k_4 &= a_4/n
 \end{aligned}$$

S-II-(4)-(ii) は前記のS-III-(4)-(i) と同じ計算方法である。

$$\begin{aligned}
 A &= (1/3)(2P - P^2) & \textcircled{1} & (A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + (C - k_1) = 0 & k_1 &= b_1/n \\
 B &= (1/3)(1 - P + P^2) & \textcircled{2} & (-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + (B - k_2) = 0 & k_2 &= b_2/n \\
 C &= (1/3)(1 - P^2) & \textcircled{3} & (-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + (B - k_3) = 0 & k_3 &= b_3/n \\
 A + 2B + C &= 1.0 & \textcircled{4} & (A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + (A - k_4) = 0 & k_4 &= b_4/n
 \end{aligned}$$

2. 連鎖分析の実例計算結果

表-15にミドリスギ（5）の自殖後代におけるアイソザイム遺伝子座の連鎖分析結果を示した。ミドリスギ（5）は大庭ら（1974）がスギの連鎖分析用に保存している個体であり、ミドリスギの劣性遺伝子をホモ，白子遺伝子をヘテロで保有している。またアイソザイムの *Shd-2*, *G6p*, *Dia-3*, *Pgm-2*, *Lap* の5座についてヘテロである（大庭ら，1992）。今回は新たにヘテロであることを確認した *Est-1* を加えて分析した。

1991年の春に雌花，雄花を交配袋に同封する方式で自殖をした。採取した種子は冷凍庫に保存した。1992年7月19日にこれらの種子を小形の人工気象室内で培養土を詰めたプラントベットに播種した。日長は12時間とし，昼温度25℃，夜温度18℃に設定した。今回，アイソザイム分析をした188本

表-15 ミドリスギ（5）の自殖後代におけるアイソザイム遺伝子座の連鎖分析

Table 15 Linkage analysis of isozyme loci in the selfed progenies of Midori sugi (No. 5)

locus	Observed number				χ^2 -value	Probability	Recombination value	Variance	Standard error
	Total	FF	Ff	ff					
(1) Independent isozyme loci									
<i>Pgm-2</i>	188	40	108	40	4.17 ^{NS}	0.1243			
<i>Shd-2</i>	188	48	100	40	1.45 ^{NS}	0.4851			
(2) Independent isozyme loci with embryonic lethal locus									
<i>G6p</i>	191	20	112	59	21.63 ^{**}	<0.0000	0.170(Rep.)	0.0018	0.0428
<i>Lap</i>	188	24	114	50	15.70 ^{**}	<0.0004	0.209(Rep.)	0.0025	0.0499
(3) Linked isozyme loci with embryonic lethal locus									
<i>Dia-3</i>	188	30	105	53	8.20 [*]	<0.0166	0.279(Rep.)	0.037	0.0622
<i>Est-1</i>	184	47	91	46	0.0481 ^{NS}	0.9762	—	—	—
(4) Linked isozyme loci									
[<i>Dia-3</i>	188	30	105	53			0.305(Rep.)	Solution of quadratic equations of S-1-(4)-(i) in Tables 9 and 10	
<i>Est-1</i>	184	47	91	46					

Remarks: F: Fast migrating allozyme, f: Slow migrating allozyme

*: Significant at 5 % level

**: Significant at 1 % level

のほかに19本の白子苗が生じた。大庭ら(1974)はこのミドリスギ(5)の白子苗は3:1の期待分離比から偏り、白子苗の分離数が少ないことを認め、その理由として、白子苗の発芽力・生存力が低いこと、あるいは胚致死遺伝子と連鎖している可能性があることを報告している。

表-15に示したように *Pgm-2*, *Shd-2* の2遺伝子座は独立であった。*G6p* および *Lap* は独立であったがそれぞれ別の胚致死遺伝子座と連鎖していた。それらの組換え価は0.170および0.209と推定され、いずれも相反型の遺伝子配列であった。*Dia-3* は組換え価0.279で胚致死遺伝子座と連鎖しており、かつ *Est-1* とも連鎖していた。*Est-1* 自身の分離比は1:2:1の分離比に適合したことから、遺伝子座の配列は、*Est-1*·*Dia-3*·胚致死遺伝子座(*L*)の順と推定された。

表-16にミドリスギ(5)の自殖後代におけるアイソザイム遺伝子座、*Est-1*·*Dia-3* および胚致死遺伝子座(*L*)連鎖分析の結果を示した。組換え価の推定計算は表-9のS-I-(4)の(i), (ii), (iii)の手順に従った。表-9のS-I-(4)において、Dに*Est-1*, Fに*Dia-3*を割当てて推定計算を試みた。先の遺伝子座の予想配列どおり(i)の場合に妥当な組換え価が推定された。すなわち、*Dia-3*と*L*の組換え価は0.262, *Dia-3*と*Est-1*の組換え価は0.305と推定された。なお表-15と同-16における*Dia-3*と胚致死遺伝子座との組換え価が僅かに異なるのは、計算に使用した個体数の差異によるものである。

表-17にロッド得点法による組換え価の推定の手順と結果を、また図-1には組換え価の変化にともなうロッド得点の推移経過を示した。図-1の各ロッド得点の変化曲線の頂点を示す組換え価が推定しようとする組換え価に相当する。最尤法とロッド得点法による組換え価の推定原理は同じであるので、組換え価はいずれも一致した。

表-16 ミドリスギ(5)の自殖後代におけるアイソザイム遺伝子座、*Dia-3*, *Est-1* および胚致死遺伝子座(*L*)の連鎖分析(表-9, S-I-(4)-(i), 56頁参照, 附属資料S-I-(4)-(i), 128頁参照)

Table 16 Linkage analysis of isozyme loci, *Dia-3*, *Est-1* and an embryonic lethal locus(*L*) in the selfed progenies of Midori sugi (No. 5) (cf. Table 9, S-I-(4)-(i) and Table 15)

	<i>Dia-3</i>			Total	Estimated recombination values	
	<i>FF</i>	<i>Ff</i>	<i>ff</i>		<i>Dia-3 - L</i> s=0.262(Rep.)	<i>Dia-3 - Est-1</i> r=0.305(Rep.) (Solution of quadratic equations of S-I-(4)-(i) in Tables 9 and 10)
<i>Est-1</i>	<i>DD</i>	19	24	4	47	
	<i>Dd</i>	7	58	26	91	
	<i>dd</i>	2	21	23	46	
Total		28	103	53	184	

Remarks: *D*, *F*: Fast migrating allozyme, *d*, *f*: Slow migrating allozyme

Estimated locus arrangement and recombination values

<i>Est-1</i>	<i>Dia-3</i>	<i>L</i>
<i>d</i>	0.305	<i>F</i>
		0.262
		<i>l</i>
<i>D</i>	<i>f</i>	<i>L</i>

表-17 連鎖解析とロッド得点の計算

Table 17 Linkage analysis and LOD score

(1) Data for LOD score calculation

Genotype	Expected frequency		Observed number			
			<i>Dia-3</i>	<i>G6P</i>	<i>Lap</i>	
<i>FF</i>	(1/3)(2P-P ²)	<i>a</i> ₁	30	28	20	24
<i>Ff</i>	(2/3)(1-P+P ²)	<i>a</i> ₂	105	103	112	114
<i>ff</i>	(1/3)(1-P ²)	<i>a</i> ₃	53	53	59	50
	1.0	<i>n</i>	188	184	191	188
Estimated recombination value between isozyme and embryonic lethal loci	Maximum likelihood method		0.279	0.262	0.170	0.209
	LOD score		0.279	0.262	0.170	0.209

P=(1-p)

(2) Calculation of LOD score

$$\text{Repulsion: } l_R = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!} (1/3)^{a_1} (2p-p^2)^{a_1} (2/3)^{a_2} (1-p+p^2)^{a_2} (1/3)^{a_3} (1-p^2)^{a_3} \dots (1)$$

$$\text{Coupling: } l_C = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!} (1/3)^{a_1} (1-p^2)^{a_1} (2/3)^{a_2} (1-p+p^2)^{a_2} (1/3)^{a_3} (2p-p^2)^{a_3} \dots (2)$$

Odds:

Repulsion

$$\{f(y_i;p)/f(y_i;(1/2))\} = \frac{\{(2p-p^2)^{a_1} (1-p+p^2)^{a_2} (1-p^2)^{a_3}\}}{(0.75)^{a_1+a_2+a_3}} \dots (3)$$

Coupling

$$\{f(y_i;p)/f(y_i;(1/2))\} = \frac{\{(1-p^2)^{a_1} (1-p+p^2)^{a_2} (2p-p^2)^{a_3}\}}{(0.75)^{a_1+a_2+a_3}} \dots (4)$$

LOD score:

$$Z(y_i;p) = \log_{10} \{f(y_i;p)/f(y_i;(1/2))\} \dots (5)$$

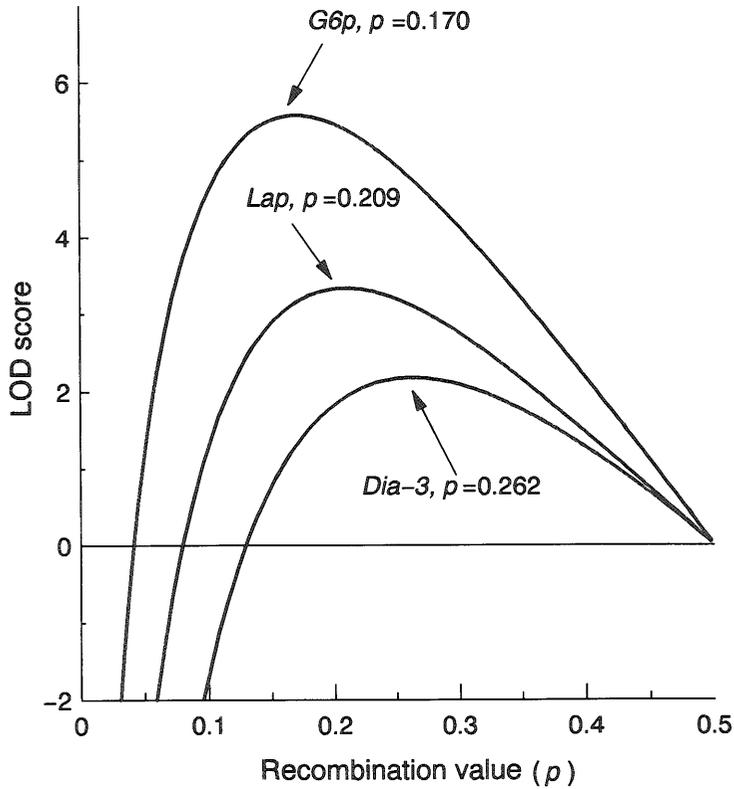


図-1 ロッド得点法による組換価の推定 (表-17参照)

Fig 1 Estimation of recombination values by the LOD score (cf. Table 17)

3. 結果の検討

本研究では、先に大庭ら (1992) が報告した「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」と関連して、共優性遺伝子および複対立遺伝子が関与し、さらに胚致死遺伝子の存在の有無を考慮した組換価の推定計算方法をまとめた。

表-1 に示したように、戻し交雑型と自殖型に大別し、アイソザイムについて、1) 複対立遺伝子が存在しない場合、2) 複対立遺伝子が1座あるいは、3) 2座にある場合の3通りを考慮して推定計算方式を検討した。すなわち、戻し交雑型では、①B-I $\{D(1:1) \times F(1:1)\}$ 、②B-II $\{D(1:2:1) \times F(1:1)\}$ および③B-III $\{D(1:1:1:1) \times F(1:1)\}$ について組換価の計算方法をまとめた (表-3, 5, 7)。自殖型については、①S-I $\{D(1:2:1) \times F(1:2:1)\}$ 、②S-II $\{D(1:1:1:1) \times F(1:2:1)\}$ および③S-III $\{D(1:1:1:1) \times F(1:1:1:1)\}$ について組換価の計算方法をまとめた (表-9, 11, 13)。

いずれの場合も胚致死遺伝子座が存在しなければ、連鎖の有無の検討、また組換価の計算は容易である。

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）

ついで各アイソザイム遺伝子座は独立であり、これに胚致死遺伝子座が連鎖していることを想定して計算手順をまとめた。これは、各アイソザイム遺伝子座ごとに分離比を検討することになる（表-15参照）。この場合、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の最尤法による計算方法は分離比の型（項数）により1次式から5次式の方程式となるが、それぞれの事例について組換え価の推定計算式および分散、標準誤差の推定計算式を示した（表-3, 5, 7, 9, 11, 13の-(3)の部分参照）。

アイソザイム遺伝子座 (D と F) が連鎖していて、かつ胚致死遺伝子座 (L) も連鎖している場合（表-3, 5, 7, 9, 11, 13の-(4)の部分参照）は3座の配列について3通りを想定する必要がある。2個の組換え価（未知数）が関与するため、組換え価を推定する一つの一般式を誘導することは今後の課題とした。このため、(i) DFL , (ii) FDL および (iii) DLF の3通りの配列事例ごとに推定計算式をまとめた。なお、これらの組換え価推定の基礎となるアイソザイム遺伝子2座の分離の2元表において、枠内各項の期待頻度の整理が困難であった。そのため各座ごとに集計した期待頻度をもとめて組換え価の推定計算式の誘導をした。この推定計算式の誘導の詳細を附属資料として添付した。

また自殖型においては、(iii) DLF の場合は両アイソザイム遺伝子座について集計した期待頻度をもとめられたので最尤法によって組換え価の推定計算式を誘導した。(i) DFL および (ii) FDL については片方の遺伝子座のみについて最尤法による計算が可能な集計した期待頻度を求めることができた。もう一方の遺伝子座については、2つの組換え価の未知数の期待頻度によって、分離した各遺伝子型別に整理し、 R の2次方程式を誘導した。この2次方程式を解くことにより組換え価を推定することとした。すなわち (i), (ii) および (iii) の計算を行い、 D , F の両者で共に妥当な解が得られる遺伝子座の配列のものを選定することとなる。

なお各表に示したように分離比を2元表にまとめる際には、 D および F のそれぞれにアイソザイム遺伝子座を割りつけ、かつ D と F には移動度の速いバンドの遺伝子を、 d と f には移動度の遅いバンドの遺伝子を割つけて整理をしなければならなかった。

ミドリスギ (5) は当研究室で保存している研究材料であり、白子の劣性遺伝子をヘテロで保有し、アイソザイムの6遺伝子座についてヘテロであることが判明している。このミドリスギ (5) の自殖後代苗の連鎖分析には、前述の自殖型、S-III型の計算方式が適用できる。

表-15および表-16に示したミドリスギ (5) の自殖後代におけるアイソザイムの遺伝子の連鎖分析の計算事例では、(1) アイソザイム遺伝子座が独立の2例 ($Pgm-2$, $Shd-2$)、(2) アイソザイム遺伝子座が独立で、かつそれぞれの座が別の胚致死遺伝子座と連鎖している2例 ($G6p$, Lap) および (3) アイソザイム遺伝子座が連鎖していて、かつ胚致死遺伝子座も連鎖している1例 ($Dia-3:Est-1:L$) が得られた。

大庭ら (1992) はミドリスギのヘテロ個体の自殖およびヨレスギのヘテロ個体 (ヨレ：優性遺伝子) の自殖後代でのヨレ遺伝子座、ミドリ遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖分析結果を報告した。両標識遺伝子座との連鎖関係を示したアイソザイム遺伝子座は検出されなかった。しかし、

*Shd-2*について2家系で胚致死遺伝子座との組換え価, 0.23 (Rep.) と0.27 (Rep.) を得ている。また *Lap* では0.22 (Rep.) と0.31 (Coup.) の組換え価を示した家系を検出した。本研究のミドリスギ (5) では *Shd-2* の近傍に胚致死遺伝子座は検出されなかったが, *Lap* については胚致死遺伝子座と0.209 (Rep.) の組換え価が推定された。この *Lap* と連鎖している胚致死遺伝子座が既報の胚致死遺伝子座と同一座か否かは今後の交雑検定により明らかにする必要がある。なお本研究のミドリスギ (5) の場合, アイソザイム分析を実施しなかった白子苗の白子遺伝子が胚致死遺伝子として検出される恐れがあるが, ミドリスギ (5) が複数の胚致死遺伝子座を保有していることは確実と考えられる。

Dia-3 と *Est-1* との連鎖, さらにこれと連鎖した胚致死遺伝子座が検出され, その配列順序, 相引・相反関係を推定することができた。

以上の最尤法等によって組換え価が推定された事例について, ロッド得点法による組換え価の推定を行い, それらの結果を表-17および図-1に示した。胚致死遺伝子座との組換え価が中位の大きさの *G6p*: 0.170, *Lap*: 0.209, また, やや大きい組換え価 *Dia-3*: 0.262とも最尤法とロッド得点法による組換え価が一致した。なお, 表-17には, *Dia-3* について184個体と188個体の分析結果, 組換え価に0.262と0.279の違いがみられ, この程度の供試個体数での分離数の僅かな違いが組換え価に鋭敏に影響することが判明した。日下部・服巻 (1989) はロッド得点によるヒトの遺伝子座の組換え価の推定精度について, ヒトの常染色体は22対であるので連鎖の判定のミスの確率を5%程度以下に抑えるという想定で, ロッド得点が3以上であれば連鎖が確実であると判定している。スギの染色体は11対であるので, 前記の考え方に従えば, ロッド得点が, 約2.3以上の場合, 連鎖が確実と判定できる。図-1の3本のロッド得点の曲線の様相から明らかなように, 連鎖が確実であることを証明する解析個体数は組換え価が大きくなるにつれて多数を要することになる。

以上, 共優性遺伝子座間, さらに胚致死遺伝子座が関与している場合の組換え価の推定計算方法を誘導し, 一つの自殖事例について計算結果がえられた。今後, この計算方法について新たな交雑材料による検証, 計算方法のコンピュータによる一貫処理方法の開発, 最適解を求めるロッド得点法, また赤池情報量基準の組み込み等を進め, 解析計算処理を効率化する計画である。

要 旨

スギの白子・黄子・形態異常等に関する標識遺伝子座, アイソザイム遺伝子座および制限酵素断片長多型の連鎖地図作成の基礎研究として, 共優性遺伝子座で複対立遺伝子があり, かつ胚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個の未知数値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今後の課題とした。そのため, 戻し交雑型, 自殖型の2家系に区分し, また複対立遺伝子をもつ遺伝子座数による分離項数 (型) 別に流れ図方式により組換え価の推定計算方法を組立てた。すなわち, アイソザイム遺伝子2座 (D , F) を規定し, 戻し交雑型では, ①B-I $\{D(1:1) \times F(1:1)\}$, ②B-II $\{D(1:2:1) \times F(1:1)\}$ および ③B-III $\{D(1:1:1:1) \times F(1:1)\}$ について組換え価の計算方法をまとめた (表-3, 5, 7)。自殖型

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)

については、①S-I $\{D(1:2:1) \times F(1:2:1)\}$, ②S-II $\{D(1:1:1:1) \times F(1:2:1)\}$ および③S-III $\{D(1:1:1:1) \times F(1:1:1:1)\}$ について組換え価の計算方法をまとめた(表-9, 11, 13)。計算の流れは次の3通り、胚致死遺伝子座が存在しない場合、アイソザイム遺伝子座は独立であるが胚致死遺伝子座と連鎖している場合、アイソザイム遺伝子座が連鎖し、かつ胚致死遺伝子座も連鎖している場合にまとめた。

アイソザイムの6遺伝子座, *Dia-3*, *G6p*, *Est-1*, *Lap*, *Pgm-2*, *Shd-2*についてヘテロのミドリスギ(5)の自殖による後代苗, 約190本を分析した。*Dia-3*と*Est-1*は組換え価0.305(Rep.)で連鎖しており, かつ*Dia-3*の外側に0.262(Rep.)の組換え価で胚致死遺伝子座が連鎖していた。*G6p*と*Lap*は独立ではあったが, 両者とも別の胚致死遺伝子座と連鎖しており, その組換え価は0.170(Rep.)と0.209(Rep.)と推定された。*Pgm-2*と*Shd-2*は期待分離比に適合した。

引用文献

- 1 BAILEY, Norman, T. J.: Introduction to the Mathematical Theory of Genetic Linkage. 298 pp, Oxford, Clarendon Press, 1961
- 2 千葉 茂: スギの針葉の冬期における変色の遺伝(第1報) 針葉の変色の観察およびアカスギ, ミドリスギの交雑. 日林誌 **35** (9): 286-289, 1953
- 3 FISHER, R. A. and B. BALMUKAND: The estimation of linkage from the offspring of selfed heterozygotes. J. Genet. **20**: 79-92, 1928
- 4 河崎久男: スギにおける胚致死遺伝子の検出法に関する研究. 林木育種場研究報告 **8**: 1-67, 1990
- 5 菊池秀夫: スギ針葉の一形態異常の遺伝. 林業試験場研究報告 **298**: 143-151, 1977
- 6 菊池秀夫: スギの葉緑素異常(白緑葉)の遺伝. 林業試験場研究報告 **310**: 163-170, 1980
- 7 日下部真一・服巻保幸: RFLPによる連鎖解析: ロッド得点法ならびにRFLPマーカーの選別. 日本臨牀 増刊号 216-235, 1989
- 8 MATHER, K.: The measurement of linkage in heredity (Second ed. Reprinted 1963). Methuen, London, 149 pp, 1963
- 9 大庭喜八郎・村井正文・杉村義一・斉藤幹夫・岡本敬三・渡辺操・野口常介: 林木の変異に関する研究(Ⅲ) クマスギと他のさし木スギ系統の交雑親和性, F_1 幼苗の生長およびクマスギで検出された2個の単一劣性遺伝子について, 日林誌 **49** (10): 361-367, 1967
- 10 大庭喜八郎・村井正文: イワオスギの自殖および他殖実生における葉緑素変異苗の発生と苗高生長について. 日林誌 **51** (5): 118-124, 1969
- 11 大庭喜八郎・百瀬行男・前田武彦: スギ精英樹からの異常苗の分離. 林業試験場研究報告 **250**: 53-76, 1973
- 12 大庭喜八郎・前田武彦・福原楯勝: ヨレスギの遺伝およびヨレ遺伝子と白子, ミドリスギの両

- 劣性遺伝子の連鎖. 日林誌 **56** (8): 276-281, 1974
- 13 大庭喜八郎: スギの胚致死遺伝子の検出. **90**回日林論: 257-258, 1979
- 14 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: スギゲノムの遺伝子および 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, 1992
- 15 奥泉久人・大庭喜八郎・白石 進: スギ成体針葉で検出されるアイソザイムパターンの季節変化. **100**回日林論: 289-290, 1989
- 16 奥泉久人・大庭喜八郎・白石 進: スギのアスパラギン酸アミノ転移酵素アイソザイムの遺伝. 日林誌 **72** (1): 58-61, 1990
- 17 TSUMURA, Y., K. UCHIDA and K. OHBA: Genetic control of isozyme variation in needle tissues of *Cryptomeria japonica*. J. Heredity **80**: 291-297, 1989

Summary

Studies were made on the methods for estimation of recombination values between markers in the presence of embryonic lethal loci with special consideration of codominance and multiple alleles. Progenies concerned may derive from backcross or selfing. In backcross type, a partner is heterozygote and the other is double or single homozygote. Meanwhile, in selfing type, both partners are heterozygote at both loci.

When two dominant isozyme loci and a lethal locus are designated as *D*, *F* and *L* respectively. The cases were further divided according to segregation types with supposed two loci *D* and *F* into; ①B-I {*D* (1:1) × *F* (1:1)}, ②B-II {*D* (1:2:1) × *F* (1:1)} and ③B-III {*D* (1:1:1:1) × *F* (1:1)} in backcross, and ①S-I {*D* (1:2:1) × *F* (1:2:1)}, ②S-II {*D* (1:1:1:1) × *F* (1:2:1)} and ③S-III {*D* (1:1:1:1) × *F* (1:1:1:1)} in selfing. Methods for calculation of the recombination values in each segregation type were obtained for 3 conditions, namely (1) no embryonic lethal locus, (2) independent isozyme locus with an embryonic lethal locus and (3) linked isozyme loci with an embryonic lethal locus.

Isozyme analysis was made on about 190 seedlings derived from selfing of Midori sugi (5) which is heterozygous for 6 isozyme loci of *Dia-3*, *Est-1*, *G6p*, *Pgm*, *Lap* and *Shd-2*.

Linkage analysis was made on the segregation data of the isozyme loci with the maximum likelihood method. Three loci *Est-1*, *Dia-3* and embryonic lethal locus (*L*) were found to be linked with recombination values of 0.305 for *Est-1* and *Dia-3* (Rep.) and 0.262 for *Dia-3* and *L* (Rep.). *G6p* and *Lap* were independent. However they were linked with

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）

different embryonic lethal loci with recombination values of 0.170 (Rep.) and 0.209 (Rep.).

Normal segregation ratios were observed for *Pgm* and *Shd-2*.

附属資料目次

説明	75
A 胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法	77
1. S-II-(2)	
自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1) におけるアイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法	77
2. S-III-(2)	
自殖型, S-III型 (1:1:1:1)×(1:1:1:1) におけるアイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法	81
B 胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法	84
1. B-II-(4)-(i)	
戻し交雑型, B-II型 (1:2:1)×(1:1) におけるアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換え価の計算方法	84
2. B-III-(4)-(i)	
戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1)×(1:1) におけるアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換え価の計算方法	86
C 戻し交雑型においてアイソザイム2遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の期待頻度と組換え価の計算方法	89
1. 戻し交雑型, B-I型 (1:1)×(1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法	89
B-I-(4)-(i) 表-1 (1)	89
B-I-(4)-(ii) 表-1 (2)	90
B-I-(4)-(iii) 表-1 (3)	91
2. 戻し交雑型, B-II型 (1:2:1)×(1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法	92
B-II-(4)-(i) 表-2 (1)	92
B-II-(4)-(ii) 表-2 (2)	94
B-II-(4)-(iii) 表-2 (3)	96
3. 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1)×(1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法	98
B-III-(4)-(i) 表-3 (1)	98
B-III-(4)-(ii) 表-3 (2)	100
B-III-(4)-(iii) 表-3 (3)	102
D 自殖型においてアイソザイム2遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の期待頻度と組換え価の計算方法	104
1. 自殖型, S-I型 (1:2:1)×(1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法	104
S-I-(4)-(i) 表-4 (1)	104

S-I-(4)-(ii) 表-4 (2)	108
S-I-(4)-(iii) 表-4 (3)	112
2. 自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法	116
S-II-(4)-(i) 表-5 (1)	116
S-II-(4)-(ii) 表-5 (2)	120
S-II-(4)-(iii) 表-5 (3)	124
3. 自殖型, S-III型 (1:1:1:1)×(1:1:1:1)における期待頻度と組換え価の計算方法	128
S-III-(4)-(i) 表-6 (1)	128
S-III-(4)-(ii) 表-6 (2)	132
S-III-(4)-(iii) 表-6 (3)	136

説 明

この資料は先に大庭ら (1992) が報告した「スギゲノムの遺伝子及び RFLP の連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究 I. 劣性標識遺伝子ホモ個体の利用と胚致死遺伝子による分離比の偏りの補正」の続編である。今回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の方法をまとめた。なお、この資料に記述した「期待頻度 (前回の資料では、変換した期待確率と記載した)」についての一部の組換え価の推定式の誘導はすでに大庭ら (1992) が報告した。

この資料においては共優性遺伝子座の連鎖の場合に生じる「期待頻度」の内、まだ組換え価の計算方法をまとめていないものについて組換え価の推定式の誘導を示した。特にアイソザイム 2 遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合は 2 個の未知数があるため、共通の一般推定式をもとめることは今後の課題とした。さらに、胚致死遺伝子座を含めた 3 遺伝子座についての全表現型の個別の期待頻度の誘導は困難である。そのため、アイソザイムの各遺伝子座ごとに集計した期待頻度を求め、それにより組換え価の推定を行うこととした。

本文と資料の各項の照合の便利のため、表-1 に示す戻し交雑型, B-I (1:1)×(1:1), B-II (1:2:1)×(1:1), B-III (1:1:1:1)×(1:1) および自殖型, S-I (1:2:1)×(1:2:1), S-II (1:1:1:1)×(1:2:1), S-III (1:1:1:1)×(1:1:1:1) の記号, さらに枝番号等をつけて記載した。

表-1 アイソザイム遺伝子座の複対立遺伝子の有無による期待分離比

Table 1 Expected segregation ratio of isozyme loci with or without multiple alleles.

Cross type	No multiple allele	multiple allele	
		1 locus	2 loci
Backcross type (Double hetero) × (Double homo)	B-I $F(1:1)$		
	$FF(Ff)$ $Ff(ff)$ Sum		
	$D DD$ 1 1 2		
	$\uparrow (Dd)$		
	$\vdots Dd$ 1 1 2		
	$\downarrow (dd)$		
	Sum 2 2 4		
	「See Append. 89p.」		
(Double hetero) × (Homo, hetero)	B-II $F(1:1)$	B-III $F(1:1)$	
	$FF(Ff)$ $Ff(ff)$ Sum	FF Ff Sum	
	$D DD$ 1 1 2	$D DD$ 1 1 2	
	\uparrow	\uparrow	
	$\vdots Dd$ 2 2 4	$\vdots Dd$ 1 1 2	
	\downarrow	\downarrow	
	dd 1 1 2	De 1 1 2	
	Sum 4 4 8	$\vdots de$ 1 1 2	
	「See Append. 92p.」	Sum 4 4 8	
		「See Append. 98p.」	
Selfing type (Double hetero)	S-I $F(1:2:1)$	S-II $F(1:2:1)$	S-III $F(1:1:1:1)$
	FF Ff ff Sum	FF Ff ff Sum	FF Ff Fh fh Sum
	$D DD$ 1 2 1 4	$D DD$ 1 2 1 4	$D DD$ 1 1 1 1 4
	\uparrow	\uparrow	\uparrow
	$\vdots Dd$ 2 4 2 8	$\vdots Dd$ 1 2 1 4	$\vdots Dd$ 1 1 1 1 4
	\downarrow	\downarrow	\downarrow
	dd 1 2 1 4	De 1 2 1 4	De 1 1 1 1 4
	Sum 4 8 4 16	$\vdots de$ 1 2 1 4	$\vdots de$ 1 1 1 1 4
	「See Append. 104p.」	Sum 4 8 4 16	Sum 4 4 4 4 16
		「See Append. 116p.」	「See Append. 128p.」

Capital letters: Genes for fast migrating allozymes
 Small letters: Genes for slow migrating allozymes

A 胚致死遺伝子が存在しない場合の組換え価の計算方法

1. S-II-(2)

自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:1) におけるアイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法

遺伝子型	期待頻度	観察数
1 <i>DDFF</i>	$\frac{1}{4} R^2$	a_1
2 <i>DdFF</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_2
3 <i>DeFF</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_3
4 <i>deFF</i>	$\frac{1}{4} (1-R)^2$	a_4
5 <i>DDFf</i>	$\frac{2}{4} R(1-R)$	a_5
6 <i>DdFf</i>	$\frac{1}{4} (1-2R+2R^2)$	a_6
7 <i>DeFf</i>	$\frac{1}{4} (1-2R+2R^2)$	a_7
8 <i>deFf</i>	$\frac{2}{4} R(1-R)$	a_8
9 <i>DDff</i>	$\frac{1}{4} (1-R)^2$	a_9
10 <i>Ddff</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_{10}
11 <i>Deff</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_{11}
12 <i>deff</i>	$\frac{1}{4} R^2$	a_{12}
Sum	1	n

$$L = (a_1 + a_{12}) \log \frac{1}{4} R^2 + (a_2 + a_3 + a_{10} + a_{11}) \log \frac{1}{4} R(1-R) + (a_5 + a_8) \log \frac{2}{4} R(1-R)$$

$$+ (a_4 + a_9) \log \frac{1}{4} (1-R)^2$$

$$+ (a_6 + a_7) \log \frac{1}{4} (1-2R+2R^2)$$

$$= (2a_1 + 2a_{12} + a_2 + a_3 + a_{10} + a_{11} + a_5 + a_8) \log R + (a_2 + a_3 + a_{10} + a_{11} + a_5 + a_8 + 2a_4 + 2a_9) \log (1-R) + (a_6 + a_7) \log (1-2R+2R^2) + \text{Const.} \dots \dots \dots (1)$$

$$\frac{dL}{dR} = (2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + a_8 + a_{10} + a_{11} + 2a_{12}) \frac{1}{R} + (a_2 + a_3 + 2a_4 + a_5 + a_8 + 2a_9 + a_{10} + a_{11}) \frac{-1}{1-R}$$

$$+ (a_6 + a_7) \frac{-2+4R}{1-2R+2R^2} \dots \dots \dots (2)$$

ここで、第1, 2, 3項の各係数をA, B, Cとおくと、

$$\begin{aligned}
 &= A\frac{1}{R} - B\frac{1}{1-R} - 2C\frac{1-2R}{1-2R+2R^2} \\
 &= \frac{1}{R(1-R)}\{A(1-R) - BR\} - 2C\frac{1-2R}{1-2R+2R^2} \\
 &= \frac{1}{R(1-R)(1-2R+2R^2)}[A - (A+B)R](1-2R+2R^2) - 2C(1-2R)R(1-R) \dots\dots\dots (3)
 \end{aligned}$$

(3) 式 [] 内の展開

第1項 A - (A+B)R

$$\begin{aligned}
 &- 2A \quad R + 2(A+B) R^2 \\
 &\quad + 2A \quad R^2 - 2(A+B)R^3 \\
 \hline
 &A - (3A+B)R + (4A+2B)R^2 - (2A+2B)R^3
 \end{aligned}$$

第2項 -2C(1-2R)(R-R^2) = -2C(R-2R^2)

$$\begin{aligned}
 &\quad - R^2 + 2R^3) \\
 \hline
 &- 2CR + 6CR^2 - 4CR^3
 \end{aligned}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)(1-2R+2R^2)}[A - (3A+B+2C)R + (4A+2B+6C)R^2 - (2A+2B+4C)R^3] \dots\dots (4)$$

(4) 式の右辺を0とおくと [] 内の3次方程式を0とする解のひとつがRの推定値である。

$$A_0 = A$$

$$A_1 = -(3A+B+2C)$$

$$\begin{aligned}
 3A &= 6a_1 + 3a_2 + 3a_3 & 3a_5 & & + 3a_8 & & + 3a_{10} + 3a_{11} + 6a_{12} \\
 B &= a_2 + a_3 + 2a_4 + a_5 & & & + a_8 + 2a_9 + a_{10} + a_{11} \\
 2C &= & & & & & 2a_6 + 2a_7 \\
 \hline
 &- \{6a_1 + 4a_2 + 4a_3 + 2a_4 + 4a_5 + 2a_6 + 2a_7 + 4a_8 + 2a_9 + 4a_{10} + 4a_{11} + 6a_{12}\}
 \end{aligned}$$

$$A_2 = 4A + 2B + 6C$$

$$\begin{aligned}
 4A &= 8a_1 + 4a_2 + 4a_3 & + 4a_5 & & + 4a_8 & & + 4a_{10} + 4a_{11} + 8a_{12} \\
 2B &= 2a_2 + 2a_3 + 4a_4 + 2a_5 & & & + 2a_8 + 4a_9 + 2a_{10} + 2a_{11} \\
 6C &= & & & & & 6a_6 + 6a_7 \\
 \hline
 &8a_1 + 6a_2 + 6a_3 + 4a_4 + 6a_5 + 6a_6 + 6a_7 + 6a_8 + 4a_9 + 6a_{10} + 6a_{11} + 8a_{12}
 \end{aligned}$$

$$A_3 = -(2A + 2B + 4C)$$

$$\begin{aligned}
 2A &= 4a_1 + 2a_2 + 2a_3 & 2a_5 & & + 2a_8 & & + 2a_{10} + 2a_{11} + 4a_{12} \\
 2B &= 2a_2 + 2a_3 + 4a_4 + 2a_5 & & & + 2a_8 + 4a_9 + 2a_{10} + 2a_{11} \\
 4C &= & & & & & 4a_6 + 4a_7 \\
 \hline
 &- \{4a_1 + 4a_2 + 4a_3 + 4a_4 + 4a_5 + 4a_6 + 4a_7 + 4a_8 + 4a_9 + 4a_{10} + 4a_{11} + 4a_{12}\}
 \end{aligned}$$

すなわち,

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 = 0 \quad \dots\dots\dots (5)$$

$$A_0 = 2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + a_8 + a_{10} + a_{11} + 2a_{12}$$

$$A_1 = -6a_1 - 4a_2 - 4a_3 - 2a_4 - 4a_5 - 2a_6 - 2a_7 - 4a_8 - 2a_9 - 4a_{10} - 4a_{11} - 6a_{12}$$

$$A_2 = 8a_1 + 6a_2 + 6a_3 + 4a_4 + 6a_5 + 6a_6 + 6a_7 + 6a_8 + 4a_9 + 6a_{10} + 6a_{11} + 8a_{12}$$

$$A_3 = -4a_1 - 4a_2 - 4a_3 - 4a_4 - 4a_5 - 4a_6 - 4a_7 - 4a_8 - 4a_9 - 4a_{10} - 4a_{11} - 4a_{12} = -4n$$

$$\begin{cases} 0 < R < 0.5 & r = R & Df/dF \\ 0.5 < R < 1 & r = 1 - R & DF/df \end{cases}$$

Fisher 情報量

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

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

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

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

$$\begin{aligned}
 I_5(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}R(1-R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{2}{4}R(1-R) \\
 &= -\frac{n}{4}R(1-R) \frac{d}{dR} \frac{1-2R}{R(1-R)} \\
 &= -\frac{n}{4}R(1-R) \frac{-2R(1-R) - (1-2R)(1-2R)}{\{R(1-R)\}^2} \\
 &= \frac{n\{4R(1-R) + 2(1-2R)(1-2R)\}}{4R(1-R)} \\
 &= \frac{n\{4R - 4R^2 + 2(1-4R+4R^2)\}}{4R(1-R)} \\
 &= \frac{n(2-4R+4R^2)}{4R(1-R)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_6(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}(1-2R+2R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}(1-2R+2R^2) \\
 &= -\frac{n}{4}(1-2R+2R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2+4R}{1-2R+2R^2} \\
 &= -\frac{n}{4}(1-2R+2R^2) \frac{4(1-2R+2R^2) - (-2+4R)(-2+4R)}{(1-2R+2R^2)^2} \\
 &= \frac{n\{(-4+8R-8R^2) + (4-16R+16R^2)\}}{4(1-2R+2R^2)} \\
 &= \frac{n(-8R+8R^2)}{4(1-2R+2R^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_7(R) &= I_6(R) \\
 I_8(R) &= I_5(R) \\
 I_9(R) &= I_4(R) \\
 I_{10}(R) &= I_2(R) \\
 I_{11}(R) &= I_2(R) \\
 I_{12}(R) &= I_1(R)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I(R) &= \Sigma I_i(R) = 2I_1^{1,12}(R) + 4I_2^{2,3,10,11}(R) + 2I_4^{4,9}(R) + 2I_5^{5,8}(R) + 2I_6^{6,7}(R) \\
 &= \frac{4n}{4} + \frac{4n(1-2R+2R^2)}{4R(1-R)} + \frac{4n}{4} + \frac{2n(2-4R+4R^2)}{4R(1-R)} + \frac{2n(-8R+8R^2)}{4(1-2R+2R^2)} \\
 &= 2n + \frac{2n(1-2R+2R^2)}{R(1-R)} + \frac{-4R+4R^2}{(1-2R+2R^2)} \\
 &= \frac{n}{R(1-R)(1-2R+2R^2)} [2R(1-R)(1-2R+2R^2) + 2(1-2R+2R^2)(1-2R+2R^2) \\
 &\quad + (-4R+4R^2)R(1-R)] \\
 &= \frac{2n}{R(1-R)(1-2R+2R^2)} [(1-2R+2R^2)\{R(1-R) + (1-2R+2R^2)\} \\
 &\quad + (-2R+2R^2)(R-R^2)] \dots (6)
 \end{aligned}$$

(6) 式の [] 内

$$\begin{aligned}
 [] &= (1-2R+2R^2)(1-R+R^2) + (-2R+2R^2)(R-R^2) \\
 &= 1-2R+2R^2 && -2R^2+2R^3 \\
 &\quad - R+2R^2-2R^3 && +2R^3-2R^4 \\
 &\quad + R^2-2R^3+2R^4 \\
 &= \frac{1-3R+5R^2-4R^3+2R^4}{1-3R+3R^2} && \frac{-2R^2+4R^3-2R^4}{-2R^2+4R^3-2R^4}
 \end{aligned}$$

以上から

$$I(R) = \Sigma I_i(R) = \frac{2n(1-3R+3R^2)}{R(1-R)(1-2R+2R^2)} \dots\dots\dots (7)$$

$$V(R) = \frac{1}{I(R)} \\ = \frac{R(1-R)(1-2R+2R^2)}{2n(1-3R+3R^2)} \dots\dots\dots (8)$$

$$V(r) = V(R) \dots\dots\dots (9)$$

2. S-III-(2)

自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) におけるアイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法

	遺 伝 子 型	期 待 頻 度	観 察 数
1	<i>DDFF</i>	$\frac{1}{4} R^2$	a_1
2	<i>DdFF</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_2
3	<i>DeFF</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_3
4	<i>deFF</i>	$\frac{1}{4} (1-R)^2$	a_4
5	<i>DDFf</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_5
6	<i>DdFf</i>	$\frac{1}{4} R^2$	a_6
7	<i>DeFf</i>	$\frac{1}{4} (1-R)^2$	a_7
8	<i>deFf</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_8
9	<i>DDFh</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_9
10	<i>DdFh</i>	$\frac{1}{4} (1-R)^2$	a_{10}
11	<i>DeFh</i>	$\frac{1}{4} R^2$	a_{11}
12	<i>deFh</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_{12}
13	<i>DDfh</i>	$\frac{1}{4} (1-R)^2$	a_{13}
14	<i>Ddfh</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_{14}
15	<i>Defh</i>	$\frac{1}{4} R(1-R)$	a_{15}
16	<i>defh</i>	$\frac{1}{4} R^2$	a_{16}
	Sum	1	n

$$L = (a_1 + a_6 + a_{11} + a_{16}) \log \frac{1}{4} R^2 + (a_2 + a_3 + a_5 + a_8 + a_9 + a_{12} + a_{14} + a_{15}) \log \frac{1}{4} R(1-R) \\ + (a_4 + a_7 + a_{10} + a_{13}) \log \frac{1}{4} (1-R)^2 \\ = (2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + 2a_6 + a_8 + a_9 + 2a_{11} + a_{12} + a_{14} + a_{15} + 2a_{16}) \log R \\ + (a_2 + a_3 + 2a_4 + a_5 + 2a_7 + a_8 + a_9 + 2a_{10} + a_{12} + 2a_{13} + a_{14} + a_{15}) \log(1-R) + \text{Const.} \dots\dots\dots (10)$$

$$\frac{dL}{dR} = (2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + 2a_6 + a_8 + a_9 + 2a_{11} + a_{12} + a_{14} + a_{15} + 2a_{16}) \frac{1}{R} \\ + (a_2 + a_3 + 2a_4 + a_5 + 2a_7 + a_8 + a_9 + 2a_{10} + a_{12} + 2a_{13} + a_{14} + a_{15}) \frac{-1}{1-R} \dots\dots\dots (11)$$

ここで、(11) 式の第1, 2項の係数をそれぞれA, Bとおくと

$$= A \frac{1}{R} - B \frac{1}{1-R} \\ = \frac{1}{R(1-R)} \{A(1-R) - BR\} \\ = \frac{1}{R(1-R)} \{A - (A+B)R\} \dots\dots\dots (12)$$

(12) 式の右边を0とおくと { } 内の1次式を0とする解がRの推定値である。

すなわち、

$$R = \frac{A}{A+B} \\ = \frac{2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + 2a_6 + a_8 + a_9 + 2a_{11} + a_{12} + a_{14} + a_{15} + 2a_{16}}{2n} \dots\dots\dots (13)$$

$$\begin{cases} 0 < R < 0.5 & r=R & Df/dF \\ 0.5 < R < 1 & r=1-R & DF/df \end{cases}$$

$$A = 2a_1 + a_2 + a_3 + a_5 + 2a_6 + a_8 + a_9 + 2a_{11} + a_{12} + a_{14} + a_{15} + 2a_{16} \\ B = a_2 + a_3 + 2a_4 + a_5 + 2a_7 + a_8 + a_9 + 2a_{10} + a_{12} + 2a_{13} + a_{14} + a_{15}$$

$$A+B = 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 + 2a_4 + 2a_5 + 2a_6 + 2a_7 + 2a_8 + 2a_9 + 2a_{10} + 2a_{11} + 2a_{12} + 2a_{13} + 2a_{14} + 2a_{15} + 2a_{16} = 2n$$

Fisher 情報量

$$I_1(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} R^2 \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} R^2 \\ = -\frac{n}{4} R^2 \frac{d}{dR} \frac{2}{R} \\ = -\frac{n}{4} R^2 \frac{-2}{R^2} \\ = \frac{2n}{4}$$

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

$$I_5(R) = I_2(R)$$

$$I_6(R) = I_1(R)$$

$$I_7(R) = I_4(R)$$

$$I_8(R) = I_2(R)$$

$$I_9(R) = I_2(R)$$

$$I_{10}(R) = I_4(R)$$

$$I_{11}(R) = I_1(R)$$

$$I_{12}(R) = I_2(R)$$

$$I_{13}(R) = I_4(R)$$

$$I_{14}(R) = I_2(R)$$

$$I_{15}(R) = I_2(R)$$

$$I_{16}(R) = I_1(R)$$

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

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

$$\begin{aligned}
 I(R) = \Sigma I_i(R) &= 4I_1(R) + 8I_2(R) + 4I_4(R) \\
 &= 2n + \frac{2n(1-2R+2R^2)}{R(1-R)} + 2n \\
 &= \frac{n}{R(1-R)} [4R(1-R) + 2(1-2R+2R^2)] \\
 &= \frac{2n}{R(1-R)} \dots \dots \dots (14)
 \end{aligned}$$

以上から,

$$\begin{aligned}
 V(R) &= \frac{1}{I(R)} \\
 &= \frac{R(1-R)}{2n} \dots \dots \dots (15)
 \end{aligned}$$

$$V(r) = V(R) \dots \dots \dots (16)$$

B 胚致死遺伝子が存在する場合の組換え価の計算方法

1. B-II-(4)-(i)

戻し交雑型, B-II型 (1:2:1)×(1:1) におけるアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換え価の計算方法

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DD</i>	$\frac{1}{3}(1-P+P^2)$	a_1
<i>Dd</i>	$\frac{1}{3}(1+2P-2P^2)$	a_2
<i>dd</i>	$\frac{1}{3}(1-P+P^2)$	a_3
	1	n

$$L = (a_1 + a_3) \log \frac{1}{3}(1 - P + P^2) + a_2 \log \frac{1}{3}(1 + 2P - 2P^2)$$

$$= (a_1 + a_3) \log(1 - P + P^2) + a_2 \log(1 + 2P - 2P^2) + \text{Const.} \dots\dots\dots(17)$$

$$\frac{dL}{dP} = (a_1 + a_2) \frac{-1 + 2P}{1 - P + P^2} + a_2 \frac{2 - 4P}{1 + 2P - 2P^2}$$

$$= \frac{1 - 2P}{(1 - P + P^2)(1 + 2P - 2P^2)} [- (a_1 + a_3)(1 + 2P - 2P^2) + 2a_2(1 - P + P^2)]$$

$$= \frac{1 - 2P}{(1 - P + P^2)(1 + 2P - 2P^2)} [(-a_1 + 2a_2 - a_3) + 2(-a_1 - a_2 - a_3)P + 2(a_1 + a_2 + a_3)P^2] \dots\dots\dots(18)$$

(18) 式の右边を0とおくとPの推定値は次の第2次方程式の解のひとつである。

$$(-a_1 + 2a_2 - a_3) - 2nP + 2nP^2 = 0 \dots\dots\dots(19)$$

$$P = \frac{2n \pm \sqrt{4n^2 - 8n(-a_1 + 2a_2 - a_3)}}{4n} \dots\dots\dots(20)$$

0 ≤ P であるから,

$$P = \frac{n + \sqrt{n^2 - 2n(-a_1 + 2a_2 - a_3)}}{2n} \dots\dots\dots(21)$$

0 < P < 0.5 p = P

0.5 < P < 1 p = 1 - P

Fisher 情報量

$$\begin{aligned}
 I_1(P) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{3}(1-P+P^2) \frac{d^2}{dP^2} \log \frac{1}{3}(1-P+P^2) \\
 &= -\frac{n}{3}(1-P+P^2) \frac{d}{dP} \frac{-1+2P}{1-P+P^2} \quad \begin{matrix} (2-2P+2P^2) - (1-4P+4P^2) \\ \uparrow \end{matrix} \\
 &= -\frac{n}{3}(1-P+P^2) \frac{2(1-P+P^2) - (-1+2P)(-1+2P)}{(1-P+P^2)^2} \\
 &= \frac{-n(1+2P-2P^2)}{n(1-P+P^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_2(P) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{3}(1+2P-2P^2) \frac{d^2}{dP^2} \log \frac{1}{3}(1+2P-2P^2) \\
 &= -\frac{n}{3}(1+2P-2P^2) \frac{d}{dP} \frac{2-4P}{1+2P-2P^2} \quad \begin{matrix} -(4-16P+16P^2) \\ \uparrow \end{matrix} \\
 &= -\frac{n}{3}(1+2P-2P^2) \frac{-4(1+2P-2P^2) - (2-4P)(2-4P)}{(1+2P-2P^2)^2} \\
 &= \frac{n(8-8P+8P^2)}{3(1+2P-2P^2)}
 \end{aligned}$$

$$I_3(P) = I_1(P)$$

以上から,

$$\begin{aligned}
 I(P) &= \sum I_i(P) = 2I_1(P) + I_2(P) = \frac{-2n(1+2P-2P^2)}{3(1-P+P^2)} + \frac{n(8-8P+8P^2)}{3(1+2P-2P^2)} \\
 &= \frac{n}{3(1-P+P^2)(1+2P-2P^2)} [(-2-4P+4P^2)(1+2P-2P^2) + (8-8P+8P^2)(1-P+P^2)]
 \end{aligned}$$

$-2-4P+4P^2$	$8-8P+8P^2$
$-4P-8P^2+8P^3$	$-8P+8P^2-8P^3$
$+4P^2+8P^3-8P^4$	$+8P^2-8P^3+8P^4$
$-2-8P$	$+16P^3-8P^4$
$8-16P+24P^2-16P^3+8P^4$	

$$\begin{aligned}
 &= \frac{n(6-24P+24P^2)}{3(1-P+P^2)(1+2P-2P^2)} \\
 &= \frac{n(2-8P+8P^2)}{(1-P+P^2)(1+2P-2P^2)} \dots\dots\dots (22)
 \end{aligned}$$

したがって,

$$V(P) = \frac{1}{I(P)} = \frac{(1-P+P^2)(1+2P-2P^2)}{2n(1-4P+4P^2)} \dots\dots\dots (23)$$

$$V(p) = V(P) \dots\dots\dots (24)$$

2. B-III-(4)-(i)

戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) におけるアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換え価の計算方法

遺伝子型	期待頻度	観察数
<i>DD</i>	$\frac{1}{3}(1-P+P^2)$	a_1
<i>Dd</i>	$\frac{1}{3}(2P-P^2)$	a_2
<i>De</i>	$\frac{1}{3}(1-P^2)$	a_3
<i>de</i>	$\frac{1}{3}(1-P+P^2)$	a_4
	1	n

$$L = (a_1 + a_4) \log \frac{1}{3}(1-P+P^2) + a_2 \log \frac{1}{3}(2P-P^2) + a_3 \log \frac{1}{3}(1-P^2) \\ = (a_1 + a_4) \log(1-P+P^2) + a_2 \log(2P-P^2) + a_3 \log(1-P^2) + \text{Const.} \dots (25)$$

$$\frac{dL}{dP} = (a_1 + a_4) \frac{-1+2P}{1-P+P^2} + a_2 \frac{2-2P}{2P-P^2} + a_3 \frac{-2P}{1-P^2} \\ = \frac{1}{(1-P+P^2)(2P-P^2)(1-P^2)} [(a_1 + a_4)(-1+2P)(2P-P^2)(1-P^2) + 2a_2(1-P)(1-P+P^2)(1-P^2) - 2a_3P(1-P+P^2)(2P-P^2)] \\ \boxed{\begin{matrix} (a_1 + a_4)(-2P + P^2(1-P^2) + 2a_2(1-P+P^2)(1-P^2) - 2a_3P(2P-2P^2+2P^3) \\ 4P^2-2P^3) \quad \quad \quad -P+P^2-P^3) \quad \quad \quad -P^2+P^3-P^4) \end{matrix}} \\ = \frac{1}{(1-P+P^2)(2P-P^2)(1-P^2)} [(a_1 + a_4)(-2P+5P^2-2P^3)(1-P^2) + 2a_2(1-2P+2P^2-P^3)(1-P^2) - 2a_3(2P^2-3P^3+3P^4-P^5)] \\ \boxed{\begin{matrix} (-2P+5P^2-2P^3) \quad \quad \quad (1-2P+2P^2-P^3) \\ +2P^3-5P^4+2P^5) \quad \quad \quad -P^2+2P^3-2P^4+P^5) \end{matrix}} \\ = \frac{1}{(1-P+P^2)(2P-P^2)(1-P^2)} [(a_1 + a_4)(-2P+5P^2-5P^4+2P^5) + 2a_2(1-2P+P^2+P^3-2P^4+P^5) - 2a_3(2P^2-3P^3+3P^4-P^5)] \dots (26)$$

(26) 式の右边を 0 とおくと P の推定値は以下に示す 5 次方程式の解のひとつである。

すなわち,

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 = 0 \dots (27)$$

$$\begin{aligned} A_0 &= 2a_2 \\ A_1 &= -2a_1 - 4a_2 - 2a_4 \\ A_2 &= 5a_1 + 2a_2 - 4a_3 + 5a_4 \\ A_3 &= 2a_2 + 6a_3 \\ A_4 &= -5a_1 - 4a_2 - 6a_3 - 5a_4 \\ A_5 &= 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 + 2a_4 = 2n \end{aligned}$$

$$\begin{cases} 0 < P < 0.5 & p = P & Dl/dL \times Dl/eL \\ 0.5 < P < 1 & p = 1 - P & DL/dL \times DL/el \end{cases}$$

Fisher 情報量

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

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

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

$$I_4(P) = I_1(P)$$

以上から,

$$\begin{aligned}
 I(P) &= \Sigma I_i(P) = 2I_1(P) + I_2(P) + I_3(P) \\
 &= \frac{n(-2-4P+4P^2)}{3(1-P+P^2)} + \frac{n(4-4P+2P^2)}{3(2P-P^2)} + \frac{n(2+2P^2)}{3(1-P^2)} \\
 &= \frac{n}{3(1-P+P^2)(2P-P^2)(1-P^2)} [(-2-4P+4P^2)(2P-P^2)(1-P^2) \\
 &\quad + (4-4P+2P^2)(1-P+P^2)(1-P^2) + (2+2P^2)(1-P+P^2)(2P-P^2)] \\
 &= \frac{n}{3(1-P+P^2)(2P-P^2)(1-P^2)} [(-2-4P+4P^2)(2P-P^2-2P^3+P^4) \\
 &\quad + (4-4P+2P^2)(1-P+P^2-P^2+P^3-P^4) \\
 &\quad + (1-P+P^2)(4P-2P^2+4P^3-2P^4)] \dots\dots\dots(28)
 \end{aligned}$$

(28) 式 [] 内の展開

第1項:

$$\begin{aligned}
 &-4P+2P^2+4P^3-2P^4 \\
 &\quad -8P^2+4P^3+8P^4-4P^5 \\
 &\quad \quad +8P^3-4P^4-8P^5+4P^6 \\
 \hline
 &-4P-6P^2+16P^3+2P^4-12P^5+4P^6
 \end{aligned}$$

第2項:

$$\begin{aligned}
 &4-4P+4P^3-4P^4 \\
 &\quad -4P+4P^2-4P^4+4P^5 \\
 &\quad \quad +2P^2-2P^3+2P^5-2P^6 \\
 \hline
 &4-8P+6P^2+2P^3-8P^4+6P^5-2P^6
 \end{aligned}$$

第3項:

$$\begin{aligned}
 &4P-2P^2+4P^3-2P^4 \\
 &\quad -4P^2+2P^3-4P^4+2P^5 \\
 &\quad \quad +4P^3-2P^4+4P^5-2P^6 \\
 \hline
 &4P-6P^2+10P^3-8P^4+6P^5-2P^6
 \end{aligned}$$

合計

$$\hline
 4-8P-6P^2+28P^3-14P^4$$

すなわち,

$$\begin{aligned}
 I(P) &= \frac{n(4-8P-6P^2+28P^3-14P^4)}{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)} \\
 &= \frac{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)}{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)} \dots\dots\dots(29)
 \end{aligned}$$

したがって,

$$V(P) = \frac{1}{I(P)} = \frac{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)}{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)} \dots\dots\dots(30)$$

$$V(p) = V(P) \dots\dots\dots(31)$$

C 戻し交雑型においてアイソザイム 2 遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の期待頻度と組換え価の計算方法

1. 戻し交雑型, B-I 型 (1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

B-I-(4)-(i)

表-1 (1) 戻し交雑型, B-I 型 (1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling (1) (2)
 Isozyme gene: D, d $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFl}{DFl}$ $\frac{dfl}{dfl}$ Recombination value:
 Isozyme gene: F, f $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFl}{DFl}$ $\frac{dfl}{dfl}$ D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l (F) (S) F-L; s
 $p=r+s-2rs$

(1) $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFl}{DFl}$

	DFL	DFl	dFL	DfL	dFl	Dfl	dfl	dfl
(1/2)	(1-r)(1-s)	s(1-r)	r(1-s)	rs	rs	r(1-s)	s(1-r)	(1-r)(1-s)
{1/4}								
(1/2)DFL	①DDFFLL	①DDFFLl	②DdFFLL	④DDFfLL	②DdFFLl	④DDFfLl	⑤DdFfLL	⑤DdFfLl
	(1-r)(1-s)	s(1-r)	r(1-s)	rs	rs	r(1-s)	s(1-r)	(1-r)(1-s)
(1/2)DFl	①DDFFLl	⑩DDFFll	②DdFFLl	④DDFfLl	①DdFFll	⑬DDFfll	⑤DdFfLl	⑭DdFfll
	(1-r)(1-s)	s(1-r)	r(1-s)	rs	rs	r(1-s)	s(1-r)	(1-r)(1-s)

[F-D-L]: Survived individuals $P=(1-p), R=(1-r), S=(1-s)$
 $P=R+S-2RS, \{2-R-S+2RS\}=\{2-P\}$

Genotype	Expected frequency		Sum	Sum and observed number		
				FF	Ff	Sum
①DDFFLL	(1-r)(1-s)	RS	R(1+S)	DD R(1+S)	(1-R)(2-S)	(1/3)(2-P)
DDFFLl	(1-r)s	R(1-S)				
DDFFLl	(1-r)(1-s)	RS				
a ₁						
②DdFFLL	r(1-s)	(1-R)S	(1-R)(1+S)	Dd (1-R)(1+S)	R(2-S)	(1/3)(1+P)
DdFFLl	rs	(1-R)(1-S)				
DdFFLl	r(1-s)	(1-R)S				
a ₂						
Sum				(1/3)(1+S)	(1/3)(2-S)	
b ₁ b ₂ n(3.0)						
④DDFFLL	rs	(1-R)(1-S)	(1-R)(2-S)	S = (2b ₂ -b ₁)/n	P = (2a ₁ -a ₂)/n	V(S) = {(1+S)(2-S)}/n
DDFfLl	r(1-s)	(1-R)S				
DDFfLl	rs	(1-R)(1-S)				
V(s) = V(S) V(p) = V(P)						
⑤DdFfLL				S.E. of s = $\sqrt{V(s)}$		
DdFfLl				S.E. of p = $\sqrt{V(p)}$		
DdFfLl						

[F-D-ll]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency		Sum and observed number						
			FF	Ff	Sum				
⑩FFDDll	(1-r)s	R(1-S)	DD R(1-S)	(1-R)S	P				
⑪FFDdll	rs	(1-R)(1-S)							
⑬FfDDll	r(1-s)	(1-R)S							
a ₁									
⑭FfDdll	(1-r)(1-s)	RS	Dd (1-R)(1-S)	RS	(1-P)				
a ₂									
Sum						(1-S)	S		
b ₁ b ₂ n(1.0)									
S = b ₁ /n				P = a ₂ /n					
V(S) = S(1-S)/n				V(P) = P(1-P)/n					
V(s) = V(S)				V(p) = V(P)					
S.E. of s = $\sqrt{V(s)}$				S.E. of p = $\sqrt{V(p)}$					

B-I-(4)-(ii)

表-1 (2) 戻し交雑型, B-I 型 (1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{FDI}$ $\frac{fdL}{fdl}$ Recombination value:
 Isozyme gene: F, f $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{FDI}$ $\frac{fdL}{fdl}$ D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l (F) (S) $s = p + r - 2pr$

(1) $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{FDI}$

(1/2)	FDL (1-p)(1-r)	FDI p(1-r)	FdL pr	fDL r(1-p)	Fdl r(1-p)	fDI pr	fdL p(1-r)	fdl (1-p)(1-r)
{1/4}								
(1/2)FDL	①FFDdLL (1-p)(1-r)	①FFDdLI p(1-r)	②FFDdLL pr	④FfDdLL r(1-p)	②FFDdLI r(1-p)	④FfDdLI pr	⑤FfDdLL p(1-r)	⑤FfDdLI (1-p)(1-r)
(1/2)FDI	①FFDdLI (1-p)(1-r)	⑩FFDdII p(1-r)	②FFDdLI pr	④FfDdLI r(1-p)	⑪FFDdII r(1-p)	⑬FfDdII pr	⑤FfDdLI p(1-r)	⑭FfDdII (1-p)(1-r)

[F-D-L]: Survived individuals P = (1-p), R = (1-r)

Genotype	Expected frequency		Sum	Sum and observed number		
				FF	Ff	Sum
①FFDdLL	(1-p)(1-r)	PR	(1+P)R	DD (1+P)R	(1+P)(1-R)	(1/3)(1+P)
FFDdLI	(1-p)(1-r)	PR				
FFDdLI	p(1-r)	(1-P)R				
②FFDdLL	pr	(1-P)(1-R)	(2-P)(1-R)	Dd (2-P)(1-R)	(2-P)R	(1/3)(2-P)
FFDdLI	pr	(1-P)(1-R)	P(1-R)	Sum (1/3)(2-S)	(1/3)(1+S)	a ₂
FFDdLI	r(1-p)	P(1-R)				
④FfDdLL	r(1-p)	P(1-R)				
FfDdLI	r(1-p)	P(1-R)	(1+P)(1-R)	S = (2b ₂ - b ₁)/n	P = (2a ₁ - a ₂)/n	
FfDdLI	pr	(1-P)(1-R)		V(S) = {(1+S)(2-S)}/n	V(P) = {(1+P)(2-P)}/n	
⑤FfDdLL	p(1-r)	(1-P)R	(2-P)R	V(s) = V(S)	V(p) = V(P)	
FfDdLI	p(1-r)	(1-P)R		S.E. of s = √V(s)	S.E. of p = √V(p)	
FfDdLI	(1-p)(1-r)	PR				

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency		Sum and observed number		
			FF	Ff	Sum
⑩FFDdII	p(1-r)	(1-P)R	(1-P)R	(1-P)(1-R)	(1-P)
⑪FFDdII	r(1-p)	P(1-R)			
⑬FfDdII	pr	(1-P)(1-R)			
⑭FfDdII	(1-p)(1-r)	PR	Dd P(1-R)	PR	P
Sum	S	(1-S)	b ₁	b ₂	n(1.0)

$S = b_2/n$ $P = a_1/n$
 $V(S) = S(1-S)/n$ $V(P) = P(1-P)/n$
 $V(s) = V(S)$ $V(p) = V(P)$
 S.E. of s = √V(s) S.E. of p = √V(p)

B-I-(4)-(iii)

表-1 (3) 戻し交雑型, B-I型 (1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{DlF} \times \frac{dLf}{dlf}$ Recombination value:
 Isozyme gene: F, f $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{DlF} \times \frac{dLf}{dlf}$ D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{DlF} \times \frac{dLf}{dlf}$ F-L; s
 (F) (S) $r = p + s - 2ps$

(1) $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{DlF}$

	DLF	DlF	dLF	DLf	dIF	Dlf	dLf	dlf
(1/2)	(1-p)(1-s)	ps	p(1-s)	s(1-p)	s(1-p)	p(1-s)	ps	(1-p)(1-s)
{1/4}								
(1/2)FDL	①DDFFLL	①DDFFlI	②DdFFLL	④DDFFLL	②DdFFlI	④DDFFlI	⑤DdFfLL	⑤DdFfLI
	(1-p)(1-s)	ps	p(1-s)	s(1-p)	s(1-p)	p(1-s)	ps	(1-p)(1-s)
(1/2)FDI	①DDFFLI	⑩DDFFll	②DdFFLI	④DDFFLI	⑩DdFFll	⑩DDFFll	⑤DdFfLI	④DdFfll
	(1-p)(1-s)	ps	p(1-s)	s(1-p)	s(1-p)	p(1-s)	ps	(1-p)(1-s)

[F-D-L]: Survived individuals P = (1-p), S = (1-s) R = P + S - 2PS

Genotype	Expected frequency		Sum and observed number		
			FF	Ff	Sum
①DDFFLL	(1-p)(1-s)	PS	DD 2PS (1-P)(1-S)	2P(1-S) (1-P)S	(1/3)(1+P) a ₁
DDFFLI	(1-p)(1-s)	PS			
DDFFLI	ps	(1-P)(1-S)			
②DdFFLL	p(1-s)	(1-P)S	Dd 2(1-P)S P(1-S)	2(1-P)(1-S) PS	(1/3)(2-P) a ₂
DdFFLI	p(1-s)	(1-P)S			
DdFFLI	s(1-p)	P(1-S)			
④DDFFLL	s(1-p)	P(1-S)	Sum (1/3)(1+S) b ₁	(1/3)(2-S) b ₂	n(3.0)
DDFFLI	s(1-p)	P(1-S)			
DDFFLI	p(1-s)	(1-P)S			
⑤DdFFLL	ps	(1-P)(1-S)	S = (2b ₁ - b ₂) / n		P = (2a ₁ - a ₂) / n
DdFFLI	(1-p)(1-s)	PS	V(S) = {(1+S)(2-S)} / n		V(P) = {(1+P)(2-P)} / n
DdFFLI	ps	(1-P)(1-S)	V(s) = V(S)		V(p) = V(P)
			S.E. of s = √V(s)		S.E. of p = √V(p)

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency (EF)		Sum and observed number		
			FF	Ff	Sum
⑩FFDDll	ps	(1-P)(1-S)	DD (1-P)(1-S)	(1-P)S	(1-P) a ₁
⑪FFDdll	s(1-p)	P(1-S)			
⑬FfDDll	p(1-s)	(1-P)S			
⑭FfDdll	(1-p)(1-s)	PS	Dd P(1-S)	PS	P a ₂
Sum	(1-S)	S	b ₁	b ₂	n(1.0)
S = b ₁ / n		P = a ₁ / n		V(S) = S(1-S) / n	
V(S) = S(1-S) / n		V(P) = P(1-P) / n		V(s) = V(S)	
V(s) = V(S)		V(p) = V(P)		S.E. of s = √V(s)	
S.E. of s = √V(s)		S.E. of p = √V(p)			

2. 戻し交雑型, B-II 型 (1:2:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

B-II-(4)-(i)

表-2 (1)-1 戻し交雑型, B-II 型 (1:2:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d
 Isozyme gene: F, f
 Lethal gene : L, l
 (F) (S)

$$\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFL}{dFl}$$

Recombination value:

D-L; p, D-F; r
 F-L; s

$$p=r+s-2rs$$

$$(1) \frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFL}{dFl}$$

(1/2)	DFL (1-r)(1-s)	DFl s(1-r)	DfL rs	dFL r(1-s)	Dfl r(1-s)	dFl rs	dfL s(1-r)	dfl (1-r)(1-s)
{1/4}								
(1/2)DFL (1-p)	①DDFFLL (1-p)(1-r)(1-s)	①DDFFLl (1-p)(1-r)s	②DDFfLL (1-p)rs	④DdFFLL (1-p)r(1-s)	②DDFfLl (1-p)r(1-s)	④DdFFLl (1-p)rs	⑤DdFfLL (1-p)(1-r)s	⑤DdFfLl (1-p)(1-r)(1-s)
DFl p	①DDFFLl p(1-r)(1-s)	⑩DDFFll p(1-r)s	②DDFfLl prs	④DdFFLl pr(1-s)	⑩DDFfll pr(1-s)	⑬DdFFll prs	⑤DdFfLl p(1-r)s	⑭DdFfll p(1-r)(1-s)
dFL p	④DdFFLL p(1-r)(1-s)	④DdFFLl p(1-r)s	⑤DdFfLL prs	⑦ddFFLL pr(1-s)	⑤DdFfLl pr(1-s)	⑦ddFFLl prs	⑧ddFfLL p(1-r)s	⑧ddFfLl p(1-r)(1-s)
dFl (1-p)	④DdFFLl (1-p)(1-r)(1-s)	⑬DdFFll (1-p)(1-r)s	⑤DdFfLl (1-p)rs	⑦ddFFLl (1-p)r(1-s)	⑭DdFfll (1-p)r(1-s)	⑯ddFFll (1-p)rs	⑧ddFfLl (1-p)(1-r)s	⑰ddFfll (1-p)(1-r)(1-s)

[F-D-L]: Survived individuals P=(1-p), R=(1-r), S=(1-s)
 P=R+S-2RS

Genotype	Expected frequency
①DDFFLL	(1-p)(1-r)(1-s) PRS
DDFFLl	p(1-r)(1-s) (1-P)RS
DDFFll	(1-p)(1-r)s PR(1-S)
④DdFFLL	(1-p)r(1-s) P(1-R)S
DdFFLl	(1-p)rs P(1-R)(1-S)
DdFFll	pr(1-s) (1-P)(1-R)S
DdFFLL	p(1-r)(1-s) (1-P)RS
DdFFLl	p(1-r)s (1-P)R(1-S)
DdFFll	(1-p)(1-r)(1-s) PRS
⑦ddFFLL	pr(1-s) (1-P)(1-R)S
ddFFLl	prs (1-P)(1-R)(1-S)
ddFFll	(1-p)r(1-s) P(1-R)S
②DDFfLL	(1-p)rs P(1-R)(1-S)
DDFfLl	prs (1-P)(1-R)(1-S)
DDFfll	(1-p)r(1-s) P(1-R)S
⑤DdFfLL	(1-p)(1-r)s PR(1-S)
DdFfLl	(1-p)(1-r)(1-s) PRS
DdFfll	p(1-r)s (1-P)R(1-S)
DdFfLL	prs (1-P)(1-R)(1-S)
DdFfLl	pr(1-s) (1-P)(1-R)S
DdFfll	(1-p)rs P(1-R)(1-S)
⑧ddFfLL	p(1-r)s (1-P)R(1-S)
ddFfLl	p(1-r)(1-s) (1-P)RS
ddFfll	(1-p)(1-r)s PR(1-S)

B-II-(4)-(i)

表-2 (1)-2 戻し交雑型, B-II型 (1:2:1)×(1:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

[F-D-L-]: Survived individuals

FF	Ff	Sum of expected frequency and observed number	
		$P=R+S-2RS$	$P=R(1-S)+(1-R)S$
			$(1-P)=\{RS+(1-R)(1-S)\}$
DD PRS	$P(1-R)(1-S)$		$(1-P)\{RS+(1-R)(1-S)\} \rightarrow (1-P)^2$
(1-P)RS	$P(1-R)S$	$(1/3)(1-P+P^2)$	$+PR\{S+(1-S)\} \rightarrow PR$
PR(1-S)	$(1-P)(1-R)(1-S)$	a_1	$+P(1-R)\{1-S+S\} \rightarrow P(1-R)$ $= (1-P)^2+P = (1-P+P^2)$
Dd P(1-R)S	PR(1-S)		PR{1-S+S} $\rightarrow PR$
P(1-R)(1-S)	PRS		$+P(1-R)\{S+1-S\} \rightarrow P(1-R)$
(1-P)(1-R)S	$(1-P)R(1-S)$	$(1/3)(1+2P-2P^2)$	$+P\{RS+(1-R)(1-S)\} \rightarrow P(1-P)$
(1-P)RS	$(1-P)(1-R)(1-S)$		$+ (1-P)(1-R)\{1-S+S\} \rightarrow (1-P)(1-R)$
(1-P)R(1-S)	$(1-P)(1-R)S$	a_2	$+ (1-P)R\{S+1-S\} \rightarrow (1-P)R$
PRS	$P(1-R)(1-S)$		$+ (1-P)\{(1-R)S+R(1-S)\} \rightarrow (1-P)P$ $= 1+2P-2P^2$
dd (1-P)(1-R)S	$(1-P)R(1-S)$		$P\{(1-R)S+R(1-S)\} \rightarrow P^2$
(1-P)(1-R)(1-S)	$(1-P)RS$	$(1/3)(1-P+P^2)$	$+ (1-P)(1-R)\{S+1-S\} \rightarrow (1-P)(1-R)$
P(1-R)S	PR(1-S)	a_3	$+ (1-P)R\{1-S+S\} \rightarrow (1-P)R$ $= (1-P+P^2)$

Expected frequency

$(1/3)(1+S)$

$(1/3)(2-S)$

$n (3.0)$

Observed number b_1

b_2

$(1-S)\{PR+P(1-R)+(1-P)R+(1-P)(1-R)\}$

$S\{P(1-R)+PR+(1-P)(1-R)+(1-P)R\}$

$= (1-S)\{1\} = (1-S)$

$= S\{1\}$

$2S\{PR+(1-P)R+P(1-R)+(1-P)(1-R)\}$

$2(1-S)\{P(1-R)+(1-P)(1-R)+PR+(1-P)R\}$

$= 2S\{1\} = 2S$

$= 2(1-S)$

$(1-S)+2S = (1+S)$

$S+2(1-S) = (2-S)$

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency		Sum and observed number		
	FF	Ff	FF	Ff	
DDFFil	$p(1-r)s$	$(1-P)R(1-S)$			
DdFFil	$(1-p)(1-r)s$	PR(1-S)	DD	$(1-P)(1-R)S$	$P(1-P)$
DdFFil	prs	$(1-P)(1-R)(1-S)$			a_1
ddFFil	$(1-p)rs$	$P(1-R)(1-S)$	Dd	PR(1-S)	$1-2P+2P^2$
DDFfil	pr(1-s)	$(1-P)(1-R)S$		$(1-P)(1-R)(1-S)$	$P(1-R)S$
DdFfil	$p(1-r)(1-s)$	(1-P)RS	dd	P(1-R)(1-S)	PRS
DdFfil	$(1-p)r(1-s)$	P(1-R)S			$P(1-P)$
ddFfil	$(1-p)(1-r)(1-s)$	PRS	Sum	$(1-S)$	S
				b_1	b_2
					$n (1.0)$

$S = b_1/n$

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

$0 < S < 0.5 \quad s = S \quad Fl/fL \quad 0 < P < 0.5 \quad p = P \quad Dl/dL$
 $0.5 < S < 1.0 \quad s = 1-S \quad FL/fl \quad 0.5 < P < 1.0 \quad p = 1-P \quad DL/dl$

$V(S) = S(1-S)/n$

$V(s) = V(S)$

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

B-II-(4)-(ii)

表-2 (2)-2 戻し交雑型, B-II型 (1:2:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

[F-D-L-]: Survived individuals S=P+R-2PR

FF	Ff	Sum of expected frequency and observed number	
DD P ² R 2P(1-P)R	P ² (1-R) 2P(1-P)(1-R)	(1/3)(2P-P ²) a ₁	P ² +2P(1-P) =P ² +2P-2P ² =(2P-P ²)
Dd P(1-P)(1-R) P(1-P)R P ² R (1-P) ² R (1-P) ² (1-R) P ² (1-R)	P(1-P)(1-R) P ² (1-R) (1-P) ² (1-R) P(1-P)R (1-P) ² R P ² R	(1/3)2(1-P+P ²) a ₂	2P(1-P)+2P ² +2(1-P) ² =2P-2P ² +2P ² +2-4P+2P ² =2(1-P+P ²)
dd (1-P) ² (1-R)S 2P(1-P)(1-R)	(1-P) ² R 2P(1-P)R	(1/3)(1-P ²) a ₃	(1-P) ² +2P(1-P) =1-2P+P ² +2P-2P ² =(1-P ²)

Expected frequency (1/3)(2-S)	(1/3)(1+S)	n (3.0)
Observed number b ₁	b ₂	
R{P ² +3P(1-P)+P ² +(1-P) ² } =R{P ² +3P-3P ² +P ² +1-2P+P ² } =R(1+P)	(1-R){P ² +3P(1-P)+P ² +(1-P) ² } =(1-R){P ² +3P-3P ² +P ² +1-2P+P ² } =(1-R)(1+P)	
(1-R){P ² +3P(1-P)+2(1-P) ² } =(1-R){P ² +3P-3P ² +2-4P+2P ² } =(1-R)(2-P)	R{P ² +3P(1-P)+2(1-P) ² } =R{P ² +3P-3P ² +2-4P+2P ² } =R(2-P)	
R(1+P)+(1-R)(2-P) =2-P-R+2PR =(2-S)	(1-R)(1+P)+R(2-P) =1+P+R-2PR =(1+S)	

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency		Expected frequency and observed number		
	FF	Ff	FF	Ff	Sum
FFDDll	p ² (1-r)	(1-P) ² R	DD (1-P) ² R	(1-P) ² (1-R)	(1-P) ² a ₁
FFDdll	p(1-p)r	P(1-P)(1-R)			
FFDdll	p(1-p)(1-r)	P(1-P)R			
FFddll	(1-p) ² r	P ² (1-R)	Dd P(1-P)(1-R) P(1-P)R	P(1-P)R P(1-P)(1-R)	2P(1-P) a ₂
FfDDll	p ² r	(1-P) ² (1-R)			
FfDdll	p(1-p)(1-r)	P(1-P)R	dd P ² (1-R)	P ² R	P ² a ₃
FfDdll	p(1-p)r	P(1-P)(1-R)			
Ffddll	(1-p) ² (1-r)	P ² R	Sum	S	(1-S)
	Obs. number	b ₁	b ₂	n (1.0)	

B-II-(4)-(iii)

表-2 (3)-2 戻し交雑型, B-II型 (1:2:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

[F-D-L-]: Survived individuals		R=P+S-2PS	
FF	Ff	Sum of expected frequency and observed number	
DD P ² S	P ² (1-S)	(1/3)(2P-P ²)	P ² +2P(1-P)
P(1-P)(1-S)	P(1-P)(1-S)	a ₁	=P ² +2P-2P ²
P(1-P)S	P(1-P)S		= (2P-P ²)

Dd P(1-P)S	P(1-P)(1-S)		
(1-P) ² S	P ² S		2P(1-P)+2P ² +2(1-P) ²
P ² (1-S)	(1-P) ² (1-S)	(1/3)2(1-P+P ²)	=2P-2P ² +2P ² +2-4P+2P ²
P(1-P)S	P(1-P)(1-S)	a ₂	=2(1-P+P ²)
(1-P) ² (1-S)	P ² (1-S)		
P ² S	(1-P) ² S		

dd (1-P) ² S	(1-P) ² (R(1-S))	(1/3)(1-P ²)	(1-P) ² +2P(1-P)
P(1-P)(1-S)	P(1-P)(1-S)	a ₃	=1-2P+P ² +2P-2P ²
P(1-P)S	P(1-P)S		= (1-P ²)

Expected frequency			
(1/3)(1+S)	(1/3)(2-S)	n (3.0)	
Observed number b ₁		b ₂	
(1-S){P ² +2P(1-P)+(1-P) ² }			S{P ² +2P(1-P)+(1-P) ² }
= (1-S){P ² +2P-2P ² +P ² +1-2P+P ² }			= S{P ² +2P-2P ² +1-2P+P ² }
= (1-S){1}			= S{1}
S{2P ² +4P(1-P)+2(1-P) ² }			(1-S){2P ² +4P(1-P)+2(1-P) ² }
= S{2P ² +4P-4P ² +2-4P+2P ² }			= (1-S){2P ² +4P-4P ² +2-4P+2P ² }
= S{2}=2S			= (1-S){2}=2(1-S)
(1-S)+2S=(1+S)			S+2(1-S)=(2-S)

R=P+S-2PS

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency	Expected frequency and observed number		
		FF	Ff	Sum and observed number
DDFFll	p ² s	(1-P) ² (1-S)		
DdFFll	p(1-p)s	P(1-P)(1-S)		
DdFFll	p(1-p)s	P(1-P)(1-S)		
ddFFll	(1-p) ² s	P ² (1-S)		

DDFfil	p ² (1-s)	(1-P) ² S		
DdFfil	p(1-p)(1-s)	P(1-P)S		
DdFfil	p(1-p)(1-s)	P(1-P)S		
ddFfil	(1-p) ² (1-s)	P ² S		

Sum	(1-S)	S		
Observed number	b ₁	b ₂		n(1.0)

3. 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

B-III-(4)-(i)

表-3 (1)-1 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d, e $\frac{DFL}{dfL} \times \frac{DFL}{eFl}$ Recombination value:
 Isozyme gene: F, f $\frac{DFL}{dfL} \times \frac{DFL}{eFl}$ D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l (F) (S) F-L; s
 p=r+s-2rs

(1) $\frac{DFL}{dfL} \times \frac{DFL}{eFl}$

	DFL	DFl	DfL	dFL	Dfl	dFl	dfL	dfL
(1/2)	(1-r)(1-s)	s(1-r)	rs	r(1-s)	r(1-s)	rs	s(1-r)	(1-r)(1-s)
{1/4}								
(1/2)FDL	①DDFFLL	①DDFFLl	②DDFFLl	④DdFFLL	②DDFFlL	④DdFFLl	⑤DdFfLL	⑤DdFfLl
(1-p)	(1-p)(1-r)(1-s)	(1-p)(1-r)s	(1-p)rs	(1-p)r(1-s)	(1-p)r(1-s)	(1-p)rs	(1-p)(1-r)s	(1-p)(1-r)(1-s)
FDl	①DDFFLl	⑩DDFFll	②DDFfLl	④DdFFLl	④DDFFll	⑬DdFFll	⑤DdFfLl	⑭DdFfll
p	p(1-r)(1-s)	p(1-r)s	prs	pr(1-s)	pr(1-s)	prs	p(1-r)s	p(1-r)(1-s)
eFl	④DeFFLL	④DeFFLl	⑤DeFfLL	⑦deFFLL	⑤DeFfLl	⑦deFFLl	⑧deFfLL	⑧deFfLl
p	p(1-r)(1-s)	p(1-r)s	prs	pr(1-s)	pr(1-s)	prs	p(1-r)s	p(1-r)(1-s)
eFl	④DeFFLl	⑬DeFFll	⑤DeFfLl	⑦deFFLl	⑭DeFfll	⑯deFFll	⑧deFfLl	⑰deFfll
(1-p)	(1-p)(1-r)(1-s)	(1-p)(1-r)s	(1-p)rs	(1-p)r(1-s)	(1-p)r(1-s)	(1-p)rs	(1-p)(1-r)s	(1-p)(1-r)(1-s)

[F-D-L]: Survived individuals P=(1-p), R=(1-r), S=(1-s)

Genotype	Expected frequency
①DDFFLL	(1-p)(1-r)(1-s) PRS
DDFFLl	(1-p)(1-r)s PR(1-S)
DDFFLl	p(1-r)(1-s) (1-P)RS
④DdFFLL	(1-p)r(1-s) P(1-R)S
DdFFLl	(1-p)rs P(1-R)(1-S)
DdFFLl	pr(1-s) (1-P)(1-R)S
④DeFFLL	p(1-r)(1-s) (1-P)RS
DeFFLl	p(1-r)s (1-P)R(1-S)
DdFFLl	(1-p)(1-r)(1-s) PRS
⑦deFFLL	pr(1-s) (1-P)(1-R)S
deFFLl	prs (1-P)(1-R)(1-S)
deFFLl	(1-p)r(1-s) P(1-R)S
②DDFfLL	(1-p)rs P(1-R)(1-S)
DDFfLl	(1-p)r(1-s) P(1-R)S
DDFfLl	prs (1-P)(1-R)(1-S)
⑤DdFfLL	(1-p)(1-r)s PR(1-S)
DdFfLl	(1-p)(1-r)(1-s) PRS
DdFfLl	p(1-r)s (1-P)R(1-S)
⑤DeFfLL	prs (1-P)(1-R)(1-S)
DeFfLl	pr(1-s) (1-P)(1-R)S
DeFfLl	(1-p)rs P(1-R)(1-S)
⑧deFfLL	p(1-r)s (1-P)R(1-S)
deFfLl	p(1-r)(1-s) (1-P)RS
deFfLl	(1-p)(1-r)s PR(1-S)

B-III-(4)-(i)

表-3 (1)-2 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

[F-D-L-]: Survived individuals		P=R+S-2RS {RS+R(1-S)+(1-R)S+(1-R)(1-S)}={1}	
FF	Ff	Sum of expected frequency and observed number	
DD PRS PR(1-S) (1-P)RS	P(1-R)(1-S) P(1-R)S (1-P)(1-R)(1-S)	(1/3)(1-P+P ²) a ₁	P{RS+R(1-S)+(1-R)S+(1-R)(1-S)} =P{1}=P (1-P){RS+(1-R)(1-S)}=(1-P){1-P}=(1-P) ² P+(1-P) ² =(1-P+P ²)
Dd P(1-R)S P(1-R)(1-S) (1-P)(1-R)S	PR(1-S) PRS (1-P)R(1-S)	(1/3)(2P-P ²) a ₂	P{RS+R(1-S)+(1-R)S+(1-R)(1-S)} P{1}=P (1-P){(1-R)S+R(1-S)}=(1-P){P}=P(1-P) P+P(1-P)=(2P-P ²)
De (1-P)RS (1-P)R(1-S) PRS	(1-P)(1-R)(1-S) (1-P)(1-R)S P(1-R)(1-S)	(1/3)(1-P ²) a ₃	(1-P){RS+(1-R)S+R(1-S)+(1-R)(1-S)} =(1-P){1}=(1-P) P{(1-R)S+R(1-S)}=P(1-P) (1-P)+P(1-P)=(1-P ²)
de (1-P)(1-R)S (1-P)(1-R)(1-S) P(1-R)S	(1-P)R(1-S) (1-P)RS PR(1-S)	(1/3)(1-P+P ²) a ₄	P{RS+R(1-S)+(1-R)S+(1-R)(1-S)} =P{1}=P (1-P){RS+(1-R)(1-S)}=(1-P){1-P}=(1-P) ² P+(1-P) ² =(1-P+P ²)

Expected frequency (1/3)(1+S)	(1/3)(2-S)	n (3.0)
Observed number b ₁	b ₂	
(1-S){PR+P(1-R)+(1-P)R+(1-P)(1-R)} =(1-S){1}=(1-S)	S{PR+P(1-R)+(1-P)R+(1-P)(1-R)} =S{1}=S	
S{2PR+2P(1-R)+2(1-P)R+2(1-P)(1-R)} =S{2}=2S	(1-S){2PR+2P(1-R)+2(1-P)R+2(1-P)(1-R)} =(1-S){2}=2(1-S)	
(1-S)+2S=(1+S)	S+2(1-S)=(2-S)	

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency	Expected frequency and observed number		
		FF	Ff	Sum and observed number
DDFFil p(1-r)	(1-P)R(1-S)	DD (1-P)R(1-S)	(1-P)(1-R)S	P(1-P) a ₁
DdFFil prs	(1-P)(1-R)(1-S)			
DdFFil (1-p)(1-r)s	PR(1-S)	Dd (1-P)(1-R)(1-S)	(1-P)RS	(1-P) ² a ₂
ddFFil (1-p)rs	P(1-R)(1-S)			
DDFfil pr(1-s)	(1-P)(1-R)S	De PR(1-S)	P(1-R)S	P ² a ₃
DdFfil p(1-r)(1-s)	(1-P)RS			
DdFfil (1-p)r(1-s)	P(1-R)S	de P(1-R)(1-S)	PRS	P(1-P) a ₄
ddFfil (1-p)(1-r)(1-s)	PRS			
Sum	(1-S)	S		
Observed number	b ₁	b ₂		n (1.0)

B-III-(4)-(ii)

表-3 (2)-1 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d, e $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{Fel}$ (2)
 Isozyme gene: F, f
 Lethal gene : L, l (F) (S)

Recombination value:
 D-L; p, D-F; r
 F-L; s

$s = p + r - 2pr$

(2) $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{Fel}$

(1/2)	FDL (1-p)(1-r)	FDl p(1-r)	FdL pr	fDL r(1-p)	Fdl r(1-p)	fDl pr	fdL p(1-r)	fdl (1-p)(1-r)
{1/4}								
(1/2)FDL (1-p)	①FFDDLl	①FFDDLl	②FFDdLl	④FfDDLl	②FFDdLl	④FfDDLl	⑤FfDdLl	⑤FfDdLl
	$(1-p)^2(1-r)$	$p(1-p)(1-r)$	$p(1-p)r$	$(1-p)^2r$	$(1-p)^2r$	$p(1-p)r$	$p(1-p)(1-r)$	$(1-p)^2(1-r)$
FDl p	①FFDDLl	⑩FFDdLl	②FFDdLl	④FfDDLl	①FFDdLl	⑬FfDdLl	⑤FfDdLl	⑭FfDdLl
	$p(1-p)(1-r)$	$p^2(1-r)$	p^2s	$p(1-p)r$	$p(1-p)r$	p^2r	$p^2(1-r)$	$p(1-p)(1-r)$
eFL p	④FFDeLl	④FFDeLl	⑤FFDeLl	⑦FfDeLl	⑤FFDeLl	⑦FfDeLl	⑧FfdeLl	⑧FfdeLl
	$p(1-p)(1-r)$	$p^2(1-r)$	p^2r	$p(1-p)r$	$p(1-p)r$	p^2r	$p^2(1-r)$	$p(1-p)(1-r)$
eFl (1-p)	④FFDeLl	⑬FFDeLl	⑤FFDeLl	⑦FfDeLl	④FFDeLl	⑯FfDeLl	⑧FfdeLl	⑰FfdeLl
	$(1-p)^2(1-r)$	$p(1-p)(1-r)$	$p(1-p)r$	$(1-p)^2r$	$(1-p)^2r$	$p(1-p)r$	$p(1-p)(1-r)$	$(1-p)^2(1-r)$

[F-D-L]: Survived individuals $P = (1-p), R = (1-r), S = (1-s)$
 $S = P + R - 2PR$

Genotype	Expected frequency	
①FFDDLl	$(1-p)^2(1-r)$	P^2R
FFDDLl	$p(1-p)(1-r)$	$P(1-P)R$
FFDDLl	$p(1-p)(1-r)$	$P(1-P)R$
④FFDdLl	$p(1-p)r$	$P(1-P)(1-R)$
FFDdLl	p^2r	$(1-P)^2(1-R)$
FFDdLl	$(1-p)^2r$	$(1-P)^2(1-R)$
④FFDeLl	$p(1-p)(1-r)$	$P(1-P)R$
FFDeLl	$p^2(1-r)$	$(1-P)^2R$
FFDeLl	$(1-p)^2(1-r)$	P^2R
⑦FFdeLl	p^2r	$(1-P)^2(1-R)$
FFdeLl	$p(1-p)r$	$P(1-P)(1-R)$
FFdeLl	$p(1-p)r$	$P(1-P)(1-R)$
②FfDDLl	$(1-p)^2r$	$P^2(1-R)$
FfDDLl	$p(1-p)r$	$P(1-P)(1-R)$
FfDDLl	$p(1-p)r$	$P(1-P)(1-R)$
⑤FfDdLl	$p(1-p)(1-r)$	$P(1-P)R$
FfDdLl	$p^2(1-r)$	$(1-P)^2R$
FfDdLl	$(1-p)^2(1-r)$	P^2R
⑤FfDeLl	$p(1-p)r$	$P(1-P)(1-R)$
FfDeLl	p^2r	$(1-P)^2(1-R)$
FfDeLl	$(1-p)^2r$	$P^2(1-R)$
⑧FfdeLl	$p^2(1-r)$	$(1-P)^2R$
FfdeLl	$p(1-p)(1-r)$	$P(1-P)R$
FfdeLl	$p(1-p)(1-r)$	$P(1-P)R$

B-III-(4)-(ii)

表-3 (2)-2 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

[F-D-L]: Survived individuals		S=P+R-2PR	
FF	Ff	Sum of expected frequency and observed number	
DD P ² R	P ² (1-R)	(1/3)(2P-P ²)	P ² {R+1-R} = P ²
P(1-P)R	P(1-P)(1-R)	a ₁	2P{R+1-R} = 2P
P(1-P)R	P(1-P)(1-R)		= (2P+P ²)
Dd P(1-P)(1-R)	P(1-P)R		P(1-P){R+1-R} = P(1-P)
(1-P) ² (1-R)	(1-P) ² R	(1/3)(1-P+P ²)	(1-P) ² {R+1-R} = (1-P) ²
P ² (1-R)	P ² R	a ₂	P ² {R+1-R} = P ²
			P-P ² +1-2P+P ² +P ² = (1-P+P ²)
De P(1-P)R	P(1-P)(1-R)		
(1-P) ² R	(1-P) ² (1-R)	(1/3)(1-P+P ²)	
P ² R	P ² (1-R)	a ₃	= (1-P+P ²)
de (1-P) ² (1-R)	(1-P) ² R		(1-P) ² {R+1-R} = (1-P) ²
P(1-P)(1-R)	P(1-P)R	(1/3)(1-P ²)	2P(1-P){R+1-R} = 2P(1-P)
P(1-P)(1-R)	P(1-P)R	a ₄	1-2P+P ² +2P-2P ² = (1-P ²)
Expected frequency			
(1/3)(2-S)	(1/3)(1+S)		
Observed number b ₁	b ₂	n (3.0)	
R{2P ² +3P(1-P)+(1-P) ² }		(1-R){2P ² +3P(1-P)+(1-P) ² }	
=R{2P ² +3P-3P ² +1-2P+P ² }		= (1-R){2P ² +3P-3P ² +1-2P+P ² }	
=R(1+P)		= (1-R)(1+P)	
(1-R){P ² +3P(1-P)+2(1-P) ² }		R{P ² +3P(1-P)+2(1-P) ² }	
= (1-R){P ² +3P-3P ² +2-4P+2P ² }		=R{P ² +3P-3P ² +2-4P+2P ² }	
= (1-R)(2-P)		=R(2-P)	
R(1+P)+(1-R)(2-P)		(1-R)(1+P)+R(2-P)	
=2-2R-P+PR+R+PR		=1+P-R-PR+2R-PR	
=2-P-R+2PR=(2-S)		=1+P+R-2PR=(1+S)	

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency		Sum of expected frequency and observed number		
	FF	Ff	FF	Ff	Sum of EF and obs. number
FFDDll	p ² (1-r)	(1-P) ² R			
FFDdll	p(1-p)r	P(1-P)(1-R)	DD (1-P) ² R	(1-P) ² (1-R)	(1-P) ²
FFDell	p(1-p)(1-r)	P(1-P)R			a ₁
FFdell	(1-p) ² r	P ² (1-R)	Dd P(1-P)(1-R)	P(1-P)R	P(1-P)
FfDDll	p ² r	(1-P) ² (1-R)			a ₂
FfDdll	p(1-p)(1-r)	P(1-P)R	De P(1-P)R	P(1-P)(1-R)	P(1-P)
FfDell	p(1-p)r	P(1-P)(1-R)			a ₃
Ffdell	(1-p) ² (1-r)	P ² R	de P ² (1-R)	P ² R	P ²
					a ₄
	Sum of EF	S	(1-S)		
	Observed number	b ₁	b ₂	n (1.0)	
	R{(1-P) ² +P(1-P)}		(1-R){(1-P) ² +P(1-P)}		
	+ (1-R){P ² +P(1-P)}		+R{P ² +P(1-P)}		
	=R{1-P}+(1-R){P}		= (1-R){(1-P)+R{P}}		
	=P+R-2PR=S		=1-P-R+2PR=(1-S)		

B-III-(4)-(iii)

表-3 (3)-1 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d, e $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{eLF}$
 Isozyme gene: F, f
 Lethal gene : L, l
 (F) (S)

Recombination value:
 D-L; p, D-F; r
 F-L; s

$r = p + s - 2ps$

(3) $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{eLF}$

	DFL	DfL	dFL	DfL	dFl	Dfl	dfL	dfl
(1/2)	(1-p)(1-s)	ps	p(1-s)	s(1-p)	s(1-p)	p(1-s)	ps	(1-p)(1-s)
{1/4}								
(1/2)DFL	①DDFFLL	①DDFFLl	②DdFFLL	④DDFfLL	②DdFFLl	④DDFfLl	⑤DdFfLL	⑤DdFfLl
(1-p)	(1-p) ² (1-s)	p(1-p)s	p(1-p)(1-s)	(1-p) ² s	(1-p) ² s	p(1-p)(1-s)	p(1-p)s	(1-p) ² (1-s)
DFl	①DDFFLl	⑩DDFFll	②DdFFLl	④DDFfLl	⑪DdFFll	⑬DDFfll	⑤DdFfLl	⑭DdFfll
p	p(1-p)(1-s)	p ² s	p ² (1-s)	p(1-p)s	p(1-p)s	p ² (1-s)	p ² s	p(1-r)(1-s)
eFL	④DeFFLL	④DeFFLl	⑤DeFFLL	⑦DeFFLL	⑤DeFFLl	⑦DeFFLl	⑧deFfLL	⑧deFfLl
p	p(1-p)(1-s)	p ² s	p ² (1-s)	p(1-p)s	p(1-p)s	p ² (1-s)	p ² s	p(1-r)(1-s)
eFl	④DeFFLl	⑬DeFFll	⑤deFFLl	⑦DeFfLl	⑭DeFFll	⑯DeFfll	⑧deFfLl	⑰deFfll
(1-p)	(1-p) ² (1-r)	p(1-p)s	p(1-p)(1-s)	(1-p) ² s	(1-p) ² s	p(1-p)(1-s)	p(1-p)s	(1-p) ² (1-s)

[F-D-L]: Survived individuals P = (1-p), R = (1-r), S = (1-s)
 R = P + S - 2PS

Genotype	Expected frequency
①DDFFLL	(1-p) ² (1-s)
DDFFLl	P(1-P)s
DDFFll	P(1-P)S
②DdFFLL	p(1-p)(1-s)
DdFFLl	P(1-P)s
DdFFll	P ² (1-S)
④DeFFLL	p(1-p)(1-s)
DeFFLl	(1-P) ² s
DeFFll	(1-P) ² (1-S)
⑤deFFLL	p ² (1-s)
deFFLl	(1-P) ² s
deFFll	P(1-P)(1-S)
④DDFfLL	(1-p) ² s
DDFfLl	P(1-P)s
DDFfll	P(1-P)S
⑤DdFfLL	p(1-p)s
DdFfLl	(1-p) ² (1-s)
DdFfll	P ² s
⑦DeFfLL	p(1-p)s
DeFfLl	(1-p) ² (1-s)
DeFfll	P ² (1-S)
⑧deFfLL	p ² s
deFfLl	(1-P) ² (1-S)
deFfll	P(1-P)s
deFfll	P(1-P)(1-S)

B-III-(4)-(iii)

表-3 (3)-2 戻し交雑型, B-III型 (1:1:1:1) × (1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

[F-D-L-]: Survived individuals		R=P+S-2PS	
FF	Ff	Sum of expected frequency and observed number	
DD P ² S	P ² (1-S)	(1/3)(2P-P ²)	P ² {S+1-S}=P ²
P(1-P)(1-S)	P(1-P)S	a ₁	2P{S+1-S}=2P
P(1-P)S	P(1-P)(1-S)		= (2P+P ²)
Dd P(1-P)S	P(1-P)(1-S)	(1/3)(1-P+P ²)	P(1-P){S+1-S}=P(1-P)
(1-P) ² S	(1-P) ² (1-S)	a ₂	(1-P) ² {S+1-S}=(1-P) ²
P ² (1-S)	P ² S		P ² {S+1-S}=P ²
			P-P ² +1-2P+P ² +P ² = (1-P+P ²)
De P(1-P)S	P(1-P)(1-S)	(1/3)(1-P+P ²)	
(1-P) ² (1-S)	(1-P) ² S	a ₃	
P ² S	P ² (1-S)		= (1-P+P ²)
de (1-P) ² S	(1-P) ² (1-S)	(1/3)(1-P ²)	(1-P) ² {S+1-S}=(1-P) ²
P(1-P)(1-S)	P(1-P)S	a ₄	2P(1-P){S+1-S}=2P(1-P)
P(1-P)S	P(1-P)(1-S)		1-2P+P ² +2P-2P ² = (1-P ²)
Expected frequency			
(1/3)(1+S)	(1/3)(2-S)	n (3.0)	
Observed number b ₁	b ₂		
(1-S){2P(1-P)+P ² +(1-P) ² }		S{2P(1-P)+P ² +(1-P) ² }	
= (1-S){1-2P+P ² +P ² +2P-2P ² }		= S{1-2P+P ² +P ² +2P-2P ² }	
= (1-S){1}=(1-S)		= S{1}=S	
S{2P ² +4P(1-P)+2(1-P) ² }		(1-S){2P ² +4P(1-P)+2(1-P) ² }	
= 2S{1-2P+P ² +P ² +2P-2P ² }		= 2(1-S){1-2P+P ² +P ² +2P-2P ² }	
= 2S		= 2(1-S)	
(1-S)+2S=(1+S)		S+2(1-S)=(2-S)	

[F-D-II]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency		Sum of expected frequency and observed number		
	FF	Ff	FF	Ff	Sum and observed number
FFDDII	p ² s	(1-P) ² (1-S)	DD (1-P) ² (1-S)	(1-P) ² S	(1-P) ²
FFDdII	p(1-p)s	P(1-P)(1-S)			a ₁
FFDell	p(1-p)s	P(1-P)(1-S)			a ₂
FFdell	(1-p) ² s	P ² (1-S)	Dd P(1-P)(1-S)	P(1-P)S	P(1-P)
FfDDII	p ² (1-s)	(1-P) ² S			a ₃
FfDdII	p(1-p)(1-s)	P(1-P)(1-S)	De P(1-P)(1-S)	P(1-P)S	P(1-P)
FfDell	p(1-p)(1-s)	P(1-P)(1-S)			a ₄
Ffdell	(1-p) ² (1-s)	P ² S	de P ² (1-S)	P ² S	P ²
					a ₄
Sum	(1-S)	S			
Observed number b ₁	b ₁	b ₂			n (1.0)
(1-S){P ² +(1-P) ² +2P(1-P)}		S{P ² +(1-P) ² +2P(1-P)}			
= (1-S){P ² +1-2P+P ² +2P-2P ² }		= S{P ² +1-2P+P ² +2P-2P ² }			
= (1-S)		= S			

D 自殖型においてアイソザイム2遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の期待頻度と組換え価の計算方法

1. 自殖型, S-I型 (1:2:1)×(1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

S-I-(4)-(i)

表-4 (1) 自殖型, S-I型 (1:2:1)×(1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d
 Isozyme gene: F, f
 Lethal gene : L, l
 (F) (S)

Recombination value:

D-L; p, D-F; r

F-L; s p=r+s-2rs

	DFL	DFI	dFL	DfL	dFI	dFL	dfL	dfI
{1/2}	(1-r)(1-s)	s(1-r)	r(1-s)	rs	rs	s(1-r)	(1-r)(1-s)	(1-r)(1-s)
DFL	①DDFFLL	①DDFFLI	②DdFFLL	④DDFFLL	②DdFFLI	④DDFFLL	⑤DdFFLL	⑤DdFFLI
(1-r)(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²	(1-r) ² s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²
DFI	①DDFFLI	⑩DDFFll	②DdFFLI	④DDFFLI	①DdFFll	⑩DDFFll	⑤DdFFLI	⑩DdFFll
s(1-r)	(1-r) ² s(1-s)	$\frac{(1-r)^2s^2}{r}$	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	$\frac{r(1-r)s^2}{r}$	$\frac{(1-r)^2s^2}{r}$	(1-r) ² s ²	$\frac{(1-r)^2s(1-s)}{r}$
dFL	②DdFFLL	②DdFFLI	③ddFFLL	⑤DdFFLL	③ddFFLI	⑤DdFFLL	⑥ddFFLL	⑥ddFFLI
r(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r ² (1-s) ²	r ² s(1-s)	r ² s(1-s)	r ² (1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²
DfL	④DDFFLL	④DDFFLI	⑤DdFFLL	⑦DDffLL	⑤DdFFLI	⑦DDffLL	⑧DdffLL	⑧DdffLI
rs	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r ² s(1-s)	r ² s ²	r ² s(1-s)	r ² s ²	r(1-r)s ²	r(1-r)s(1-s)
dFI	②DdFFLI	①DdFFll	③ddFFLI	⑤DdFFLI	②ddFFll	⑤DdFFLI	⑥ddFFLI	⑤ddFFll
rs	r(1-r)s(1-s)	$\frac{r(1-r)s^2}{r}$	r ² s(1-s)	r ² s ²	$\frac{r^2s^2}{r}$	r ² s(1-s)	r(1-r)s ²	$\frac{r(1-r)s(1-s)}{r}$
Dfl	①DDFFLI	⑬DDFFll	⑤DdFFLI	⑦DDffLI	④DdFFll	⑬DDffll	⑧DdffLI	⑬Ddffll
r(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	$\frac{r(1-r)s(1-s)}{r}$	r ² (1-s) ²	r ² s(1-s)	$\frac{r^2(1-s)^2}{r}$	$\frac{r(1-r)s(1-s)}{r}$	r(1-r)s(1-s)	$\frac{r(1-r)(1-s)}{r}$
dfL	⑤DdFFLL	⑤DdFFLI	⑥ddFFLL	⑧DdffLL	⑥ddFFLI	⑧DdffLL	⑨ddffLL	⑨ddffLI
s(1-r)	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² s ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s ²	r(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² s ²	(1-r) ² s(1-s)
dfI	⑤DdFFLI	⑭DdFFll	⑥ddFFLI	⑧DdffLI	⑤ddFFll	⑭Ddffll	⑨ddffLI	⑭ddffll
(1-r)(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²	$\frac{(1-r)^2s(1-s)}{r}$	r(1-r)(1-s)	r(1-r)s(1-s)	$\frac{r(1-r)s(1-s)}{r}$	$\frac{(1-r)^2s(1-s)}{r}$	(1-r) ² s(1-s)	$\frac{(1-r)^2(1-s)}{r}$

S-I-(4)-(i)

表-4 (1)-2 自殖型, S-I型 (1:2:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, F, f Selfing
 Embryonic $\frac{DFL}{dfl}$
 lethal gene: L, l
 Recombination value:
 D-F: r p=r+s-2rs
 D-L: p P²=(1-p)², R²=(1-r)², S²=(1-s)²
 F-L: s P=R+S-2RS

[D-F-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
① DDFLL	(1-r) ² (1-s) ²	R ² S ²
2DDFFLl	2(1-r) ² s(1-s)	2R ² S(1-S)
		R ² {S ² +2S(1-S)}
		=R ² {S ² +2S-2S ² }
		=R ² (2S-S ²)
② 2DdFLL	2r(1-r)(1-s) ²	2R(1-R)S ²
2DdFFLl	2r(1-r)s(1-s)	2R(1-R)S(1-S)
2DdFFLl	2r(1-r)s(1-s)	2R(1-R)S(1-S)
		2R(1-R){S ² +2S(1-S)}
		=2R(1-R){S ² +2S-2S ² }
		=2R(1-R)(2S-S ²)
③ ddFLL	r ² (1-s) ²	(1-R) ² S ²
2ddFFLl	2r ² s(1-s)	2(1-R) ² S(1-S)
		(1-R) ² {S ² +2S(1-S)}
		= (1-R) ² {S ² +2S-2S ² }
		= (1-R) ² (2S-S ²)
④ 2DDFfLL	2r(1-r)s(1-s)	2R(1-R)S(1-S)
2DDFfLl	2r(1-r)(1-s) ²	2R(1-R)S ²
2DDFfLl	2r(1-r)s ²	2R(1-R)(1-S) ²
		2R(1-R){S ² +S(1-S)+(1-S) ² }
		=2R(1-R){S ² +S-S ² +1-2S+S ² }
		=2R(1-R){1-S+S ² }
		=2R(1-R)(1-S+S ²)
⑤ 2DdFfLL	2(1-r) ² s(1-s)	2R ² S(1-S)
2DdFfLl	2(1-r) ² (1-s) ²	2R ² S ²
2DdFfLl	2(1-r) ² s ²	2R ² (1-S) ²
2DdFfLl	2r ² s(1-s)	2(1-R) ² S(1-S)
2DdFfLl	2r ² (1-s) ²	2(1-R) ² S ²
2DdFfLl	2r ² s ²	2(1-R) ² (1-S) ²
		2R ² {S(1-S)+S ² +(1-S) ² }
		+2(1-R){S(1-S)+S ² +(1-S) ² }
		=2R{S-S ² +S ² +1-2S+S ² }
		+2R(1-R){S-S ² +S ² +1-2S+S ² }
		=2R ² (1-S+S ²)+2(1-R) ² (1-S+S ²)
		=2{R ² +(1-R) ² }(1-S+S ²)
⑥ 2ddFfLL	2r(1-r)s(1-s)	2R(1-R)S(1-S)
2ddFfLl	2r(1-r)(1-s) ²	2R(1-R)S ²
2ddFfLl	2r(1-r)s ²	2R(1-R)(1-S) ²
		2R(1-R){(1-S) ² +2S(1-S)}
		=2R(1-R){1-2S+S ² +2S-2S ² }
		=2R(1-R)(1-S+S ²)
⑦ DDffLL	r ² s ²	(1-R) ² (1-S) ²
2DDffLl	2r ² s(1-s)	2(1-R) ² S(1-S)
		(1-R) ² {(1-S) ² +2S(1-S)}
		= (1-R) ² {1-2S+S ² +2S-2S ² }
		= (1-R) ² (1-S ²)
⑧ 2DdffLL	2r(1-r)s ²	2R(1-R)(1-S) ²
2DdffLl	2r(1-r)s(1-s)	2R(1-R)S(1-S)
2DdffLl	2r(1-r)s(1-s)	2R(1-R)S(1-S)
		2R(1-R){(1-S) ² +2S(1-S)}
		=2R(1-R){1-2S+S ² +2S-2S ² }
		=2R(1-R)(1-S ²)
⑨ ddffLL	(1-r) ² s ²	R ² (1-S) ²
2ddffLl	2(1-r) ² s(1-s)	2R ² S(1-S)
		R ² {(1-S) ² +2S(1-S)}
		=R ² {1-2S+S ² +2S-2S ² }
		=R ² (1-S ²)

S-I-(4)-(i)

表-4 (1)-3 自殖型, S-I型 (1:2:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換価の計算方法

Recombination value:	Selfing	
D-F: r	$\frac{DFL}{df}$	$\{R^2 + 2R(1-R) + (1-R)^2\}$
D-L: p		$= \{R^2 + 2R - 2R^2 + 1 - 2R + R^2\} = \{1\}$
F-L: s		

[F-D-L-]: Expected frequency of genotypes

	FF	Ff	ff	Observed number and ratio	
①	④	⑦			
DD	$R^2(2S-S^2)$	$2R(1-R)(1-S+S^2)$	$(1-R)^2(1-S^2)$	a_1	$k_1 = a_1/n$
②	⑤	⑧			
Dd	$2R(1-R)(2S-S^2)$	$2\{R^2 + (1-R)^2\}(1-S+S^2)$	$2R(1-R)(1-S^2)$	a_2	$k_2 = a_2/n$
③	⑥	⑨			
dd	$(1-R)^2(2S-S^2)$	$2R(1-R)(1-S+S^2)$	$R^2(1-S^2)$	a_3	$k_3 = a_3/n$
Sum of expected frequency					
	$(1/3)(2S-S^2)$	$(2/3)(1-S+S^2)$	$(1/3)(1-S^2)$		
Observed number					
	b_1	b_2	b_3	n	(3.0)

Solutions of quadratic equations

$$A = (1/3)(2S-S^2)$$

$$B = (2/3)(1-S+S^2) \quad A+B+C=1.0$$

$$C = (1/3)(1-S^2)$$

$$(A-B+C)R^2 + (B-2C)R + C - k_1 = 0 \quad (-2A+2B-2C)R^2 + (2A-2B+2C)R + B - k_2 = 0 \quad (A-B+C)R^2 + (-2A+B)R + A - k_3 = 0$$

$$f(S) = B_0 + B_1S + B_2S^2 + B_3S^3 + B_4S^4 + B_5S^5 = 0$$

$$B_0 = 2b_1$$

$$B_1 = -4b_1 - 2b_2$$

$$B_2 = 2b_1 + 5b_2 - 4b_3$$

$$B_3 = 2b_1 + 6b_3$$

$$B_4 = -4b_1 - 5b_2 - 6b_3$$

$$B_5 = 2b_1 + 2b_2 + 2b_3 = 2n$$

Rep. 0 < R < 0.5	r=R	Df/dF	$V(S) = \frac{3S(2-S)(1-S^2)(1-S+S^2)}{2n(2-4S-3S^2+14S^3-7S^4)}$	Rep. 0 < S < 0.5	s=S	F1/fL
Coup. 0.5 < R < 1.0	r=1-R	DF/df	$V(s) = V(S) \quad S.E. \text{ of } s = \sqrt{V(s)}$	Coup. 0.5 < S < 1.0	s=1-S	FL/fl

$AR^2 + BR(1-R) + C(1-R)^2 = k_1$	$2AR(1-R) + B(1-2R+2R^2) + 2CR(1-R) = k_2$	$A(1-R)^2 + BR(1-R) + CR^2 = k_3$
+AR ² +BR	-2AR ² +2AR	+AR ² -2AR +A
-BR ²	+2BR ² -2BR +B	-BR ² +BR
+) +CR ² -2CR +C	+) +2CR ² +2CR	+) +CR ²
$(A-B+C)R^2 + (B-2C)R + C - k_1 = 0$	$(-2A+2B-2C)R^2 + (2A-2B+2C)R + B - k_2 = 0$	$(A-B+C)R^2 + (-2A+B)R + A - k_3 = 0$

S-I-(4)-(ii)

表-4 (2) 自殖型, S-I型 (1:2:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d $\frac{FDL}{fdl}$

Isozyme gene: F, f $\frac{FDL}{fdl}$

Lethal gene : L, l
(F) (S)

Recombination value:

D-L; p, D-F; r

	FDL	FDI	FdL	fDL	Fdl	fDI	fdL	fdl
{1/2}	(1-p)(1-r)	p(1-r)	pr	r(1-p)	r(1-p)	pr	p(1-r)	(1-p)(1-r)
FDL	①FFDdLL	①FFDdLI	②FFDdLL	④FFDdLL	②FFDdLI	④FFDdLI	⑤FFDdLL	⑤FFDdLI
(1-p)(1-r)	(1-p) ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	(1-p) ² (1-r) ²
FDI	①FFDdLI	⑩FFDdII	②FFDdLI	④FFDdLI	①FFDdII	③FFDdII	⑤FFDdLI	④FFDdII
p(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	p ² (1-r) ²	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p ² r(1-r)	p ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²
FdL	②FFDdLL	②FFDdLI	③FFDdLL	⑤FFDdLL	③FFDdLI	⑤FFDdLI	⑥FFDdLL	⑥FFDdLI
pr	p(1-p)r(1-r)	p ² r(1-r)	p ² r	p(1-p)r ²	p(1-p)r ²	p ² r	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)
fDL	④FFDdLL	④FFDdLI	⑤FFDdLL	⑦FFDdLL	⑤FFDdLI	⑦FFDdLI	⑧FFDdLL	⑧FFDdLI
r(1-p)	(1-r) ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r ²	(1-p) ² r ²	(1-p) ² r ²	p(1-p)r ²	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)
Fdl	②FFDdLI	⑩FFDdII	③FFDdLI	⑤FFDdLI	①FFDdII	③FFDdII	⑥FFDdLI	④FFDdII
r(1-p)	(1-p) ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r ²	(1-p) ² r ²	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r ²	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)
fDI	④FFDdLI	⑩FFDdII	⑤FFDdLI	⑦FFDdLI	①FFDdII	③FFDdII	⑧FFDdLI	④FFDdII
pr	p(1-p)r(1-r)	p ² r(1-r)	p ² r	p(1-p)r ²	p(1-p)r ²	p ² r	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)
fdL	⑤FFDdLL	⑤FFDdLI	⑥FFDdLL	⑧FFDdLL	⑥FFDdLI	⑧FFDdLI	⑨FFDdLL	⑨FFDdLI
p(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	p ² (1-r) ²	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p ² r(1-r)	p ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²
fdl	⑤FFDdLI	⑩FFDdII	⑥FFDdLI	⑧FFDdLI	①FFDdII	③FFDdII	⑨FFDdLI	④FFDdII
(1-p)(1-r)	(1-p) ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r ² (1-r)	p(1-p)(1-r) ²	(1-p) ² (1-r) ²

S-I-(4)-(ii)

表-4 (2)-2 自殖型, S-I型 (1:2:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, F, f Selfing
 Embryonic $\frac{FDL}{fdl}$
 lethal gene: L, l
 Recombination value:
 D-F: r s=p+r-2pr
 D-L: p P²=(1-p)², R²=(1-r)², S²=(1-s)²
 F-L: s

[F-D-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
① FFDDLL	(1-p) ² (1-r) ² P ² R ²	R ² {P ² +2P(1-P)}
2FFDDLl	2p(1-p)(1-r) ² 2P(1-P)R ²	=R ² {P ² +2P-2P ² }
		=R ² (2P-P ²)
② 2FFDdLL	2p(1-p)r(1-r) 2P(1-P)R(1-R)	2R(1-R){P(1-P)+(1-P) ² +P ² }
2FFDdLl	2p ² r(1-r) 2(1-P) ² R(1-R)	=2R(1-R){P-P ² +1-2P+P ² +P ² }
2FFDdLl	2(1-p) ² r(1-r) 2P ² R(1-R)	=2R(1-R)(1-P+P ²)
③ FFddLL	p ² r ² (1-P) ² (1-R) ²	(1-R) ² {(1-P) ² +2P(1-P)}
2FFddLl	2p(1-p)r ² 2P(1-P)(1-R) ²	= (1-R) ² {1-2P+P ² +2P-2P ² }
		= (1-R) ² (1-P ²)
④ 2FfDDLL	2(1-p) ² r(1-r) 2P ² R(1-R)	2R(1-R){P ² +2P(1-P)+P(1-P)}
2FfDDLl	2p(1-p)r(1-r) 2P(1-P)R(1-R)	=2R(1-R){P ² +2P(1-P)}
2FfDdLl	2p(1-p)r(1-r) 2P(1-P)R(1-R)	=2R(1-R){P ² +2P-2P ² }
		=2R(1-R)(2P-P ²)
⑤ 2FfDdLL	2p(1-p)(1-r) ² 2P(1-P)R ²	2R ² {P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
2FfDdLl	2p(1-p)r ² 2P(1-P)(1-R) ²	+2(1-R){P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
2FfDdLl	2(1-p) ² r ² 2P ² (1-R) ²	=2R ² {P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
2FfDdLl	2p ² r ² 2(1-P) ² (1-R) ²	+2R(1-R){P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
2FfDdLl	2p ² (1-r) ² 2(1-P) ² R ²	=2R ² (1-P+P ²)+2(1-R) ² (1-P+P ²)
2FfDdLl	2(1-p) ² (1-r) ² 2P ² R ²	=2{R ² +(1-R) ² }(1-P+P ²)
⑥ 2FfddLL	2p ² r(1-r) 2(1-P) ² R(1-R)	2R(1-R){(1-P) ² +2P(1-P)}
2FfddLl	2p(1-p)r(1-r) 2P(1-P)R(1-R)	=2R(1-R){1-2P+P ² +2P-2P ² }
2FfddLl	2p(1-p)r(1-r) 2P(1-P)R(1-R)	=2R(1-R)(1-P ²)
⑦ ffDDLL	(1-p) ² r ² P ² (1-R) ²	(1-R) ² {P ² +2P(1-P)}
2ffDDLl	2p(1-p)r ² 2P(1-P)(1-R) ²	= (1-R) ² {P ² +2P-2P ² }
		= (1-R) ² (2P-P ²)
⑧ 2ffDdLL	2p(1-p)r(1-r) 2P(1-P)R(1-R)	2R(1-R){P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
2ffDdLl	2(1-p) ² r(1-r) 2P ² R(1-R)	=2R(1-R){P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
2ffDdLl	2p ² r(1-r) 2(1-P) ² R(1-R)	=2R(1-R)(1-P+P ²)
⑨ ffddLL	p ² (1-r) ² (1-P) ² R ²	R ² {(1-P)+2P(1-P)}
2ffddLl	2p(1-p)(1-r) ² 2P(1-P)R ²	=R ² {1-2P+P ² +2P-2P ² }
		=R ² (1-P ²)

S-I-(4)-(ii)

表-4 (2)-3 自殖型, S-I 型 (1:2:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換価の計算方法

Recombination value:	Selfing	
D-F: r	$\frac{FDL}{fdl}$	$\{R^2 + 2R(1-R) + (1-R)^2\}$
D-L: p		$= \{R^2 + 2R - 2R^2 + 1 - 2R + R^2\} = \{1\}$
F-L: s		

[F-D-L-]: Expected frequency of genotypes

FF	Ff	ff	Sum and observed number
① DD $R^2(2P-P^2)$	④ $2R(1-R)(2P-P^2)$	⑦ $(1-R)^2(2P-P^2)$	$(1/3)(2P-P^2) \{2P-P^2\} \{R^2 + 2R(1-R) + (1-R)^2\}$ $= (2P-P^2)$
----- a ₁			
② Dd $2R(1-R)(1-P+P^2)$	⑤ $2\{R^2 + (1-R)^2\}(1-P+P^2)$	⑧ $2R(1-R)(1-P+P^2)$	$(2/3)(1-P+P^2) \{2(1-P+P^2)\} \{2R(1-R) + R^2 + (1-R)^2\}$ $= 2(1-P+P^2)$
----- a ₂			
③ dd $(1-R)^2(1-P^2)$	⑥ $2R(1-R)(1-P^2)$	⑨ $R^2(1-P^2)$	$(1/3)(1-P^2) \{(1-P^2)\} \{(1-R)^2 + 2R(1-R) + R^2\}$ $= (1-P^2)$
----- a ₃			
Sum of expected frequency			
Observed number			
b ₁	b ₂	b ₃	n (3.0)
Ratio			
k ₁ = b ₁ /n	k ₂ = b ₂ /n	k ₃ = b ₃ /n	

Solutions of quadratic equations

$$A = (1/3)(2P - P^2)$$

$$B = (2/3)(1 - P + P^2) \quad A + B + C = 1.0$$

$$C = (1/3)(1 - P^2)$$

$$(A - B + C)R^2 + (B - 2C)R + C - k_1 = 0 \quad (-2A + 2B - 2C)R^2 + (2A - 2B + 2C)R + B - k_2 = 0 \quad (A - B + C)R^2 + (-2A + B)R + A - k_3 = 0$$

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 = 0$$

$$A_0 = 2a_1$$

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

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

$$A_3 = 2a_1 + 6a_3$$

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

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

Rep. 0 < R < 0.5	r = R	Df/dF	$V(P) = \frac{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)}{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)}$	Rep. 0 < P < 0.5	p = P	DI/dL
Coup. 0.5 < R < 1.0	r = 1-R	DF/df	$V(p) = V(P)$	Coup. 0.5 < P < 1.0	p = 1-P	DL/dl

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

$AR^2 + BR(1-R) + C(1-R)^2 = k_1$	$2AR(1-R) + B(1-2R+2R^2) + 2CR(1-R) = k_2$	$A(1-R)^2 + BR(1-R) + CR^2 = k_3$
+ AR ² + BR	- 2AR ² + 2AR	+ AR ² - 2AR + A
- BR ²	+ 2BR ² - 2BR + B	- BR ² + BR
+ CR ² - 2CR + C	+ 2CR ² + 2CR	+ CR ²
(A - B + C)R ² + (B - 2C)R + C - k ₁ = 0	(-2A + 2B - 2C)R ² + (2A - 2B + 2C)R + B - k ₂ = 0	(A - B + C)R ² + (-2A + B)R + A - k ₃ = 0

S-I-(4)-(ii)

表-4 (2)-4 自殖型, S-I型 (1:2:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, F, f Selfing
 Embryonic $\frac{FDL}{fdl}$
 lethal gene: L, l
 Recombination value:
 D-F: r p=r+s-2rs
 D-L: p P²=(1-p)², R²=(1-r)², S²=(1-s)² P=R+S-2RS
 F-L: s {R²+2R(1-R)+(1-R)²}={1}

[F-D-l]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency	
⑩ FFDDll	p ² (1-r) ²	(1-P) ² R ²	
⑪ 2FFDdll	2p(1-p)r(1-r)	2P(1-P)R(1-R)	
⑫ FFddll	(1-p) ² r ²	P ² (1-R) ²	
⑬ 2FfDDll	2p ² r(1-r)	2(1-p) ² R(1-R)	
⑭ 2FfDdll	2p(1-p)(1-r) ²	2P(1-P)R ²	2P(1-P){R ² +(1-R) ² }
2Ffdll	2p(1-p)r ²	2P(1-P)(1-R) ²	=2P(1-P){R ² +1-2R+R ² }
		=2P(1-P)(1-2R+2R ²)	
⑮ 2Ffdll	2(1-p) ² r(1-r)	2P ² R(1-R)	
⑯ fFDll	p ² r ²	(1-P) ² (1-R) ²	
⑰ 2ffDdll	2p(1-p)r(1-r)	2P(1-P)R(1-R)	
⑱ ffdll	(1-p) ² (1-r) ²	P ² R ²	

[D-F-l]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	ff	Sum and observed number
DD	⑩ (1-P) ² R ²	⑬ 2(1-P) ² R(1-R)	⑯ (1-P) ² (1-R) ²	(1-P) ² (1-P) ² {R ² +2R(1-R)+(1-R) ² } a ₁ = (1-P) ²
Dd	⑪ 2P(1-P)R(1-R)	⑭ 2P(1-P)(1-2R+2R ²)	⑰ 2P(1-P)R(1-R)	2P(1-P) 2P(1-P){2R(1-R)+(1-2R+2R ²)} a ₂ = 2P(1-P)
dd	⑫ P ² (1-R) ²	⑮ 2P ² R(1-R)	⑱ P ² R ²	P ² P ² {(1-R) ² +2R(1-R)+R ² } a ₃ = P ²
Observed number	b ₁	b ₂	b ₃	n(1.0)
Ratio	k ₁ =b ₁ /n	k ₂ =b ₂ /n	k ₃ =b ₃ /n	

Solutions of quadratic equations

$$\begin{array}{l}
 A = (1-P)^2 \\
 B = 2P(1-P) \\
 C = P^2 \\
 A+B+C=1.0
 \end{array}
 \begin{array}{l}
 (A-B+C)R^2 + (+B-2C)R + C - k_1 = 0 \\
 (-2A+2B-2C)R^2 + (2A-2B+2C)R + B - k_2 = 0 \\
 +) (A-B+C)R^2 + (-2A+B)R + A - k_3 = 0
 \end{array}
 \begin{array}{l}
 P = (a_2 + 2a_3)/2n \\
 \text{Rep. } 0 < P < 0.5 \text{ DL/dL} \\
 \text{Coup. } 0.5 < P < 1.0 \text{ DL/dl} \\
 V(P) = P(1-P)/2n, V(p) = V(P) \\
 \text{S.E. of } p = \sqrt{V(p)}
 \end{array}$$

Rep. 0 < R < 0.5 r=R Df/dF
 Coup. 0.5 < R < 1.0 r=(1-R) DF/df

S-I-(4)-(iii)

表-4 (3) 自殖型, S-I 型 (1:2:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換えの計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d
 Isozyme gene: F, f
 Lethal gene : L, l
 (F) (S)

DLF
 dlf

Recombination value:
 D-L; p, D-F; r
 L-F; s r=p+s-2ps

	FDL	FDI	FdL	fDL	Fdl	fDL	fdl
{1/2}	(1-p)(1-s)	ps	p(1-s)	s(1-p)	s(1-p)	p(1-s)	(1-p)(1-s)
{1/2}							
FDL	①FFDdLL	①FFDdLI	②FFDdLL	④FfDdLL	②FFDdLI	④FfDdLI	⑤FfDdLI
(1-p)(1-s)	$(1-p)^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$	$(1-p)^2s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$	$p(1-p)^2(1-s)^2$
FdI	①FFDdLI	⑩FFDdII	②FFDdLI	④FfDdLI	⑩FFDdII	④FfDdLI	⑩FFDdII
ps	$p(1-p)s(1-s)$	p^2s^2	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p(1-p)s^2$	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$
FdL	②FFDdLL	②FFDdLI	③FFdLL	⑤FfDdLL	③FFdLI	⑤FfDdLI	⑥FfddLI
p(1-s)	$p(1-p)(1-s)^2$	$p^2s(1-s)$	$p^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$	$p^2(1-s)^2$	$p(1-p)(1-s)^2$
fDL	④FfDdLL	④FfDdLI	⑤FfDdLL	⑦fDdLL	⑤FfDdLI	⑦fDdLI	⑧ffDdLI
s(1-p)	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s^2$	$(1-p)^2s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$
Fdl	②FFDdLI	⑩FFDdII	③FFdLI	⑤FfDdLI	⑩FFdII	④FfDdII	⑩FFdII
s(1-p)	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s^2$	$(1-p)^2s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$
fDI	④FfDdLI	⑩FfDdII	⑤FfDdLI	⑦fDdLI	⑩FfDdII	④FfDdLI	⑩FfDdII
p(1-s)	$p(1-p)(1-s)^2$	$p^2s(1-s)$	$p^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$	$p^2(1-s)^2$	$p(1-p)(1-s)^2$
fdL	⑤FfDdLL	⑤FfDdLI	⑥FfDdLL	⑧ffDdLL	⑥FfDdLI	⑧ffDdLI	⑨ffddLI
ps	$p(1-p)s(1-s)$	p^2s^2	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p(1-p)s^2$	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$
fdI	⑤FfDdLI	⑩FfDdII	⑥FfDdLI	⑧ffDdLI	⑩FfDdII	④FfDdLI	⑩FfDdII
(1-p)(1-s)	$(1-p)^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$	$(1-p)^2s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2(1-s)^2$

S-I-(4)-(iii)

表-4 (3)-2 自殖型, S-I 型 (1:2:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, F, f Selfing

Embryonic $\frac{DLF}{dlf}$

lethal gene: L, l

Recombination value:

$$D-F: r \quad r = p + s - 2ps$$

$$D-L: p \quad P^2 = (1-p)^2, R^2 = (1-r)^2, S^2 = (1-s)^2, R = P + S - 2PS$$

$$F-L: s$$

[D-F-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency
① FFDDL (1-p) ² (1-s) ² P ² S ²	
2FFDDL 2p(1-p)s(1-s) 2P(1-P)S(1-S)	
② 2FFdLL 2p(1-p)(1-s) ² 2P(1-P)S ²	
2FFdLl 2p ² s(1-s) 2(1-P) ² S(1-S)	
2FFdLl 2(1-p) ² s(1-s) 2P ² S(1-S)	
③ FFdLL p ² (1-s) ² (1-P) ² S ²	
2FFdLl 2p(1-p)s(1-s) 2P(1-P)S(1-S)	
④ 2FfDDL 2(1-p) ² s(1-s) 2P ² S(1-S)	
2FfDDL 2p(1-p)s ² 2P(1-P)(1-S) ²	
2FfDDL 2p(1-p)(1-s) ² 2P(1-P)S ²	
⑤ 2FfDdLL 2p(1-p)s(1-s) 2P(1-P)S(1-S)	
2FfDdLl 2p(1-p)s(1-s) 2P(1-P)S(1-S)	
2FfDdLl 2(1-p) ² s ² 2P ² (1-S) ²	
2FfDdLl 2p ² (1-s) ² 2(1-P) ² S ²	
2FfDdLl 2p ² s ² 2(1-P) ² (1-S) ²	
2FfDdLl 2(1-p) ² (1-s) ² 2P ² S ²	
⑥ 2FfddLL 2p ² s(1-s) 2(1-P) ² S(1-S)	
2FfddLl 2p(1-p)(1-s) ² 2P(1-P)S ²	
2FfddLl 2p(1-p)s ² 2P(1-P)(1-S) ²	
⑦ ffDDL (1-p) ² s ² P ² (1-S) ²	
2ffDDL 2p(1-p)s(1-s) 2P(1-P)S(1-S)	
⑧ 2ffDdLL 2p(1-p)s ² 2P(1-P)(1-S) ²	
2ffDdLl 2(1-p) ² s(1-s) 2P ² S(1-S)	
2ffDdLl 2p ² s(1-s) 2(1-P) ² S(1-S)	
⑨ ffddLL p ² r ² (1-P) ² (1-S) ²	
2ffddLl 2p(1-p)s(1-s) 2P(1-P)S(1-S)	

S-I-(4)-(iii)

表-4 (3)-4 自殖型, S-I 型 (1:2:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, F, f Selfing

Embryonic $\frac{DLF}{dlf}$

lethal gene: L, l

Recombination value:

$$D-F: r \quad r = p + s - 2ps, P^2 = (1-p)^2, R^2 = (1-r)^2, S^2 = (1-s)^2$$

$$D-L: p \quad \{P^2 + 2P(1-P) + (1-P)^2\} = \{1\}$$

$$F-L: s \quad \{S^2 + 2S(1-S) + (1-S)^2\} = \{1\}$$

[D-F-l]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency	
⑩ FFDDll	p^2s^2	$(1-P)^2(1-S)^2$
⑪ 2FFDdll	$2p(1-p)s^2$	$2P(1-P)(1-S)^2$
⑫ FFddll	$(1-p)^2s^2$	$P^2(1-S)^2$
⑬ FfDDll	$2p^2s(1-s)$	$2(1-P)^2S(1-S)$
⑭ 2FfDdll	$2p(1-p)s(1-s)$	$2P(1-P)S(1-S)$
2Ffddll	$2p(1-p)s(1-s)$	$2P(1-P)S(1-S)$
⑮ 2Ffddll	$2(1-p)^2s(1-s)$	$2P^2S(1-S)$
⑯ fFDll	$p^2(1-s)^2$	$(1-P)^2S^2$
⑰ 2ffDdll	$2p(1-p)(1-s)^2$	$2P(1-P)S^2$
⑱ ffdll	$(1-p)^2(1-s)^2$	P^2S^2

[D-F-l]: Expected frequency of genotypes

	FF	Ff	ff	Sum and observed number	
⑩	⑬	⑯			
DD	$(1-P)^2(1-S)^2$	$2(1-P)^2S(1-S)$	$(1-P)^2S^2$	$(1-P)^2$ a_1	$(1-P)^2\{S^2 + 2S(1-S) + (1-S)^2\}$ $= (1-P)^2$
⑪	⑭	⑰			
Dd	$2P(1-P)(1-S)^2$	$4P(1-P)S(1-S)$	$2P(1-P)S^2$	$2P(1-P)$ a_2	$2P(1-P)\{(1-S)^2 + 2S(1-S) + S^2\}$ $= 2P(1-P)$
⑫	⑮	⑱			
dd	$P^2(1-S)^2$	$2P^2S(1-S)$	P^2S^2	P^2 a_3	$P^2\{(1-S)^2 + 2S(1-S) + S^2\}$ $= P^2$
Sum of expected frequency					
	$(1-S)^2$	$2S(1-S)$	S^2		
Observed number					
	b_1	b_2	b_3	$n(1.0)$	

$$S = \frac{b_2 + 2b_3}{2n}$$

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

$$P = \frac{a_2 + 2a_3}{2n}$$

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

Rep. $0 < S < 0.5$ $s = S$ Fl/fL

Rep. $0 < P < 0.5$ $p = P$ Dl/dL

Coup. $0.5 < S < 1.0$ $s = 1-S$ FL/fl

Coup. $0.5 < P < 1.0$ $p = 1-P$ DL/dl

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

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

$$\frac{(1-S)^2\{(1-P)^2 + 2P(1-P) + P^2\}}{(1-S)^2} \quad \frac{2S(1-S)\{(1-P)^2 + 2P(1-P) + P^2\}}{= 2S(1-S)} \quad \frac{S^2\{(1-P)^2 + 2P(1-P) + P^2\}}{= S^2}$$

2. 自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法
S-II-(4)-(1)

表-5 (1) 自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d, e $\frac{DFL}{dfL} \times \frac{DFL}{efl}$ Recombination value:
Isozyme gene: F, f $\frac{DFL}{dfL} \times \frac{DFL}{efl}$ D-L; p, D-F; r
Lethal gene : L, l F-L; s p=r+s-2rs

(F) (S)

	DFL	DFl	dFL	dFl	DFL	dFl	DFl	dfL	dfL
{1/2}	(1-r)(1-s)	(1-r)s	r(1-s)	rs	rs	r(1-s)	r(1-s)	(1-r)s	(1-r)(1-s)
{1/2}									
DFL	①DDFFLL	①DDFFLl	②DdFFLL	②DdFFLl	④DDFFLL	④DDFFLl	⑤DdFFLL	⑤DdFFLl	⑤DdFFLl
(1-r)(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²	(1-r) ² s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	(1-r) ² s(1-s) ²	(1-r) ² (1-s) ²
DFl	①DDFFLl	⑩DDFFll	②DdFFLl	④DDFFll	④DDFFll	④DDFFll	⑤DdFFLl	⑤DdFFll	④DdFFll
(1-r)s	(1-r) ² s(1-s)	$\frac{(1-r)^2s^2}{(1-r)s^2}$	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s ²	$\frac{(1-r)^2s^2}{(1-r)s^2}$	r(1-r)s ²	(1-r) ² s ²	$\frac{(1-r)^2s^2}{(1-r)s^2}$
eFL	②DeFFLL	②DeFFLl	③deFFLL	⑤DeFFLl	⑤DeFFLl	③deFFLl	⑥deFFLL	⑥deFFLl	⑥deFFLl
r(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r ² (1-s) ²	r ² s(1-s)	r ² s(1-s)	r ² (1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²
DfL	④DDFfLL	④DDFfLl	⑤DdFfLL	⑦DDFfLl	⑦DDFfLl	⑤DdFfLl	⑧DdffLL	⑧DdffLl	⑧DdffLl
rs	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r ² s(1-s)	r ² s ²	r ² s ²	r ² s(1-s)	r ² s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s(1-s)
eFl	②DeFFLl	④DeFFll	③deFFLl	⑤DeFFll	⑤DeFFll	②deFFll	⑥deFFLl	⑥deFFll	⑤deFFll
rs	r(1-r)s(1-s)	$\frac{(1-r)s^2}{(1-r)s^2}$	r ² s(1-s)	r ² s ²	r ² s ²	$\frac{(1-r)s^2}{(1-r)s^2}$	r(1-r)s ²	r(1-r)s ²	$\frac{(1-r)s^2}{(1-r)s^2}$
Dfl	④DDFfLl	③DDFfll	⑤DdFfLl	⑦DDFfll	⑦DDFfll	⑤DdFfLl	⑧DdffLl	⑧Ddffll	⑧Ddffll
r(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	$\frac{(1-r)s(1-s)}{(1-r)s(1-s)}$	r ² (1-s) ²	r ² s(1-s)	r ² s(1-s)	r ² (1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s(1-s)	$\frac{(1-r)s(1-s)}{(1-r)s(1-s)}$
efL	⑤DeFfLL	⑤DeFfLl	⑥deFfLL	⑧DeFfLl	⑧DeFfLl	⑥deFfLl	⑨deffLL	⑨deffLl	⑨deffLl
(1-r)s	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² s ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s ²	r(1-r) ² s(1-s)	r(1-r)s(1-s)	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² s(1-s)
efl	⑤DeFfLl	④DeFfll	⑥deFfLl	⑧DeFfll	⑧DeFfll	⑥deFfll	⑨deffLl	⑨deffll	⑧deffll
(1-r)(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²	$\frac{(1-r)^2s(1-s)}{(1-r)^2s(1-s)}$	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)(1-s) ²	$\frac{(1-r)^2s(1-s)}{(1-r)^2s(1-s)}$	r(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² s(1-s)	$\frac{(1-r)^2s(1-s)}{(1-r)^2s(1-s)}$

S-II-(4)-(i)

表-5 (1)-2 自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{DFL}{dfL} \times \frac{DFL}{efL}$

Recombination value:

$$\begin{aligned} D-F: r & \quad p=r+s-2rs \\ D-L: p & \quad P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2 \\ F-L: s & \quad P=R+S-2RS \end{aligned}$$

[D-F-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
① DDFfLL	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2
2DDFFLl	$2(1-r)^2s(1-s)$	$2R^2S(1-S)$
		$R^2\{S^2+2S(1-S)\}$
		$=R^2\{S^2+2S-2S^2\}$
		$=R^2(2S-S^2)$
② DdFFLL	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
2DdFFLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$R(1-R)\{S^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{S^2+2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(2S-S^2)$
② DeFFLL	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
2DeFFLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$R(1-R)\{S^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{S^2+2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(2S-S^2)$
③ deFFLL	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
2deFFLl	$2r^2s(1-s)$	$2(1-R)^2S(1-S)$
		$(1-R)^2\{S^2+2S(1-S)\}$
		$= (1-R)^2\{S^2+2S-2S^2\}$
		$= (1-R)^2(2S-S^2)$
④ 2DDFFll	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
2DDFFlL	$2r(1-r)(1-s)^2$	$2R(1-R)S^2$
2DDFFlL	$2r(1-r)s^2$	$2R(1-R)(1-S)^2$
		$2R(1-R)\{S^2+S(1-S)+(1-S)^2\}$
		$=2R(1-R)\{S^2+S-S^2+1-2S+S^2\}$
		$=2R(1-R)(1-S+S^2)$
⑤ DdFfLL	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
DdFfLl	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2
DdFfLl	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
DdFfLL	$r^2s(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
DdFfLl	p^2r^2	$(1-R)^2(1-R)^2$
DdFfLl	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
		$R^2\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$+ (1-R)^2\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$=R^2\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$+ (1-R)^2\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$=R^2(1-S+S^2) + (1-R)^2(1-S+S^2)$
		$= \{R^2 + (1-R)^2\}(1-S+S^2)$
⑤ DeFfLL	$r^2S(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
DeFfLl	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
DeFfLl	r^2s^2	$(1-R)^2(1-S)^2$
DeFfLL	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
DeFfLl	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
DeFfLl	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2
		$R^2\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$+ (1-R)^2\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$=R^2\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$+ (1-R)^2\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$=R^2(1-S+S^2) + (1-R)^2(1-S+S^2)$
		$= \{R^2 + (1-R)^2\}(1-S+S^2)$
⑥ 2deFfLL	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
2deFfLl	$2r(1-r)(1-s)^2$	$2R(1-R)S^2$
2deFfLl	$2r(1-r)s^2$	$2R(1-R)(1-S)^2$
		$2R(1-R)\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$=2R(1-R)\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$=2R(1-R)(1-S+S^2)$
⑦ DDffLL	r^2s^2	$(1-R)^2(1-S)^2$
2DDffLl	$2r^2s(1-s)$	$2(1-R)^2S(1-S)$
		$(1-R)^2\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$= (1-R)^2\{1-2S+S^2+2S-2S^2\}$
		$= (1-R)^2(1-S^2)$
⑧ DdffLL	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
2DdffLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$R(1-R)\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{1-2S+S^2+2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S^2)$
⑧ DeffLL	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
2DeffLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$R(1-R)\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{1-2S+S^2+2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S^2)$
⑨ deffLL	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
2deffLl	$2(1-r)^2s(1-s)$	$2R^2S(1-S)$
		$R^2\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$=R^2\{1-2S+S^2+2S-2S^2\}$
		$=R^2(1-S^2)$

S-II-(4)-(i)

表-5 (1)-3 自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換価の
計算方法

Recombination value: Selfing
 D-F: r $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFL}{efl}$ $\{R^2+2R(1-R)+(1-R)^2\} = \{1\}$
 D-L: p
 F-L: s

[D-F-L-]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	ff	Observed number and ratio
DD	① $R^2(2S-S^2)$	④ $2R(1-R)(1-S+S^2)$	⑦ $(1-R)^2(1-S^2)$	$a_1 \quad k_1=a_1/n$
Dd	② $R(1-R)(2S-S^2)$	⑤ $\{(R^2+(1-R)^2)(1-S+S^2)\}$	⑧ $R(1-R)(1-S^2)$	$a_2 \quad k_2=a_2/n$
De	② $R(1-R)(2S-S^2)$	⑤ $\{(R^2+(1-R)^2)(1-S+S^2)\}$	⑧ $R(1-R)(1-S^2)$	$a_3 \quad k_3=a_3/n$
de	③ $(1-R)^2(2S-S^2)$	⑥ $2R(1-R)(1-S+S^2)$	⑨ $R^2(1-S^2)$	$a_4 \quad k_4=a_4/n$
Sum of expected frequency	$(1/3)(2S-S^2)$	$(2/3)(1-S+S^2)$	$(1/3)(1-S^2)$	
Observed number	b_1	b_2	b_3	$n \quad (3.0)$

Solutions of quadratic equations

$A = (1/3)(2S-S^2)$

$B = (1/3)(1-S+S^2) \quad A+2B+C=1.0$

$C = (1/3)(1-S^2)$

$(A-2B+C)R^2+(2B-2C)R+C-k_1=0 \quad (-A+2B-C)R^2+(A-2B+C)R+B-k_2=0 \quad (A-2B+C)R^2+(-2A+2B)R+A-k_4=0$
 $(-A+2B-C)R^2+(A-2B+C)R+B-k_3=0$

$f(S) = B_0 + B_1S + B_2S^2 + B_3S^3 + B_4S^4 + B_5S^5 = 0$

$B_0 = 2b_1$

$B_1 = -4b_1 - 2b_2$

$B_2 = 2b_1 + 5b_2 - 4b_3$

$B_3 = 2b_1 + 6b_3$

$B_4 = -4b_1 - 5b_2 - 6b_3$

$B_5 = 2b_1 + 2b_2 + 2b_3 = 2n$

Rep. $0 < R < 0.5 \quad r=R \quad Df/dF \quad V(S) = \frac{3S(2-S)(1-S^2)(1-S+S^2)}{2n(2-4S-3S^2+14S^3-7S^4)}$ Rep. $0 < S < 0.5 \quad s=S \quad Fl/fL$
 Coup. $0.5 < R < 1.0 \quad r=(1-R) \quad DF/df \quad V(s) = V(S) \quad S.E. \text{ of } s = \sqrt{V(s)}$ Coup. $0.5 < S < 1.0 \quad s=(1-S) \quad FL/fl$

$AR^2+2BR(1-R)+C(1-R)^2=k_1 \quad AR(1-R)+B(1-2R+2R^2)+CR(1-R)=k_2 \quad A(1-R)^2+2BR(1-R)+CR^2=k_4$
 $+AR^2 \quad +2BR \quad -AR^2 \quad +AR \quad +AR^2 \quad -2AR \quad +A$
 $-2BR^2 \quad +2BR^2 \quad -2BR \quad +B \quad -2BR^2 \quad +2BR$
 $+) +CR^2 \quad -2CR \quad +C \quad +) +CR^2 \quad +CR \quad +) +CR^2$
 $(A-2B+C)R^2+(2B-2C)R+C-k_1=0 \quad (-A+2B-C)R^2+(A-2B+C)R+B-k_2=0 \quad (A-2B+C)R^2+(-2A+2B)R+A-k_4=0$

S-II-(4)-(i)

表-5 (1)-4 自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFL}{efl}$

Recombination value:

D-F: r $p=r+s-2rs$

D-L: p $P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S=(1-s)^2$

F-L: s

$P=R+S-2RS$

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

[D-F-ll]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
⑩ DDFFl	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
⑪ DdFFll	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
⑫ DeFFll	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
⑬ deFFll	r^2s^2	$(1-R)^2(1-S)^2$
⑭ 2DDFFll	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
⑮ DdFfl	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
⑯ DdFfl	$r^2s(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
⑰ DeFfl	$r^2s(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
⑱ DeFfl	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
⑲ 2deFfl	$2r(1-p)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
⑳ DDffll	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
㉑ Ddffll	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
㉒ Deffll	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
㉓ deffll	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2

[D-F-ll]: Expected frequency of genotypes and observed number

FF	Ff	ff	Sum and observed number
⑩ $R^2(1-S)^2$	⑬ $2R(1-R)S(1-S)$	⑯ $(1-R)^2S^2$	$R(1-S)\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $+ (1-R)S\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $= (P)\{P\}=P^2$
⑪ $R(1-R)(1-S)^2$	⑭ $R^2S(1-S)$ $(1-R)^2S(1-S)$	⑰ $R(1-R)S^2$	$(1-R)(1-S)\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $+ RS\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $= \{(1-R)(1-S)+RS\}\{P\}=P(1-P)$
⑫ $R(1-R)(1-S)^2$	⑮ $(1-R)^2(1-S)$ $R^2S(1-S)$	⑰ $R(1-R)S^2$	$(1-R)(1-S)\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $+ RS\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $= \{(1-R)(1-S)+RS\}\{P\}=P(1-P)$
⑬ $(1-R)^2(1-S)^2$	⑲ $2R(1-R)S(1-S)$	㉓ R^2S^2	$(1-R)(1-S)\{(1-R)(1-S)+RS\}$ $+ RS\{(1-R)(1-S)+RS\}$ $= \{(1-R)(1-S)+RS\}\{1-P\}=(1-P)^2$
Sum of expected frequency $(1-S)^2$	$2(1-S)$	S^2	
Observed number b_1	b_2	b_3	$n(1.0)$

$S = (b_2 + 2b_3) / 2n$

Rep. $0 < S < 0.5$

Coup. $0.5 < S < 1.0$

$V(S) = S(1-S) / 2n$

$V(s) = V(S)$

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

$P = (a_2 + a_3 + 2a_4) / 2n$

Rep. $0 < P < 0.5$ $p = P$

Coup. $0.5 < P < 1.0$ $p = (1-P)$ DL/dl

$V(P) = P(1-P) / 2n$

$V(p) = V(P)$

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

S-II-(4)-(ii)

表-5 (2) 自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d, e $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{fel}$ Recombination value:
 Isozyme gene: F, f D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l F-L; s s=p+r-2pr

(F) (S)

	FDL	FDI	FdL	fdL	Fdl	fdl	fdL	fdl
{1/2}	(1-p)(1-r)	p(1-r)	pr	r(1-p)	r(1-p)	(1-p)(1-r)	p(1-r)	(1-p)(1-r)
FDL	①FFDdLL	①FFDdLL	②FFDdLL	④FfDdLL	②FFDdLL	⑤FfDdLL	⑤FfDdLL	⑤FfDdLL
(1-p)(1-r)	(1-p) ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)(1-r) ²
FDI	①FFDdLl	⑩FFDdLl	②FFDdLl	④FfDdLl	⑩FFDdLl	⑤FfDdLl	⑤FfDdLl	⑩FfDdLl
p(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	$\frac{p^2(1-r)^2}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	$\frac{p^2(1-p)r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² (1-r) ²	p ² (1-r) ²	$\frac{p(1-p)(1-r)^2}{p(1-p)r(1-r)}$
FeL	②FFDeLL	②FFDeLl	③FFDeLL	⑤FfDeLL	③FFDeLl	⑥FfDeLl	⑥FfDeLL	⑥FfDeLl
pr	p(1-p)r(1-r)	p ² r(1-r)	p ² r ²	p(1-p)r ²	p(1-p)r ²	p ² r(1-r)	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)
fdL	④FfDdLL	④FfDdLl	⑤FfDdLL	⑦ffDdLL	⑤FfDdLl	⑧ffDdLL	⑧ffDdLL	⑧ffDdLl
r(1-p)	(1-p) ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r ²	(1-p) ² r ²	(1-p) ² r ²	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)
Fel	②FFDeLl	⑩FFDeLl	③FFDeLl	⑤FfDeLl	⑩FFDeLl	⑥FfDeLl	⑥FfDeLl	⑩FfDeLl
r(1-p)	(1-p) ² r(1-r)	$\frac{p(1-p)r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p(1-p)r ²	(1-p) ² r ²	$\frac{(1-p)^2r^2}{p(1-p)r(1-r)}$	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	$\frac{(1-p)^2r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$
fdI	④FfDdLl	⑩FfDdLl	⑤FfDdLl	⑦ffDdLl	⑩FfDdLl	⑧ffDdLl	⑧ffDdLl	⑩ffDdLl
pr	p(1-p)r(1-r)	$\frac{p^2r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² r ²	p(1-p)r ²	$\frac{p^2r^2}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² r(1-r)	p ² r(1-r)	$\frac{p(1-p)r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$
fel	⑤FfDeLL	⑤FfDeLl	⑥FfDeLL	⑧ffDeLL	⑥FfDeLl	⑨ffDeLl	⑨ffDeLL	⑨ffDeLl
p(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	p ² (1-r) ²	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p ² (1-r) ²	p ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²
fel	⑤FfDeLl	⑩FfDeLl	⑥FfDeLl	⑧ffDeLl	⑩FfDeLl	⑨ffDeLl	⑨ffDeLl	⑩ffDeLl
(1-p)(1-r)	(1-p) ² (1-r) ²	$\frac{p(1-p)(1-r)^2}{p(1-p)r(1-r)}$	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	$\frac{(1-p)^2r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p(1-p)(1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²	$\frac{(1-p)^2(1-r)^2}{p(1-p)r(1-r)}$

S-II-(4)-(ii)

表-5 (2)-2 自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{fel}$

Recombination value:

$$\begin{aligned} D-F: r & \quad s=p+r-2pr \\ D-L: p & \quad P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2 \quad S=P+R-2PR \\ F-L: s & \end{aligned}$$

[F-D-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
① FFDDLl	$(1-p)^2(1-r)^2$	P^2R^2
2FFDDLl	$2p(1-p)(1-r)^2$	$2P(1-P)R^2$
		$R^2\{P^2+2P(1-P)\}$
		$=R^2\{P^2+2P-2P^2\}$
		$=R^2(2P-P^2)$
② FFdDLl	$p(1-p)r(1-r)$	$P(1-P)R(1-R)$
FFDdLl	$p^2r(1-r)$	$(1-P)^2R(1-R)$
FFDdLl	$(1-p)^2r(1-r)$	$P^2R(1-R)$
		$R(1-R)\{P(1-P)+(1-P)^2+P^2\}$
		$=R(1-R)\{P-P^2+1-2P+P^2+P^2\}$
		$=R(1-R)(1-P+P^2)$
② FFDeLL	$p(1-p)r(1-r)$	$P(1-P)R(1-R)$
FFDeLl	$p^2r(1-r)$	$(1-P)^2R(1-R)$
FFDeLl	$(1-p)^2r(1-r)$	$P^2R(1-R)$
		$R(1-R)\{P(1-P)+(1-P)^2+P^2\}$
		$=R(1-R)\{P-P^2+1-2P+P^2+P^2\}$
		$=R(1-R)(1-P+P^2)$
③ FfdeLL	p^2r^2	$(1-P)^2(1-R)^2$
2FfdeLl	$2p(1-p)r^2$	$2P(1-P)(1-R)^2$
		$(1-R)^2\{(1-P)^2+2P(1-P)\}$
		$= (1-R)^2\{1-2P+P^2+2P-2P^2\}$
		$= (1-R)^2(1-P^2)$
④ 2FfDdLL	$2(1-p)^2r(1-r)$	$2P^2R(1-R)$
2FfDdLl	$2p(1-p)r(1-r)$	$2P(1-P)R(1-R)$
2FfDdLl	$2p(1-p)r(1-r)$	$2P(1-P)R(1-R)$
		$2R(1-R)\{P^2+P(1-P)+P(1-P)\}$
		$=2R(1-R)\{P^2+2P(1-P)\}$
		$=2R(1-R)\{P^2+2P-2P^2\}$
		$=2R(1-R)(2P-P^2)$
⑤ FfDdLL	$p(1-p)(1-r)^2$	$P(1-P)R^2$
FfDdLl	$p(1-p)r^2$	$P(1-P)(1-R)^2$
FfDdLl	$(1-p)^2r^2$	$P^2(1-R)^2$
FfDdLl	p^2r^2	$(1-P)^2(1-R)^2$
FfDdLl	$p^2(1-r)^2$	$(1-P)^2R^2$
FfDdLl	$(1-p)^2(1-r)^2$	P^2R^2
		$R^2\{P(1-P)+P^2+(1-P)^2\}$
		$+ (1-R)^2\{P(1-P)+P^2+(1-P)^2\}$
		$=R^2\{P-P^2+P^2+1-2P+P^2\}$
		$+ (1-R)^2\{P-P^2+P^2+1-2P+P^2\}$
		$=R^2(1-P+P^2) + (1-R)^2(1-P+P^2)$
		$= \{R^2 + (1-R)^2\}(1-P+P^2)$
⑤ FfDeLL	$p(1-p)(1-r)^2$	$P(1-P)R^2$
FfDeLl	$p(1-p)r^2$	$P(1-P)(1-R)^2$
FfDeLl	$(1-p)^2r^2$	$P^2(1-R)^2$
FfDeLl	p^2r^2	$(1-P)^2(1-R)^2$
FfDeLl	$p^2(1-r)^2$	$(1-P)^2R^2$
FfDeLl	$(1-p)^2(1-r)^2$	P^2R^2
		$R^2\{P(1-P)+P^2+(1-P)^2\}$
		$+ (1-R)^2\{P(1-P)+P^2+(1-P)^2\}$
		$=R^2\{P-P^2+P^2+1-2P+P^2\}$
		$+ (1-R)^2\{P-P^2+P^2+1-2P+P^2\}$
		$=R^2(1-P+P^2) + (1-R)^2(1-P+P^2)$
		$= \{R^2 + (1-R)^2\}(1-P+P^2)$
⑥ 2FfdeLL	$2p^2r(1-r)$	$2(1-P)^2R(1-R)$
2FfdeLl	$2p(1-p)r(1-r)$	$2P(1-P)R(1-R)$
2FfdeLl	$2p(1-p)r(1-r)$	$2P(1-P)R(1-R)$
		$2R(1-R)\{(1-P)^2+2P(1-P)\}$
		$=2R(1-R)\{1-2P+P^2+2P-2P^2\}$
		$=2R(1-R)(1-P^2)$
⑦ ffDDLl	$(1-p)^2r^2$	$P^2(1-R)^2$
2ffDDLl	$2p(1-p)r^2$	$2P(1-P)(1-R)^2$
		$(1-R)^2\{P^2+2P(1-P)\}$
		$= (1-R)^2\{P^2+2P-2P^2\}$
		$= (1-R)^2(2P-P^2)$
⑧ ffDdLL	$p(1-p)r(1-r)$	$P(1-P)R(1-R)$
ffDdLl	$(1-p)^2r(1-r)$	$P^2R(1-R)$
ffDdLl	$p^2r(1-r)$	$(1-P)^2R(1-R)$
		$R(1-R)\{P(1-P)+P^2+(1-P)^2\}$
		$=R(1-R)\{P-P^2+P^2+1-2P+P^2\}$
		$=R(1-R)(1-P+P^2)$
⑧ ffDeLL	$p(1-p)r(1-r)$	$P(1-P)R(1-R)$
ffDeLl	$(1-p)^2r(1-r)$	$P^2R(1-R)$
ffDeLl	$p^2r(1-r)$	$(1-P)^2R(1-R)$
		$R(1-R)\{P(1-P)+P^2+(1-P)^2\}$
		$=R(1-R)\{P-P^2+P^2+1-2P+P^2\}$
		$=R(1-R)(1-P+P^2)$
⑨ ffdeLL	$p^2(1-r)^2$	$(1-P)^2R^2$
2ffdeLl	$2p(1-p)(1-r)^2$	$2P(1-P)R^2$
		$R^2\{(1-P)^2+2P(1-P)\}$
		$=R^2\{1-2P+P^2+2P-2P^2\}$
		$=R^2(1-P^2)$

S-II-(4)-(ii)

表-5 (2)-3 自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換価の計算方法

Recombination value: Selfing type
 D-F: r $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{fel}$ $\{R^2 + 2R(1-R) + (1-R)^2\} = \{1\}$
 D-L: p
 F-L: s

[F-D-L-]: Expected frequency of genotypes and observed number

FF	Ff	ff	Sum and observed number	
① DD $R^2(2P-P^2)$	④ $2R(1-R)(2P-P^2)$	⑦ $(1-R)^2(2P-P^2)$	$(1/3)(2P-P^2)$	$(2P-P^2)\{R^2+2R(1-R)+(1-R)^2\}$ $= (2P-P^2)$
----- a ₁				
② Dd $R(1-R)(1-P+P^2)$	⑤ $\{(R^2+(1-R)^2)(1-P+P^2)\}$	⑧ $R(1-R)(1-P+P^2)$	$(1/3)(1-P+P^2)$	$(1-P+P^2)\{2R(1-R)+R^2+(1-R)^2\}$ $= (1-P+P^2)$
----- a ₂				
② De $R(1-R)(1-P+P^2)$	⑤ $\{(R^2+(1-R)^2)(1-P+P^2)\}$	⑧ $R(1-R)(1-P+P^2)$	$(1/3)(1-P+P^2)$	$(1-P+P^2)\{2R(1-R)+R^2+(1-R)^2\}$ $= (1-P+P^2)$
----- a ₃				
③ de $(1-R)^2(1-P^2)$	⑥ $2R(1-R)(1-P^2)$	⑨ $R^2(1-P^2)$	$(1/3)(1-P^2)$	$(1-P^2)\{(1-R)^2+2R(1-R)+R^2\}$ $= (1-P^2)$
----- a ₄				
Sum of expected frequency				
Observed number				
b ₁	b ₂	b ₃	n	(3.0)
Ratio				
$k_1 = b_1/n$	$k_2 = b_2/n$	$k_3 = b_3/n$		

Solutions of quadratic equations

$A = (1/3)(2P - P^2)$
 $B = (1/3)(1 - P + P^2)$ $A + 2B + C = 1.0$
 $C = (1/3)(1 - P^2)$

$(A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + C - k_1 = 0$ $(-2A + 4B - 2C)R^2 + (2A - 4B + 2C)R + 2B - k_2 = 0$ $(A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + A - k_3 = 0$

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 = 0$$

$A_0 = 2a_1$
 $A_1 = -4a_1 - 2a_2 - 2a_3$
 $A_2 = 2a_1 + 5a_2 + 5a_3 - 4a_4$
 $A_3 = 2a_1 + 6a_4$
 $A_4 = -4a_1 - 5a_2 - 5a_3 - 6a_4$
 $A_5 = 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 + 2a_4 = 2n$

Rep. 0 < R < 0.5 r=R
 Coup. 0.5 < R < 1.0 r=(1-R)

$V(P) = \frac{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)}{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)}$ Rep. 0 < P < 0.5 p=P
 Coup. 0.5 < P < 1.0 p=(1-P)
 $V(p) = V(P)$ S.E. of p = $\sqrt{V(p)}$

$AR^2 + 2BR(1-R) + C(1-R)^2 = k_1$	$2AR(1-R) + 2B(1-2R+2R^2) + 2CR(1-R) = k_2$	$A(1-R)^2 + 2BR(1-R) + CR^2 = k_3$
$+ AR^2 + 2BR$	$- 2AR^2 + 2AR$	$+ AR^2 - 2AR + A$
$- 2BR^2$	$+ 4BR^2 - 4BR + 2B$	$- 2BR^2 + 2BR$
$+ CR^2 - 2CR + C$	$+ 2CR^2 + 2CR$	$+ CR^2$

$(A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + C - k_1 = 0$ $(-2A + 4B - 2C)R^2 + (2A - 4B + 2C)R + 2B - k_2 = 0$ $(A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + A - k_3 = 0$

S-II-(4)-(iii)

表-5 (3) 自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d, e $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{elf}$ Recombination value:

Isozyme gene: F, f D-L; p, D-F; r

Lethal gene : L, l L-F; s r=p+s-2ps

(F) (S)

	FDL	FDI	FdL	fDL	Fdl	fDI	fDL	fdl
{1/2}	(1-p)(1-s)	ps	p(1-s)	s(1-p)	s(1-p)	p(1-s)	ps	(1-p)(1-s)
FDL	①FFDdLL	①FFDdLI	②FFDdLL	④FfDdLL	②FFDdLI	④FfDdLI	⑤FfDdLL	⑤FfDdLI
(1-p)(1-s)	(1-p) ² (1-s) ²	p(1-p)s(1-s)	p(1-p)(1-s) ²	(1-p) ² s(1-s) ²	(1-p) ² s(1-s)	p(1-p)(1-s) ²	p(1-p)s(1-s)	(1-p) ² (1-s) ²
FDI	⑩FFDdLI	⑩FFDdLI	②FFDdLI	④FfDdLI	⑩FFDdLI	⑩FFDdLI	⑤FfDdLI	⑩FFDdLI
ps	p(1-p)s(1-s)	$\frac{p^2s^2}{p^2s^2}$	p ² s(1-s)	p(1-p)s ²	$\frac{p(1-p)s^2}{p^2s(1-s)}$	$\frac{p^2s(1-s)}{p^2s(1-s)}$	p ² s ²	$\frac{p(1-p)s(1-s)}{p(1-p)s(1-s)}$
FeL	②FFDeLL	②FFDeLI	③FFdeLL	⑤FfDeLL	③FFdeLI	⑤FfDeLI	⑥FfdeLL	⑥FfdeLI
p(1-s)	p(1-p)(1-s) ²	p ² s(1-s)	p ² (1-s) ²	p(1-p)s(1-s)	p(1-p)s(1-s)	p ² (1-s) ²	p ² s(1-s)	p(1-p)(1-s) ²
fDL	④FfDdLL	④FfDdLI	⑤FfDdLL	⑦ffDdLL	⑤FfDdLI	⑦ffDdLI	⑧ffDdLL	⑧ffDdLI
s(1-p)	(1-p) ² s(1-s)	p(1-p)s ²	p(1-p)s(1-s)	(1-p) ² s ²	(1-p) ² s ²	p(1-p)s(1-s)	p(1-p)s ²	(1-p) ² s(1-s)
Fel	②FFDeLI	⑩FFDeLI	③FFdeLI	⑤FfDeLI	⑩FFdeLI	⑩FFdeLI	⑥FfdeLI	⑩FFdeLI
s(1-p)	(1-p) ² s(1-s)	$\frac{p(1-p)s^2}{p(1-p)s^2}$	p(1-p)s(1-s)	(1-p) ² s ²	$\frac{p(1-p)s^2}{p(1-p)s^2}$	$\frac{p(1-p)s(1-s)}{p(1-p)s(1-s)}$	p(1-p)s ²	$\frac{p(1-p)s(1-s)}{p(1-p)s(1-s)}$
fDI	④FfDdLI	⑩FfDdLI	⑤FfDdLI	⑦ffDdLI	⑩FfDdLI	⑩FfDdLI	⑧ffDdLI	⑩FfDdLI
p(1-s)	p(1-p)(1-s) ²	$\frac{p^2s(1-s)}{p^2s(1-s)}$	p ² (1-s) ²	p(1-p)s(1-s)	$\frac{p^2(1-s)^2}{p^2(1-s)^2}$	$\frac{p(1-p)s(1-s)}{p^2(1-s)^2}$	p ² s(1-s)	$\frac{p(1-p)(1-s)^2}{p(1-p)(1-s)^2}$
fel	⑤FfDeLL	⑤FfDeLI	⑥FfdeLL	⑧ffdeLL	⑥FfdeLI	⑧ffdeLI	⑨ffdeLL	⑨ffdeLI
ps	p(1-p)s(1-s)	p ² s ²	p ² s(1-s)	p(1-p)s ²	p(1-p)s ²	p ² s(1-s)	p ² s ²	p(1-p)s(1-s)
fel	⑤FfDeLI	⑩FfDeLI	⑥FfdeLI	⑧ffdeLI	⑩FfdeLI	⑩FfdeLI	⑨ffdeLI	⑩FfdeLI
(1-p)(1-s)	(1-p) ² (1-s) ²	$\frac{p(1-p)s(1-s)}{p(1-p)s(1-s)}$	p(1-p)(1-s) ²	(1-p) ² s(1-s)	$\frac{p(1-p)s(1-s)}{p(1-p)s(1-s)}$	$\frac{p(1-p)(1-s)^2}{p(1-p)(1-s)^2}$	p(1-p)s(1-s)	$\frac{(1-p)^2(1-s)^2}{(1-p)^2(1-s)^2}$

S-II-(4)-(iii)

表-5 (3)-2 自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{elf}$

Recombination value:

$$\begin{aligned} D-F: r & \quad r=p+s-2ps \\ D-L: p & \quad P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2 \\ L-F: s & \quad R=P+S-2PS \end{aligned}$$

[D-F-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
① FFDDLL	$(1-p)^2(1-s)^2$	P^2S^2
2FFDDLl	$2p(1-p)(1-s)^2$	$2P(1-P)S^2$
		$S^2\{P^2+2P(1-P)\}$
		$=S^2\{P^2+2P-2P^2\}$
		$=S^2(2P-P^2)$
② FFDdLL	$p(1-p)(1-s)^2$	$P(1-P)S^2$
FFDdLl	$p^2s(1-s)$	$(1-P)^2S(1-S)$
FFDdLl	$(1-p)^2s(1-s)$	$P^2S(1-S)$
② FFDeLL	$p(1-p)(1-s)^2$	$P(1-P)S^2$
FFDeLl	$p^2s(1-s)$	$(1-P)^2S(1-S)$
FFDeLl	$(1-p)^2s(1-s)$	$P^2S(1-S)$
③ FFdeLL	$p^2(1-s)^2$	$(1-P)^2S^2$
2FFdeLl	$2p(1-p)s(1-s)$	$2P(1-P)S(1-S)$
④ 2FfDDLL	$2(1-p)^2s(1-s)$	$2P^2S(1-S)$
2FfDDLl	$2p(1-p)s^2$	$2P(1-P)(1-S)^2$
2FfDDLl	$2p(1-p)(1-s)^2$	$2P(1-P)S^2$
⑤ FfDdLL	$p(1-p)s(1-s)$	$P(1-P)S(1-S)$
FfDdLl	$(1-p)^2(1-s)^2$	P^2S^2
FfDdLl	p^2s^2	$(1-P)^2(1-S)^2$
FfDdLL	$p(1-p)s(1-s)$	$P(1-P)S(1-S)$
FfDdLl	$(1-p)^2s^2$	$P^2(1-S)^2$
FfDdLl	$p^2(1-s)^2$	$(1-P)^2S^2$
⑤ FfDeLL	$p(1-p)s(1-s)$	$P(1-P)S(1-S)$
FfDeLL	$p^2(1-s)^2$	$(1-P)^2S^2$
FfDeLl	$(1-p)^2s^2$	$P^2(1-S)^2$
FfDeLL	$p(1-p)s(1-s)$	$P(1-P)S(1-S)$
FfDeLl	p^2s^2	$(1-P)^2(1-S)^2$
FfDeLl	$(1-p)^2(1-s)^2$	P^2S^2
⑥ 2FfdeLL	$2p^2s(1-s)$	$2(1-P)^2S(1-S)$
2FfdeLl	$2p(1-p)(1-s)^2$	$2P(1-P)S^2$
2FfdeLl	$2p(1-p)s^2$	$2P(1-P)(1-S)^2$
⑦ ffDDLL	$(1-p)^2s^2$	$P^2(1-S)^2$
2ffDDLl	$2p(1-p)s(1-s)$	$2P(1-P)S(1-S)$
⑧ ffDdLL	$p(1-p)s^2$	$P(1-P)(1-S)^2$
ffDdLl	$(1-p)^2s(1-s)$	$P^2S(1-S)$
ffDdLl	$p^2s(1-s)$	$(1-P)^2S(1-S)$
⑧ ffDeLL	$p(1-p)s^2$	$P(1-P)(1-S)^2$
ffDeLl	$(1-p)^2s(1-s)$	$P^2S(1-S)$
ffDeLl	$p^2s(1-s)$	$(1-P)^2S(1-S)$
⑨ ffdeLL	p^2s^2	$(1-P)^2(1-S)^2$
2ffdeLl	$2p(1-p)s(1-s)$	$2P(1-P)S(1-S)$

S-II-(4)-(iii)

表-5 (3)-3 自殖型, S-II型 (1:1:1:1) × (1:2:1) における期待頻度と組換価の計算方法

Recombination values: Selfing type
 D-F: r $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{elf}$ $\{P^2 + 2P(1-P) + (1-P)^2\} = \{1\}$
 D-L: p $\{S^2 + 2S(1-S) + (1-S)^2\} = \{1\}$
 L-F: s

[D-F-L-]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	ff	Sum and observed number
DD	① P^2S^2 $2P(1-P)S(1-S)$	④ $2P^2S(1-S)$ $2P(1-P)(1-S)^2$ $2P(1-P)S^2$	⑦ $P^2(1-S)^2$ $2P(1-P)S(1-S)$	$(1/3)(2P-P^2)$ a_1 $P^2\{S^2+2S(1-S)+(1-S)^2\}$ $+2P(1-P)\{S^2+2S(1-S)+(1-S)^2\}$ $=2P-P^2$
Dd	② $P(1-P)S^2$ $(1-P)^2S(1-S)$ $P^2S(1-S)$	⑤ $2P(1-P)S(1-S)$ P^2S^2 $(1-P)^2(1-S)^2$ $P^2(1-S)^2$ $(1-P)^2S^2$	⑧ $P(1-P)(1-S)^2$ $P^2S(1-S)$ $(1-P)^2S(1-S)$	$(1/3)(1-P+P^2)$ a_2 $P^2\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+P(1-P)\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+ (1-P)^2\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $= (1-P+P^2)$
De	② $P(1-P)S^2$ $(1-P)^2S(1-S)$ $P^2S(1-S)$	⑤ $2P(1-P)S(1-S)$ P^2S^2 $(1-P)^2(1-S)^2$ $P^2(1-S)^2$ $(1-P)^2S^2$	⑧ $P(1-P)(1-S)^2$ $(1-P)^2S(1-S)$ $P^2S(1-S)$	$(1/3)(1-P+P^2)$ a_3 $(1-P+P^2)\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+P(1-P)\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+ (1-P)^2\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $= (1-P+P^2)$
de	③ $(1-P)^2S^2$ $2P(1-P)S(1-S)$	⑥ $2(1-P)^2S(1-S)$ $2P(1-P)S^2$ $2P(1-P)(1-S)^2$	⑨ $(1-P)^2(1-S)^2$ $2P(1-P)S(1-S)$	$(1/3)(1-P^2)$ a_4 $(1-P)^2\{(1-S)^2+2S(1-S)+S^2\}$ $2P(1-P)\{(1-S)^2+2S(1-S)+S^2\}$ $= (1-P^2)$
Sum of expected frequency				
	$(1/3)(2S-S^2)$	$(2/3)(1-S+S^2)$	$(1/3)(1-S^2)$	
Observed number				
	b_1	b_2	b_3	n (3.0)
$f(S) = B_0 + B_1S + B_2S^2 + B_3S^3 + B_4S^4 + B_5S^5 = 0$		$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 = 0$		
$B_0 = 2b_1$		$A_0 = 2a_1$		
$B_1 = -4b_1 - 2b_2$		$A_1 = -4a_1 - 2a_2 - 2a_3$		
$B_2 = 2b_1 + 5b_2 - 4b_3$		$A_2 = 2a_1 + 5a_2 + 5a_3 - 4a_4$		
$B_3 = 2b_1 + 6b_3$		$A_3 = 2a_1 + 6a_4$		
$B_4 = -4b_1 - 5b_2 - 6b_3$		$A_4 = -4a_1 - 5a_2 - 5a_3 - 6a_4$		
$B_5 = 2b_1 + 2b_2 + 2b_3 = 2n$		$A_5 = 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 + 2a_4 = 2n$		
Rep. $0 < S < 0.5$ $s = S$		Rep. $0 < P < 0.5$ $p = P$		
Coup. $0.5 < S < 1.0$ $s = (1-S)$		Coup. $0.5 < P < 1.0$ $p = (1-P)$		
$V(S) = \frac{3S(2-S)(1-S^2)(1-S+S^2)}{2n(2-4S-3S^2+14S^3-7S^4)}$		$V(P) = \frac{3P(2-P)(1-P^2)(1-P+P^2)}{2n(2-4P-3P^2+14P^3-7P^4)}$		
$V(s) = V(S)$ S.E. of $s = \sqrt{V(s)}$		$V(p) = V(P)$ S.E. of $p = \sqrt{V(p)}$		
$S^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$ $+2S(1-S)\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$ $= S^2\{1\}+2S(1-S)\{1\}$ $= S^2+2S-2S^2$ $= (2S-S^2)$		$2S^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$ $+2S(1-S)\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$ $2(1-S)^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$ $= 2\{S^2+S(1-S)+(1-S)^2\}$ $= 2\{S^2+S-S^2+1-2S+S^2\}$ $= 2(1-S+S^2)$		$(1-S)^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$ $+2S(1-S)\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$ $= (1-2S+S^2+2S-2S^2)$ $= (1-S^2)$

S-II-(4)-(iii)

表-5 (3)-4 自殖型, S-II型 (1:1:1:1)×(1:2:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, F, f Selfing type
Embryonic $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{elf}$
lethal gene: L, l

Recombination value:

$$\begin{aligned} D-F: r &= p+s-2ps & P^2 &= (1-p)^2, R^2 = (1-r)^2, S^2 = (1-s)^2 & R &= P+S-2PS \\ D-L: p & & \{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\} &= \{1\} & & \\ F-L: s & & \{S^2+2S(1-S)+(1-S)^2\} &= \{1\} & & \end{aligned}$$

[D-F-ll]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency
⑩ FFDDll	p^2s^2 $(1-P)^2(1-S)^2$
⑪ FFDdll	$p(1-p)s^2$ $P(1-P)(1-S)^2$
⑪ FFDell	$p(1-p)s^2$ $P(1-P)(1-S)^2$
⑫ FFdell	$(1-p)^2s^2$ $P^2(1-S)^2$
⑬ 2FFDDll	$2p^2s(1-s)$ $2(1-P)^2S(1-S)$
⑭ 2FfDdll	$2p(1-p)s(1-s)$ $2P(1-P)S(1-S)$
⑭ 2FfDell	$2p(1-p)s(1-s)$ $2P(1-P)S(1-S)$
⑮ 2Ffdell	$2(1-p)^2s(1-s)$ $2P^2S(1-S)$
⑯ ffDDll	$p^2(1-s)^2$ $(1-P)^2S^2$
⑰ ffDdll	$p(1-p)(1-s)^2$ $P(1-P)S^2$
⑰ ffDell	$p(1-p)(1-s)^2$ $P(1-P)S^2$
⑱ ffdell	$(1-p)^2(1-s)^2$ P^2S^2

[D-F-ll]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	ff	Sum and observed number
DD	⑩ $(1-P)^2(1-S)^2$	⑬ $2(1-P)^2S(1-S)$	⑯ $(1-P)^2S^2$	$(1-P)^2$ $(1-P)^2\{S^2+2S(1-S)+(1-S)^2\}$ a_1 $= (1-P)^2$
Dd	⑪ $P(1-P)(1-S)^2$	⑭ $2P(1-P)S(1-S)$	⑰ $P(1-P)S^2$	$P(1-P)$ $P(1-P)\{(1-S)^2+2S(1-S)+S^2\}$ a_2 $= P(1-P)$
De	⑪ $P(1-P)(1-S)^2$	⑭ $2P(1-P)S(1-S)$	⑰ $P(1-P)S^2$	$P(1-P)$ $P(1-P)\{(1-S)^2+2S(1-S)+S^2\}$ a_3 $= P(1-P)$
de	⑫ $P^2(1-S)^2$	⑮ $2P^2S(1-S)$	⑱ P^2S^2	P^2 $P^2\{(1-S)^2+2S(1-S)+S^2\}$ a_4 $= P^2$

Sum of expected frequency

$$(1-S)^2 \quad 2S(1-S) \quad S^2$$

Observed number

$$b_1 \quad b_2 \quad b_3 \quad n(1.0)$$

$$S = \frac{b_2 + 2b_3}{2n}$$

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

$$P = \frac{a_2 + a_3 + 2a_4}{2n}$$

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

Rep. $0 < S < 0.5$ $s=S$ Fl/fL

Rep. $0 < P < 0.5$ $p=P$ Dl/dL

Coup. $0.5 < S < 1.0$ $s=1-S$ FL/fl

Coup. $0.5 < P < 1.0$ $p=1-P$ DL/dl

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

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

$$\begin{aligned} (1-S)^2\{(1-P)^2+2P(1-P)+P^2\} &= (1-S)^2 & 2S(1-S)\{(1-P)^2+2P(1-P)+P^2\} &= 2S(1-S) & S^2\{(1-P)^2+2P(1-P)+P^2\} &= S^2 \end{aligned}$$

3. 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法
 S-III-(4)-(i)

表-6 (1) 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Recombination value:
 Isozyme gene: D, d, e $\frac{DFL}{dfL} \times \frac{DFL}{ehl}$
 Isozyme gene: F, f, h D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l F-L; s p=r+s-2rs
 (F) (S)

	DFL	DFI	dFL	dFI	Dfl	dfl	dfI
{1/2}	(1-r)(1-s)	(1-r)s	rs	rs	r(1-s)	(1-r)s	(1-r)(1-s)
<hr/>							
DFL	①DDFFLL	①DDFFLI	②DdFFLL	④DDFFLL	④DDFFLI	⑤DdFFLI	⑤DdFFLI
(1-r)(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²	(1-r) ² s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²
DFI	①DDFFLI	④DDFFLI	②DdFFLI	④DDFFLI	④DDFFLI	⑤DdFFLI	④DDFFLI
(1-r)s	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² s ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s(1-s)	(1-r) ² s ²	(1-r) ² s(1-s)
eFL	②DeFFLL	②DeFFLI	③deFFLL	⑤DeFFLL	⑤DeFFLI	⑥deFFLL	⑥deFFLI
r(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r ² (1-s) ²	r ² s(1-s)	r ² (1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²
DhL	④DDFhLL	④DDFhLI	⑤DdFhLL	⑦DDFhLL	⑦DDFhLI	⑧DdFhLL	⑧DdFhLI
rs	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r ² s(1-s)	r ² s ²	r ² s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s(1-s)
eFl	②DeFFLI	④DeFFLI	③deFFLI	⑤DeFFLI	④DeFFLI	⑥deFFLI	④DeFFLI
rs	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r ² s(1-s)	r ² s ²	r ² s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s(1-s)
Dhl	①DDFhLI	④DDFhLI	⑤DdFhLI	⑦DDFhLI	⑦DDFhLI	⑧DdFhLI	⑧DdFhLI
r(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r ² (1-s) ²	r ² s(1-s)	r ² (1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²
ehL	⑤DeFhLL	⑤DeFhLI	⑥deFhLL	⑧DeFhLL	⑧DeFhLI	⑨defhLL	⑨defhLI
(1-r)s	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² s ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)s ²	r(1-r)s(1-s)	(1-r) ² s ²	(1-r) ² s(1-s)
ehl	⑤DeFhLI	④DeFhLI	⑥deFhLI	⑧DeFhLI	⑦DeFhLI	⑨defhLI	⑧DeFhLI
(1-r)(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²	(1-r) ² s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	r(1-r)s(1-s)	r(1-r)(1-s) ²	(1-r) ² s(1-s)	(1-r) ² (1-s) ²

S-III-(4)-(i)

表-6 (1)-2 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f, h Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFL}{ehl}$

Recombination value:

$$\begin{aligned} D-F: r & \quad p=r+s-2rs \\ D-L: p & \quad P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2 \\ F-L: s & \quad P=R+S-2RS \end{aligned}$$

[D-F-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
① DDFfLL	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2
2DDFFLl	$2(1-r)^2s(1-s)$	$2R^2S(1-S)$
		$=R^2\{S^2+2S(1-S)\}$
		$=R^2\{S^2+2S-2S^2\}$
		$=R^2(2S-S^2)$
② DdFFLL	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
2DdFFLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$=R(1-R)\{S^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{S^2+2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(2S-S^2)$
② DeFFLL	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
2DeFFLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$=R(1-R)\{S^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{S^2+2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(2S-S^2)$
③ defFLL	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
2defFLl	$2r^2s(1-s)$	$2(1-R)^2S(1-S)$
		$= (1-R)^2\{S^2+2S(1-S)\}$
		$= (1-R)^2\{S^2+2S-2S^2\}$
		$= (1-R)^2(2S-S^2)$
④ DDFfLL	$r(1-r)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
DDFfLl	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
DDFfLl	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
		$=R(1-R)\{S^2+S(1-S)+(1-S)^2\}$
		$=R(1-R)\{S^2+S-S^2+1-2S+S^2\}$
		$=R(1-R)\{1-S+S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S+S^2)$
⑤ DdFfLL	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
DdFfLl	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2
DdFfLl	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
		$=R^2\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$=R^2\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$=R^2(1-S+S^2)$
⑤ DeFfLL	$r^2s(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
DeFfLl	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
DeFfLl	r^2s^2	$(1-R)^2(1-S)^2$
		$= (1-R)^2\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$= (1-R)^2\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$= (1-R)^2(1-S+S^2)$
⑥ defFLL	$r(1-r)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
defFLl	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
defFLl	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
		$=R(1-R)\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$=R(1-R)\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S+S^2)$
④ DDFhLL	$r(1-r)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
DDFhLl	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
DDFhLl	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
		$=R(1-R)\{S^2+S(1-S)+(1-S)^2\}$
		$=R(1-R)\{S^2+S-S^2+1-2S+S^2\}$
		$=R(1-R)\{1-S+S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S+S^2)$
⑤ DdFhLL	$r^2s(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
DdFhLl	p^2r^2	$(1-R)^2(1-R)^2$
DdFhLl	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
		$= (1-R)^2\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$= (1-R)^2(1-S+S^2)$
		$= (1-R)^2(1-S+S^2)$
⑤ DeFhLL	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
DeFhLl	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
DeFhLl	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2
		$=R^2\{S(1-S)+(1-S)^2+S^2\}$
		$=R^2(1-S+S^2)$
⑥ deFhLL	$r(1-r)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
deFhLl	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
deFhLl	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
		$=R(1-R)\{S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$
		$=R(1-R)\{S-S^2+S^2+1-2S+S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S+S^2)$
⑦ DDffLL	r^2s^2	$(1-R)^2(1-S)^2$
2DDffLl	$2r^2(1-s)$	$2(1-R)^2S(1-S)$
		$= (1-R)^2\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$= (1-R)^2\{1-2S+S^2+2S-2S^2\}$
		$= (1-R)^2(1-S^2)$
⑧ DdffLL	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
2DdffLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$=R(1-R)\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{1-2S+S^2-2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S^2)$
⑧ DefhLL	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
2DefhLl	$2r(1-r)s(1-s)$	$2R(1-R)S(1-S)$
		$=R(1-R)\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$=R(1-R)\{1-2S+S^2+2S-2S^2\}$
		$=R(1-R)(1-S^2)$
⑨ defhLL	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
2defhLl	$2(1-r)^2s(1-s)$	$2R^2S(1-S)$
		$=R^2\{(1-S)^2+2S(1-S)\}$
		$=R^2\{1-2S+S^2+2S-2S^2\}$
		$=R^2(1-S^2)$

S-III-(4)-(i)

表-6 (1)-3 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換価の計算方法

Recombination values: Selfing type
 D-F: r $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFL}{ehl}$ $\{R^2+2R(1-R)+(1-R)^2\} = \{1\}$
 D-L: p
 F-L: s

[D-F-L-]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	Fh	fh	Observed number and ratio
①	④	④	⑦		
DD	$R^2(2S-S^2)$	$R(1-R)(1-S+S^2)$	$R(1-R)(1-S+S^2)$	$(1-R)^2(1-S^2)$	$a_1 \quad k_1=a_1/n$
②	⑤	⑤	⑧		
Dd	$R(1-R)(2S-S^2)$	$R^2(1-S+S^2)$	$(1-R)^2(1-S+S^2)$	$R(1-R)(1-S^2)$	$a_2 \quad k_2=a_2/n$
②	⑤	⑤	⑧		
De	$R(1-R)(2S-S^2)$	$(1-R)^2(1-S+S^2)$	$R^2(1-S+S^2)$	$R(1-R)(1-S^2)$	$a_3 \quad k_3=a_3/n$
③	⑥	⑥	⑨		
de	$(1-R)^2(2S-S^2)$	$R(1-R)(1-S+S^2)$	$R(1-R)(1-S+S^2)$	$R^2(1-S^2)$	$a_4 \quad k_4=a_4/n$
Sum of expected frequency					
	$(1/3)(2S-S^2)$	$(1/3)(1-S+S^2)$	$(1/3)(1-S+S^2)$	$(1/3)(1-S^2)$	
Observed number					
	b_1	b_2	b_3	b_4	$n \quad (3.0)$

Solutions of quadratic equations

$A = (1/3)(2S-S^2)$

$B = (1/3)(1-S+S^2) \quad A+2B+C=1.0$

$C = (1/3)(1-S^2)$

$(A-2B+C)R^2+(2B-2C)R+C-k_1=0$

$(-A+2B-C)R^2+(A-2B+C)R+B-k_2=0$

$(A-2B+C)R^2+(-2A+2B)R+A-k_4=0$

$(-A+2B-C)R^2+(A-2B+C)R+B-k_3=0$

$f(S) = B_0 + B_1S + B_2S^2 + B_3S^3 + B_4S^4 + B_5S^5 = 0$

$B_0 = 2b_1$

$B_1 = -4b_1 - 2b_2 - 2b_3$

$B_2 = 2b_1 + 5b_2 + 5b_3 - 4b_4$

$B_3 = 2b_1 + 6b_4$

$B_4 = -4b_1 - 5b_2 - 5b_3 - 6b_4$

$B_5 = 2b_1 + 2b_2 + 2b_3 + 2b_4 = 2n$

Rep. $0 < R < 0.5 \quad r=R$

Df/dF

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

Rep. $0 < S < 0.5 \quad s=S$

Fl/fl

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

DF/df

Coup. $0.5 < S < 1.0 \quad s=(1-S)$

FL/fl

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

$AR^2+2BR(1-R)+C(1-R)^2=k_1$

$AR(1-R)+BR^2+B(1-2R+R^2)+CR(1-R)=k_2$

$A(1-R)^2+2BR(1-R)+CR^2=k_4$

$+AR^2 \quad +2BR$

$-AR^2 \quad +AR$

$+AR^2 \quad -2AR \quad +A$

$-2BR^2$

$+2BR^2 \quad -2BR \quad +B$

$-2BR^2 \quad +2BR$

$+ \quad +CR^2 \quad -2CR \quad +C$

$+ \quad +CR^2 \quad +CR$

$+ \quad +CR^2$

$(A-2B+C)R^2+(2B-2C)R+C-k_1=0$

$(-A+2B-C)R^2+(A-2B+C)R+B-k_2=0$

$(A-B+C)R^2+(-2A+B)R+A-k_4=0$

S-III-(4)-(i)

表-6 (1)-4 自殖型, S-III型 (1:1:1:1)×(1:1:1:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f, h Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{DFL}{dfl} \times \frac{DFL}{ehl}$

Recombination value:

D-F: r $p=r+s-2rs$

D-L: p $P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2$

F-L: s

$P=R+S-2RS$

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

[D-F-ll]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency	
⑩ DDFFl	$(1-r)^2s^2$	$R^2(1-S)^2$
⑪ DdFFl	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
⑪ DeFFl	$r(1-r)s^2$	$R(1-R)(1-S)^2$
⑫ deFFl	r^2s^2	$(1-R)^2(1-S)^2$
⑬ DDFfl	$r(1-r)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
⑭ DdFfl	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
⑭ DeFfl	$r^2s(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
⑮ deFfl	$r(1-p)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
⑬ DDFhll	$r(1-r)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
⑭ DdFhll	$r^2s(1-s)$	$(1-R)^2S(1-S)$
⑭ DeFhll	$(1-r)^2s(1-s)$	$R^2S(1-S)$
⑮ deFhll	$r(1-p)s(1-s)$	$R(1-R)S(1-S)$
⑯ DDfhll	$r^2(1-s)^2$	$(1-R)^2S^2$
⑰ Ddfhll	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
⑰ Defhll	$r(1-r)(1-s)^2$	$R(1-R)S^2$
⑱ defhll	$(1-r)^2(1-s)^2$	R^2S^2

[D-F-ll]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	Fh	ff	Sum and observed number
DD	$R^2(1-S)^2$	$R(1-R)S(1-S)$	$R(1-R)S(1-S)$	$(1-R)^2S^2$	P^2 a_1 $R(1-S)\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $+ (1-R)S\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $= (P)\{P\}=P^2$
Dd	$R(1-R)(1-S)^2$	$R^2S(1-S)$	$(1-R)^2S(1-S)$	$R(1-R)S^2$	$P(1-P)$ a_2 $(1-R)(1-S)\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $+ RS\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $= \{(1-R)(1-S)+RS\}\{P\}=P(1-P)$
De	$R(1-R)(1-S)^2$	$(1-R)^2(1-S)$	$R^2S(1-S)$	$R(1-R)S^2$	$P(1-P)$ a_3 $(1-R)(1-S)\{R(1-R)+(1-R)S\}$ $+ RS\{R(1-S)+(1-R)S\}$ $= \{(1-R)(1-S)+RS\}\{P\}=P(1-P)$
de	$(1-R)^2(1-S)^2$	$R(1-R)S(1-S)$	$R(1-R)S(1-S)$	R^2S^2	$(1-P)^2$ a_4 $(1-R)(1-S)\{(1-R)(1-S)+RS\}$ $+ RS\{(1-R)(1-S)+RS\}$ $= \{(1-R)(1-S)+RS\}\{1-P\}=(1-P)^2$
Sum of expected frequency	$(1-S)^2$	$S(1-S)$	$S(1-S)$	S^2	
Observed number	b_1	b_2	b_3	b_4	$n(1.0)$

$S = (b_2 + b_3 + 2b_4) / 2n$

Rep. $0 < S < 0.5$

Coup. $0.5 < S < 1.0$

$V(S) = S(1-S) / 2n$

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

$P = (2a_1 + a_2 + a_3) / 2n$

Rep. $0 < P < 0.5$ $p = P$

Coup. $0.5 < P < 1.0$ $p = (1-P)$ DL/dl

$V(P) = P(1-P) / 2n$

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

S-III-(4)-(ii)

表-6 (2) 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Recombination value:
 Isozyme gene: D, d, e $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{hel}$
 Isozyme gene: F, f, h D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l F-L; s s=p+r-2pr
 (F) (S)

	FDL	FDI	FdL	fdL	fDI	fdl	fdl
{1/2}	(1-p)(1-r)	p(1-r)	pr	r(1-p)	r(1-p)	p(1-r)	(1-p)(1-r)
{1/2}							
FDL	①FFDdLL	①FFDdLI	②FFDdLL	④FfDdLL	④FfDdLI	⑤FfDdLL	⑤FfDdLI
(1-p)(1-r)	(1-p) ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)(1-r) ²
FDI	①FFDdLI	⑩FFDdLI	②FFDdLI	④FfDdLI	⑩FFDdLI	⑤FfDdLI	⑩FFDdLI
p(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	$\frac{p^2(1-r)^2}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	$\frac{p^2r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² (1-r) ²	$\frac{p(1-p)(1-r)^2}{p(1-p)(1-r)^2}$
FeL	②FFDeLL	②FFDeLI	③FFDeLL	⑤FfDeLL	③FFDeLI	⑥FfDeLL	⑥FfDeLI
pr	p(1-p)r(1-r)	p ² r(1-r)	p ² r ²	p(1-p)r ²	p(1-p)r ²	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)
hDL	④FhDdLL	④FhDdLI	⑤FhDdLL	⑦fhDdLL	⑦fhDdLI	⑧fhDdLL	⑧fhDdLI
r(1-p)	(1-p) ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p(1-p)r ²	(1-p) ² r ²	p(1-p)r ²	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)
Fel	②FFDeLI	⑩FFDeLI	③FFDeLI	⑤FfDeLI	⑩FFDeLI	⑥FfDeLI	⑩FFDeLI
r(1-p)	(1-p) ² r(1-r)	$\frac{p(1-p)r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p(1-p)r ²	(1-p) ² r ²	$\frac{p(1-p)r^2}{p(1-p)r(1-r)}$	p(1-p)r(1-r)	$\frac{(1-p)^2r(1-r)}{(1-p)^2r(1-r)}$
hDI	④FhDdLI	⑩FhDdLI	⑤FhDdLI	⑦fhDdLI	⑩FhDdLI	⑧fhDdLI	⑩FhDdLI
pr	p(1-p)r(1-r)	$\frac{p^2r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² r ²	p(1-p)r ²	$\frac{p^2r^2}{p(1-p)r(1-r)}$	p ² r(1-r)	$\frac{p(1-p)r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$
heL	⑤FhDeLL	⑤FhDeLI	⑥FhDeLL	⑧fhDeLL	⑤FhDeLI	⑨fhDeLL	⑨fhDeLI
p(1-r)	p(1-p)(1-r) ²	p ² (1-r) ²	p ² r(1-r)	p(1-p)r(1-r)	p ² r(1-r)	p ² (1-r) ²	p(1-p)(1-r) ²
hel	⑤FhDeLI	⑩FhDeLI	⑥FhDeLI	⑧fhDeLI	⑩FhDeLI	⑨fhDeLI	⑩FhDeLI
(1-p)(1-r)	(1-p) ² (1-r) ²	$\frac{p(1-p)(1-r)^2}{p(1-p)(1-r)^2}$	p(1-p)r(1-r)	(1-p) ² r(1-r)	$\frac{p(1-p)r(1-r)}{p(1-p)r(1-r)}$	p(1-p)(1-r) ²	$\frac{(1-p)^2(1-r)^2}{(1-p)^2(1-r)^2}$

S-III-(4)-(ii)

表-6 (2)-2 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{hel}$

Recombination value:

$$\begin{aligned} D-F: r & \quad s=p+r-2pr \\ D-L: p & \quad P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2 \\ F-L: s & \quad S=P+R-2PR \end{aligned}$$

[F-D-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of expected frequency
① FFDDL (1-p) ² (1-r) ²	P ² R ²	R ² {P ² +2P(1-P)}
2FFDDL 2p(1-p)(1-r) ²	2P(1-P)R ²	=R ² {P ² +2P-2P ² } =R ² (2P-P ²)
② FFDdL p(1-p)r(1-r)	P(1-P)R(1-R)	R(1-R){P(1-P)+(1-P) ² +P ² }
FFDdL p ² r(1-r)	(1-P) ² R(1-R)	=R(1-R){P-P ² +1-2P+P ² +P ² }
FFDdL (1-p) ² r(1-r)	P ² R(1-R)	=R(1-R)(1-P+P ²)
② FFDeL p(1-p)r(1-r)	P(1-P)R(1-R)	R(1-R){P(1-P)+(1-P) ² +P ² }
FFDeL p ² r(1-r)	(1-P) ² R(1-R)	=R(1-R){P-P ² +1-2P+P ² +P ² }
FFDeL (1-p) ² r(1-r)	P ² R(1-R)	=R(1-R)(1-P+P ²)
③ FFdeL p ² r ²	(1-P) ² (1-R) ²	(1-R) ² {(1-P) ² +2P(1-P)}
2FFdeL 2p(1-p)r ²	2P(1-P)(1-R) ²	= (1-R) ² {1-2P+P ² +2P-2P ² } = (1-R) ² (1-P ²)
④ FfDDL (1-p) ² r(1-r)	P ² R(1-R)	R(1-R){P ² +2P(1-P)}
2FfDDL 2p(1-p)r(1-r)	2P(1-P)R(1-R)	=R(1-R){P ² +2P-2P ² } =R(1-R)(2P-P ²)
⑤ FfDdL p(1-p)(1-r) ²	P(1-P)R ²	R ² {P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
FfDdL (1-p) ² (1-r) ²	P ² R ²	=R ² {P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
FfDdL p ² (1-r) ²	(1-P) ² R ²	=R ² (1-P+P ²)
⑤ FfDeL p(1-p)r ²	P(1-P)(1-R) ²	(1-R) ² {P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
FfDeL (1-p) ² r ²	P ² (1-R) ²	= (1-R) ² {P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
FfDeL p ² r ²	(1-P) ² (1-R) ²	= (1-R) ² (1-P+P ²)
⑥ FfdeL p ² r(1-r)	(1-P) ² R(1-R)	R(1-R){(1-P) ² +2P(1-P)}
2FfdeL 2p(1-p)r(1-r)	2P(1-P)R(1-R)	=R(1-R){1-2P+P ² +2P-2P ² } =R(1-R)(1-P ²)
④ FhDDL (1-p) ² r(1-r)	P ² R(1-R)	R(1-R){P ² +2P(1-P)}
2FhDDL 2p(1-p)r(1-r)	2P(1-P)R(1-R)	=R(1-R){2P-P ² } =R(1-R)(2P-P ²)
⑤ FhDdL p(1-p)r ²	P(1-P)(1-R) ²	(1-R) ² {P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
FhDdL (1-p) ² r ²	P ² (1-R) ²	= (1-R) ² {P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
FhDdL p ² r ²	(1-P) ² (1-R) ²	= (1-R) ² (1-P+P ²)
⑤ FhDeL p(1-p)(1-r) ²	P(1-P)R ²	R ² {P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
FhDeL p ² (1-r) ²	(1-P) ² R ²	=R ² (1-P+P ²)
FhDeL (1-p) ² (1-r) ²	P ² R ²	=R ² (1-P+P ²)
⑥ FhdeL p ² r(1-r)	(1-P) ² R(1-R)	R(1-R){(1-P) ² +2P(1-P)}
2FhdeL 2p(1-p)r(1-r)	2P(1-P)R(1-R)	=R(1-R){1-2P+P ² +2P-2P ² } =R(1-R)(1-P ²)
⑦ fhDDL (1-p) ² r ²	P ² (1-R) ²	(1-R) ² {P ² +2P(1-P)}
2fhDDL 2p(1-p)r ²	2P(1-P)(1-R) ²	= (1-R) ² {P ² +2P-2P ² } = (1-R) ² (2P-P ²)
⑧ fhDdL p(1-p)r(1-r)	P(1-P)R(1-R)	R(1-R){P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
fhDdL (1-p) ² r(1-r)	P ² R(1-R)	=R(1-R){P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
fhDdL p ² r(1-r)	(1-P) ² R(1-R)	=R(1-R)(1-P+P ²)
⑧ fhDeL p(1-p)r(1-r)	P(1-P)R(1-R)	R(1-R){P(1-P)+P ² +(1-P) ² }
fhDeL (1-p) ² r(1-r)	P ² R(1-R)	=R(1-R){P-P ² +P ² +1-2P+P ² }
fhDeL p ² r(1-r)	(1-P) ² R(1-R)	=R(1-R)(1-P+P ²)
⑨ fhdeL p ² (1-r) ²	(1-P) ² R ²	R ² {(1-P)+2P(1-P)}
2fhdeL 2p(1-p)(1-r) ²	2P(1-P)R ²	=R ² {1-2P+P ² +2P-2P ² } =R ² (1-P ²)

S-III-(4)-(ii)

表-6 (2)-3 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換価の計算方法

Recombination value: Selfing type
 D-F: r $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{hel}$ $\{R^2 + 2R(1-R) + (1-R)^2\} = \{1\}$
 D-L: p
 F-L: s

[F-D-L-]; Expected frequency of genotypes and observed number

FF	Ff	Fh	ff	Sum and observed number	
① DD $(2P-P^2)R^2$	④ $(2P-P^2)R(1-R)$	④ $(2P-P^2)R(1-R)$	⑦ $(2P-P^2)(1-R)^2$	$(1/3)(2P-P^2)$	$(2P-P^2)\{R^2+2R(1-R)+(1-R)^2\}$ $= (2P-P^2)$
----- a ₁					
② Dd $(1-P+P^2)R(1-R)$	⑤ $(1-P+P^2)R^2$	④ $(1-P+P^2)(1-R)^2$	⑧ $(1-P+P^2)R(1-R)$	$(1/3)(1-P+P^2)$	$(1-P+P^2)\{2R(1-R)+R^2+(1-R)^2\}$ $= (1-P+P^2)$
----- a ₂					
② De $(1-P+P^2)R(1-R)$	⑤ $(1-P+P^2)(1-R)^2$	④ $(1-P+P^2)R^2$	⑧ $(1-P+P^2)R(1-R)$	$(1/3)(1-P+P^2)$	$(1-P+P^2)\{2R(1-R)+R^2+(1-R)^2\}$ $= (1-P+P^2)$
----- a ₃					
③ de $(1-P^2)(1-R)^2$	⑥ $(1-P^2)R(1-R)$	⑥ $(1-P^2)R(1-R)$	⑨ $(1-P^2)R^2$	$(1/3)(1-P^2)$	$(1-P^2)\{(1-R)^2+2R(1-R)+R^2\}$ $= (1-P^2)$
----- a ₄					
Sum of expected frequency					
Observed number					
b ₁		b ₂		b ₃	
b ₁		b ₂		b ₄	
b ₁		b ₂		n	
(3.0)					
Ratio					
k ₁ =b ₁ /n		k ₂ =b ₂ /n		k ₃ =b ₃ /n	
k ₁ =b ₁ /n		k ₂ =b ₂ /n		k ₄ =a ₄ /n	

Solutions of quadratic equations

$$A = (1/3)(2P - P^2)$$

$$B = (1/3)(1 - P + P^2) \quad A + 2B + C = 1.0$$

$$C = (1/3)(1 - P^2)$$

$$(A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + C - k_1 = 0$$

$$(-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + B - k_2 = 0$$

$$(A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + A - k_4 = 0$$

$$(-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + B - k_3 = 0$$

$$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 = 0$$

$$A_0 = 2a_1$$

$$A_1 = -4a_1 - 2a_2 - 2a_3$$

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

$$A_3 = 2a_1 + 6a_4$$

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

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

Rep. 0 < R < 0.5 r = R Df/dF

Coup. 0.5 < R < 1.0 r = (1-R) DF/df

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

Rep. 0 < P < 0.5 p = P DI/dL

Coup. 0.5 < P < 1.0 p = (1-P) DL/dl

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

$$AR^2 + 2BR(1-R) + C(1-R)^2 = k_1$$

$$AR(1-R) + BR^2 + B(1-2R+R^2) + CR(1-R) = k_2$$

$$A(1-R)^2 + 2BR(1-R) + CR^2 = k_4$$

$$+ AR^2 + 2BR$$

$$- AR^2 + AR$$

$$+ AR^2 - 2AR + A$$

$$- 2BR^2$$

$$+ 2BR^2 - 2BR + B$$

$$- 2BR^2 + 2BR$$

$$+) + CR^2 - 2CR + C$$

$$+) + CR^2 + CR$$

$$+) + CR^2$$

$$(A - 2B + C)R^2 + (2B - 2C)R + C - k_1 = 0$$

$$(-A + 2B - C)R^2 + (A - 2B + C)R + B - k_2 = 0$$

$$(A - 2B + C)R^2 + (-2A + 2B)R + A - k_4 = 0$$

S-III-(4)-(ii)

表-6 (2)-4 自殖型, S-III型 (1:1:1:1)×(1:1:1:1)における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f, h Selfing type
 Embryonic lethal genes: L, l $\frac{FDL}{fdl} \times \frac{FDL}{hel}$
 Recombination values:
 D-F: r s=p+r-2pr
 D-L: p $P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2$ S=P+R-2PR
 F-L: s $\{R^2+2R(1-R)+(1-R)^2\}=\{1\}$

[F-D-ll]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency
⑩ FFDDll	$p^2(1-r)^2 (1-P)^2R^2$
⑪ FFDdIl	$p(1-p)r(1-r) P(1-P)R(1-R)$
⑪ FFDell	$p(1-p)r(1-r) P(1-P)R(1-R)$
⑫ FFDdIl	$(1-p)^2r^2 P^2(1-R)^2$
⑬ FfDDIl	$p^2r(1-r) (1-P)^2R(1-R)$
⑭ FfDdIl	$p(1-p)(1-r)^2 P(1-P)R^2$
⑭ FfDell	$p(1-p)r^2 P(1-P)(1-R)^2$
⑮ Ffdell	$(1-p)^2r(1-r) P^2R(1-R)$
⑬ FhDDIl	$p^2r(1-r) (1-P)^2R(1-R)$
⑭ FhDdIl	$p(1-p)r^2 P(1-P)(1-R)^2$
⑭ FhDell	$p(1-p)(1-r)^2 P(1-P)R^2$
⑮ Fhdell	$(1-p)^2r(1-r) P^2R(1-R)$
⑯ fhDDIl	$p^2r^2 (1-P)^2(1-R)^2$
⑰ fhDdIl	$p(1-p)r(1-r) P(1-P)R(1-R)$
⑰ fhDell	$p(1-p)r(1-r) P(1-P)R(1-R)$
⑱ fhdell	$(1-p)^2(1-r)^2 P^2R^2$

[F-D-ll]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	Fh	fh	Sum and observed number
DD	$(1-P)^2R^2$	$(1-P)^2R(1-R)$	$(1-P)^2R(1-R)$	$(1-P)^2(1-R)^2$	$(1-P)^2 a_1 = (1-P)^2\{R^2+2R(1-R)+(1-R)^2\}$
Dd	$P(1-P)R(1-R)$	$P(1-P)R^2$	$P(1-P)(1-R)^2$	$P(1-P)R(1-R)$	$P(1-P) a_2 = P(1-P)\{2R(1-R)+(1-2R+2R^2)\}$
De	$P(1-P)R(1-R)$	$P(1-P)(1-R)^2$	$P(1-P)R^2$	$P(1-P)R(1-R)$	$P(1-P) a_3 = P(1-P)\{2R(1-R)+(1-2R+2R^2)\}$
de	$P^2(1-R)^2$	$P^2R(1-R)$	$P^2R(1-R)$	P^2R^2	$P^2 a_4 = P^2\{(1-R)^2+2R(1-R)+R^2\}$

Observed number

Ratio	$k_1 = \frac{b_1}{n}$	$k_2 = \frac{b_2}{n}$	$k_3 = \frac{b_3}{n}$	$k_4 = \frac{b_4}{n}$	n	(1.0)
-------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	---	-------

Solutions of quadratic equations

$$\begin{aligned}
 A &= (1-P)^2 & (A-2B+C)R^2 + (2B-2C)R + C - k_1 &= 0 & P &= (a_2 + a_3 + 2a_4)/2n \\
 B &= P(1-P) & (-A+2B-C)R^2 + (A-2B+C)R + B - k_2 &= 0 & \text{Rep. } 0 < P < 0.5 & p=P \quad \text{DI/dL} \\
 C &= P^2 & (-A+2B-C)R^2 + (A-2B+C)R + B - k_3 &= 0 & \text{Coup. } 0.5 < P < 1.0 & p=(1-P) \quad \text{DL/dl} \\
 & & (A-2B+C)R^2 + (-2A+2B)R + A - k_4 &= 0 & & \\
 A+2B+C &= 1.0 & & & & V(P) = P(1-P)/2n \quad V(p) = V(P) \\
 & & \text{Rep. } 0 < R < 0.5 & & \text{S.E. of } p = \sqrt{V(p)} \\
 & & \text{Coup. } 0.5 < R < 1.0 & & &
 \end{aligned}$$

S-III-(4)-(iii)

表-6 (3) 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

1. Double coupling

Isozyme gene: D, d, e $\frac{DLF}{dif} \times \frac{DLF}{elh}$ Recombination value:
 Isozyme gene: F, f, h D-L; p, D-F; r
 Lethal gene : L, l L-F; s r=p+s-2ps

	FDL	FDI	FdL	fDL	Fdl	fdL	fdl
{1/2}	(1-p)(1-s)	ps	p(1-s)	s(1-p)	s(1-p)	p(1-s)	(1-p)(1-s)
{1/2}							
FDL	①FFDdLL	①FFDdLI	②FFDdLL	④FfDdLL	②FFDdLI	④FfDdLL	⑤FfDdLI
(1-p)(1-s)	$p(1-p)^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$	$(1-p)^2s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$	$p(1-p)^2(1-s)^2$
FDI	①FFDdLI	⑩FFDdII	②FFDdLI	④FfDdLI	⑩FFDdII	⑤FfDdLI	⑭FFDdII
ps	$p(1-p)s(1-s)$	p^2s^2	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p^2s(1-s)$	p^2s^2	$p(1-p)s(1-s)$
FeL	②FFDeLL	②FFDeLI	③FFdeLL	⑤FfDeLL	③FFdeLI	⑤FfdeLL	⑥FfdeLI
p(1-s)	$p(1-p)(1-s)^2$	$p^2s(1-s)$	$p^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$
hDL	④FhDdLL	④FhDdLI	⑤FhDdLL	⑦fhDdLL	⑤FhDdLI	⑦fhDdLL	⑧fhDdLI
s(1-p)	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s^2$	$(1-p)^2s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$
Fel	②FFDeLI	⑩FFDeII	③FFdeLI	⑤FfDeLI	⑩FFdeII	⑥FfdeLI	⑮FFdeII
s(1-p)	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s^2$	$(1-p)^2s^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$
hDI	④FhDdLI	⑬FhDdII	⑤FhDdLI	⑦fhDdLI	⑬FhDdII	⑧fhDdLI	⑰fhDdII
p(1-s)	$p(1-p)(1-s)^2$	$p^2s(1-s)$	$p^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$
heL	⑤FhDeLL	⑤FhDeLI	⑥FhdeLL	⑧fhDeLL	⑥FhdeLI	⑧fhdeLL	⑨fhdeLI
ps	$p(1-p)s(1-s)$	p^2s^2	$p^2s(1-s)$	$p(1-p)s^2$	$p(1-p)s^2$	p^2s^2	$p(1-p)s(1-s)$
hel	⑤FhDeLI	⑭FhDeII	⑥FhdeLI	⑧fhDeLI	⑭FhdeII	⑨fhdeLI	⑱fhdeII
(1-p)(1-s)	$(1-p)^2(1-s)^2$	$p(1-p)s(1-s)$	$p(1-p)(1-s)^2$	$(1-p)^2s(1-s)$	$(1-p)^2s(1-s)$	$p(1-p)s(1-s)$	$(1-p)^2(1-s)^2$

S-III-(4)-(iii)

表-6 (3)-2 自殖型, S-III型 (1:1:1:1)×(1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, e, F, f, h Selfing type

Embryonic lethal gene: L, l $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{elh}$

Recombination value:

$$\begin{aligned} D-F: r & \quad r=p+s-2ps \\ D-L: p & \quad P^2=(1-p)^2, R^2=(1-r)^2, S^2=(1-s)^2 \\ L-F: s & \quad R=P+S-2PS \end{aligned}$$

[D-F-L-]: Survived individuals

Genotype	Expected frequency	Sum of xpected frequency
① FFDDL (1-p) ² (1-s) ²	P ² S ²	S ² {P ² +2P(1-P)} =S ² {P ² +2P-2P ² }
2FFDDL 2p(1-p)(1-s) ²	2P(1-P)S ²	
② FFDdLL p(1-p)(1-s) ²	P(1-P)S ²	=S ² (2P-P ²)
FFDdLl p ² s(1-s)	(1-P) ² S(1-S)	
FFDdLl (1-p) ² s(1-s)	P ² S(1-S)	
② FFDeLL p(1-p)(1-s) ²	P(1-P)S ²	=S ² (2P-P ²)
FFDeLl p ² s(1-s)	(1-P) ² S(1-S)	
FFDeLl (1-p) ² s(1-s)	P ² S(1-S)	
③ FFdeLL p ² (1-s) ²	(1-P) ² S ²	=S ² (2P-P ²)
2FFdeLl 2p(1-p)s(1-s)	2P(1-P)S(1-S)	
④ FfDDL (1-p) ² s(1-s)	P ² S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FfDDLl p(1-p)s ²	P(1-P)(1-S) ²	
FfDDLl p(1-p)(1-s) ²	P(1-P)S ²	
⑤ FhDeLL p(1-p)s(1-s)	P(1-P)S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FhDeLl p ² s ²	(1-P) ² (1-S) ²	
FhDeLl (1-p) ² (1-s) ²	P ² S ²	
⑤ FfDeLL p(1-p)s(1-s)	P(1-P)S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FfDeLL p ² (1-s) ²	(1-P) ² S ²	
FfDeLl (1-p) ² s ²	P ² (1-S) ²	
⑥ FfdeLL p ² s(1-s)	(1-P) ² S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FfdeLl p(1-p)(1-s) ²	P(1-P)S ²	
FfdeLl p(1-p)s ²	P(1-P)(1-S) ²	
④ FhDDL (1-p) ² s(1-s)	P ² S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FhDDLl p(1-p)s ²	P(1-P)(1-S) ²	
FhDDLl p(1-p)(1-s) ²	P(1-P)S ²	
⑤ FhDdLL p(1-p)s(1-s)	P(1-P)S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FhDdLl (1-p) ² s ²	P ² (1-S) ²	
FhDdLl p ² (1-s) ²	(1-P) ² S ²	
⑤ FhDeLL p(1-p)s(1-s)	P(1-P)S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FhDeLl p ² s ²	(1-P) ² (1-S) ²	
FhDeLl (1-p) ² (1-s) ²	P ² S ²	
⑥ FhdeLL p ² s(1-s)	(1-P) ² S(1-S)	=S ² (2P-P ²)
FhdeLl p(1-p)(1-s) ²	P(1-P)S ²	
FhdeLl p(1-p)s ²	P(1-P)(1-S) ²	
⑦ fhDDL (1-p) ² s ²	P ² (1-S) ²	=S ² (2P-P ²)
2fhDDLl 2p(1-p)s(1-s)	2P(1-P)S(1-S)	
⑧ fhDdLL p(1-p)s ²	P(1-P)(1-S) ²	=S ² (2P-P ²)
fhDdLl (1-p) ² s(1-s)	P ² S(1-S)	
fhDdLl p ² s(1-s)	(1-P) ² S(1-S)	
⑧ fhDeLL p(1-p)s ²	P(1-P)(1-S) ²	=S ² (2P-P ²)
fhDeLl (1-p) ² s(1-s)	P ² S(1-S)	
fhDeLl p ² s(1-s)	(1-P) ² S(1-S)	
⑨ fhdeLL p ² s ²	(1-P) ² (1-R) ²	=S ² (2P-P ²)
2fhdeLl 2p(1-p)s(1-s)	2P(1-P)S(1-S)	

S-III-(4)-(iii)

表-6 (3)-3 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換価の計算方法

Recombination value:	Selfing type	
D-F: r	$\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{elh}$	$\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}=\{1\}$
D-L: p		$\{S^2+2S(1-S)+(1-S)^2\}=\{1\}$
F-L: s		

[D-F-L-]: Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	Fh	ff	Sum and observed number	
DD	① P^2S^2 $2P(1-P)S(1-S)$	④ $P^2S(1-S)$ $P(1-P)(1-S)^2$ $P(1-P)S^2$	④ $P^2S(1-S)$ $P(1-P)(1-S)$ $P(1-P)S^2$	⑦ $P^2(1-S)^2$ $P(1-P)S(1-S)$ $P(1-P)S(1-S)$	$(1/3)(2P-P^2)$ a_1	$P^2\{S^2+2S(1-S)+(1-S)^2\}$ $+2P(1-P)\{S^2+2S(1-S)+(1-S)^2\}$ $=2P-P^2$
Dd	② $P(1-P)S^2$ $(1-P)^2S(1-S)$ $P^2S(1-S)$	⑤ $P(1-P)S(1-S)$ P^2S^2 $(1-P)^2(1-S)^2$	⑤ $P(1-P)S(1-S)$ $P^2(1-S)^2$ $(1-S)^2S^2$	⑧ $P(1-P)(1-S)^2$ $P^2S(1-S)$ $(1-P)^2S(1-S)$	$(1/3)(1-P+P^2)$ a_2	$P^2\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+P(1-P)\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+ (1-P)^2\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $(1-P+P^2)$
De	② $P(1-P)S^2$ $(1-P)^2S(1-S)$ $P^2S(1-S)$	⑤ $P(1-P)S(1-S)$ $(1-P)^2S^2$ $P^2(1-S)^2$	⑤ $P(1-P)S(1-S)$ $(1-P)^2(1-S)^2$ P^2S^2	⑧ $P(1-P)(1-S)^2$ $(1-P)^2S(1-S)$ $P^2S(1-S)$	$(1/3)(1-P+P^2)$ a_3	$(1-P+P^2)\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+P(1-P)\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $+ (1-P)^2\{2S(1-S)+S^2+(1-S)^2\}$ $= (1-P+P^2)$
de	③ $(1-P)^2S^2$ $2P(1-P)S(1-S)$	⑥ $(1-P)^2S(1-S)$ $P(1-P)S^2$ $P(1-P)(1-S)^2$	⑥ $(1-P)^2S(1-S)$ $P(1-P)(1-S)^2$ $P(1-P)S^2$	⑨ $(1-P)^2(1-S)^2$ $2P(1-P)S(1-S)$	$(1/3)(1-P^2)$ a_4	$(1-P)^2\{(1-S)^2+2S(1-S)+S^2\}$ $+2P(1-P)\{(1-S)^2+2S(1-S)+S^2\}$ $= (1-P^2)$

Sum of expected frequency

$(1/3)(2S-S^2) \quad (1/3)(1-S+S^2) \quad (1/3)(1-S+S^2) \quad (1/3)(1-S^2)$

Observed number

b_1	b_2	b_3	b_4	n	(3.0)
$f(S) = B_0 + B_1S + B_2S^2 + B_3S^3 + B_4S^4 + B_5S^5 = 0$		$f(P) = A_0 + A_1P + A_2P^2 + A_3P^3 + A_4P^4 + A_5P^5 = 0$			
$B_0 = 2b_1$		$A_0 = 2a_1$			
$B_1 = -4b_1 - 2b_2 - 3b_3$		$A_1 = -4a_1 - 2a_2 - 2a_3$			
$B_2 = 2b_1 + 5b_2 + 5a_3 - 4b_4$		$A_2 = 2a_1 + 5a_2 + 5a_3 - 4a_4$			
$B_3 = 2b_1 + 6b_4$		$A_3 = 2a_1 + 6a_4$			
$B_4 = -4b_1 - 5b_2 - 5a_3 - 6b_4$		$A_4 = -4a_1 - 5a_2 - 5a_3 - 6a_4$			
$B_5 = 2b_1 + 2b_2 + 2b_3 + a_4 = 2n$		$A_5 = 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 + 2a_4 = 2n$			

Rep. $0 < S < 0.5$	$s = S$	F1/fL	Rep. $0 < P < 0.5$	$p = P$	Pl/pL
Coup. $0.5 < S < 1.0$	$s = (1-S)$	FL/fl	Coup. $0.5 < P < 1.0$	$p = (1-P)$	PL/pl

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

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

$S^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$	$S^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$	$(1-S)^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$
$+2S(1-S)\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$	$+S(1-S)\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$	$+2S(1-S)\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$
$=S^2\{1\}+2S(1-S)\{1\}$	$(1-S)^2\{P^2+2P(1-P)+(1-P)^2\}$	$= (1-2S+S^2+2S-2S^2)$
$=S^2+2S-2S^2$	$=\{S^2+S(1-S)+(1-S)^2\}$	$= (1-S^2)$
$= (2S-S^2)$	$=\{S^2+S-S^2+1-2S+S^2\}$	
	$= (1-S+S^2)$	

S-III-(4)-(iii)

表-6 (3)-4 自殖型, S-III型 (1:1:1:1) × (1:1:1:1) における期待頻度と組換え価の計算方法

Isozyme gene: D, d, F, f Selfing type
 Embryonic $\frac{DLF}{dlf} \times \frac{DLF}{elh}$
 lethal gene: L, l
 Recombination value:
 D-F: r r=p+s-2ps P²=(1-p)², R²=(1-r)², S²=(1-s)², R=P+S-2PS
 D-L: p {P²+2P(1-P)+(1-P)²}={1}
 F-L: s {S²+2S(1-S)+(1-S)²}={1}

[D-F-ll]: Lethal individuals

Genotype	Expected frequency
⑩ FFDDll	p ² s ² (1-P) ² (1-S) ²
⑪ FFDDll	p(1-p)s ² P(1-P)(1-S) ²
⑫ FFDeIl	p(1-p)s ² P(1-P)(1-S) ²
⑬ FFdeIl	(1-p) ² s ² P ² (1-S) ²
⑭ FFDDll	p ² s(1-s) (1-P) ² S(1-S)
⑮ FfDdll	p(1-p)s(1-s) P(1-P)S(1-S)
⑯ FfDeIl	p(1-p)s(1-s) P(1-P)S(1-S)
⑰ Ffdell	(1-p) ² s(1-s) P ² S(1-S)
⑱ FhDDll	p ² s(1-s) (1-P) ² S(1-S)
⑲ FhDdll	p(1-p)s(1-s) P(1-P)S(1-S)
⑳ FhDeIl	p(1-p)s(1-s) P(1-P)S(1-S)
㉑ Fhdell	(1-p) ² s(1-s) P ² S(1-S)
㉒ fhDDll	p ² (1-s) ² (1-P) ² S ²
㉓ fhDdll	p(1-p)(1-s) ² P(1-P)S ²
㉔ fhDeIl	p(1-p)(1-s) ² P(1-P)S ²
㉕ fhdeIl	(1-p) ² (1-s) ² P ² S ²

[D-F-ll] Expected frequency of genotypes and observed number

	FF	Ff	Fh	ff	Sum and observed number
DD	⑩ (1-P) ² (1-S) ²	⑬ (1-P) ² S(1-S)	⑱ (1-P) ² S(1-S)	⑰ (1-P) ² S ²	(1-P) ² (1-P) ² {S ² +2S(1-S)+(1-S) ² } a ₁ = (1-P) ²
Dd	⑪ P(1-P)(1-S) ²	⑭ P(1-P)S(1-S)	⑲ P(1-P)S(1-S)	⑳ P(1-P)S ²	P(1-P) P(1-P){(1-S) ² +2S(1-S)+S ² } a ₂ = P(1-P)
De	⑫ P(1-P)(1-S) ²	⑯ P(1-P)S(1-S)	⑳ P(1-P)S(1-S)	㉑ P(1-P)S ²	P(1-P) P(1-P){(1-S) ² +2S(1-S)+S ² } a ₂ = P(1-P)
de	⑬ P ² (1-S) ²	⑰ P ² S(1-S)	⑲ P ² S(1-S)	㉕ P ² S ²	P ² P ² {(1-S) ² +2S(1-S)+S ² } a ₃ = P ²

Sum of expected frequency	(1-S) ²	S(1-S)	S(1-S)	S ²	
Observed number	b ₁	b ₂	b ₃	b ₄	n

$$S = \frac{b_2 + b_3 + 2b_4}{2n} \quad V(S) = \frac{S(1-S)}{2n} \quad P = \frac{a_2 + a_3 + 2a_4}{2n} \quad V(P) = \frac{P(1-P)}{2n}$$

Rep. 0 < S < 0.5 s=S Rep. 0 < P < 0.5 p=P
 Coup. 0.5 < S < 1.0 s=(1-S) Coup. 0.5 < P < 1.0 p=(1-P)

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

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