特定形質におけるストレス環境と標準環境との遺伝的関係の理論的考察

島本義也・津田周弥
(北海道大学農学部工芸作物学講座)

(昭和60年12月28日受理)

Theoretical Considerations of Genetic Relationships of Specific Character Under the Stress and Control Environments

Yoshiya SHIMAMOTO and Chikahiro TSUDA
(Laboratory of Industrial Crops, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan)

緒　論

作物品種の特性の検定や評価，あるいは，その特性の選抜は，その作物が生育する標準の環境，または，その特性が顕著に現れるように設定された環境で実施される。この後者の環境は，その作物にとってストレス環境であろう。たとえば，罹病性検定のために設定される病原菌が接種された環境である。このような処理を加えたストレス環境に対する感受性，すなわち，ストレス環境下での特性発現は，標準環境での特性発現に関与する遺伝子群とその他にストレス環境下で特異的に働く別個の遺伝子群が関与しているものと思われる[2]。

本研究の目的は，標準環境で働く遺伝子群とは別個にストレス環境で特異的に働く遺伝子群があるとき，ストレス環境における遺伝分散と標準環境における遺伝分散との比，および，両環境間の遺伝的相関関係，その遺伝分散比と遺伝相関係数の積の特徴を，関与する二つの遺伝子群の間の関係をもとに理論的に解析することである。そして，特性の選抜におけるストレス環境と標準環境との関係を考察することである。

モ　デ　ル

ROSIELLE and HAMBLIN[1]のモデルをもとに，本研究の目的に適合するモデルを設定した。

ある特性において，標準環境で働く遺伝子群の効果を s とすると，標準環境での遺伝子型値 S を，

$$\mathbf{S} = s \qquad (1)$$

ストレス環境で特異的に働く遺伝子群の効果を t とすると，ストレス環境での遺伝子型値 **T** を，

$$\mathbf{T} = s+t \qquad (2)$$

と表すことができる。ただし，t は，そのストレス環境が質的に変われば，別個の遺伝子群の効果を定義する必要がある。

t と s の分散を，おのおの $\mathbf{V}t$ と $\mathbf{V}s$, t と s の共分散を $\mathbf{P}ts$ とし，**T** と **S** の遺伝分散を，おのおの $\mathbf{V}_{\mathrm{T}}$ と $\mathbf{V}_{\mathrm{S}}$, **T** と **S** の遺伝共分散を $\mathbf{P}_{\mathrm{TS}}$ とする。$\mathbf{V}_{\mathrm{T}}, \mathbf{V}_{\mathrm{S}}, \mathbf{P}_{\mathrm{TS}}$ を $\mathbf{V}t, \mathbf{V}s, \mathbf{P}ts$ で表すと，(1) と (2) 式の分散より，

$$\mathbf{V}_{\mathrm{S}} = \mathbf{V}s \qquad (3)$$

$$\mathbf{V}_{\mathrm{T}} = \mathbf{V}s+\mathbf{V}t+2\,\mathbf{P}ts \qquad (4)$$

(1) 式と (2) 式の共分散より，

$$\mathbf{P}_{\mathrm{TS}} = \mathbf{V}s+\mathbf{P}ts \qquad (5)$$

と書くことができる。

t と s の分散比の平方根を **R**, t と s の相関係数を **r** とすると，

$$\mathbf{R} = \sqrt{\mathbf{V}t/\mathbf{V}s} \qquad (6)$$

$$\mathbf{r} = \mathbf{P}ts/\sqrt{\mathbf{V}t\mathbf{V}s} \qquad (7)$$

(6) 式は，$\mathbf{V}s=0$, すなわち，s に変異がないとき，定義されない。(7) 式は，$\mathbf{V}t$ と $\mathbf{V}s$ のいずれか，または両方がゼロのとき，定義されない。

ストレス環境で推定された遺伝分散 ($\mathbf{V}_{\mathrm{T}}$) の標準環境で推定された遺伝分散 ($\mathbf{V}_{\mathrm{S}}$) に対する比の平方根を **F** とすると，(3) と (4) 式より，

$$\mathbf{F}^2 = \mathbf{V}_{\mathrm{T}}/\mathbf{V}_{\mathrm{S}} = (\mathbf{V}t+\mathbf{V}s+2\mathbf{P}ts)/\mathbf{V}s$$
$$= \mathbf{V}t/\mathbf{V}s+1+2(\mathbf{P}ts/\sqrt{\mathbf{V}t\mathbf{V}s})(\sqrt{\mathbf{V}t/\mathbf{V}s})$$

上式を (6) と (7) 式の **R** と **r** で表すと,

$$\mathbf{F} = \sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}} \qquad (8)$$

ストレス環境と標準環境の間の遺伝相関係数を **C** とすると, (3), (4), (5) 式より,

$$\mathbf{C} = \mathbf{P}_{\mathrm{TS}}/\sqrt{\mathbf{V}_{\mathrm{T}}\mathbf{V}_{\mathrm{S}}}$$
$$= (\mathbf{V}s+\mathbf{P}ts)/\sqrt{(\mathbf{V}t+\mathbf{V}s+2\mathbf{P}ts)\mathbf{V}s}$$
$$= [1+(\mathbf{P}ts/\sqrt{\mathbf{V}t\mathbf{V}s})(\sqrt{\mathbf{V}t/\mathbf{V}s})]/$$
$$\sqrt{\mathbf{V}t/\mathbf{V}s+1+(2\mathbf{P}ts/\sqrt{\mathbf{V}t\mathbf{V}s})\sqrt{\mathbf{V}t/\mathbf{V}s}}$$

上式を (6) と (7) 式の **R** と **r** で表すと,

$$\mathbf{C} = (1+\mathbf{rR})/\sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}} \qquad (9)$$

(9) 式は, (8) 式がゼロ (**F**=0) のとき, 定義されない。その条件は,

$$\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR} = 0$$

すなわち

$$\mathbf{r} = -1/2\mathbf{R}-\mathbf{R}/2$$

のときである。$-1\leqq\mathbf{r}\leqq1$, $\mathbf{R}>0$ であるから, 上式は, $\mathbf{R}=-\mathbf{r}=1$ のときのみ $\mathbf{F}=0$ となる。すなわち, t と s が完全な連鎖か多面発現で, しかも, 互いに逆の効果をもつときである。このような遺伝子群の働きがあるときは, (9) 式を定義できない。

ストレス環境と標準環境の遺伝分散比 ($\mathbf{F}^2$) と遺伝相関 (**C**) の積は,

$$\mathbf{F}^2\mathbf{C} = (1+\mathbf{rR})\sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}}$$
$$= (1+\mathbf{rR})\mathbf{F}$$

よって,

$$\mathbf{FC} = 1+\mathbf{rR} \qquad (10)$$

結果および考察

1. 遺伝分散比

(8) 式に (6) と (7) 式に定義された **r** と **R** の適当な値を代入して得られた, ストレス環境での遺伝分散と標準環境での遺伝分散との比を Table 1 に示した。遺伝分散比は, **r** と **R** のとりうる範囲内で任意にとれば, 1 より大きいことが多く, そして **r** と **R** に比例して大きくなることが多い。遺伝分散比が 1 より小さくなる条件を求めると, (8) 式より,

$$\mathbf{F} = \sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}} \leqq 1$$
$$\mathbf{R}^2+2\mathbf{rR}\leqq 0$$
$$\therefore \quad \mathbf{R}\leqq -2\mathbf{r} \ (\mathbf{R}>0 \text{ であるから})$$

すなわち, t と s の働きが逆方向 (**r** が負) で, t の効果による分散の s の効果による分散に対する比 (**R**) が t と s の相関係数 (**r**) の絶対値の 2 倍より小さいとき, **F** は 1 より小さくなり, 2 倍のとき, **F** は 1 となる。このような条件 ($\mathbf{R}\leqq-2\mathbf{r}$) のとき, **F** は **R** に比例しない (Table 1)。(8) 式を **R** について微分すると,

$$\mathbf{F}' = (\mathbf{R}+\mathbf{r})/\sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}}$$

すなわち, $\mathbf{R}=-\mathbf{r}$ のとき $\mathbf{F}'=0$ になり, $\mathbf{F}=\sqrt{1-\mathbf{R}^2}$

Table 1. Genetic variance ratio between stress and control environments for various values of **r** (correlation coefficient between genes for control environment and those specific for stress environments) and **R** (square root of variance ratio genes specific for stress to those for control environments)

		R								
		1/4	$1/2\sqrt{2}$	1/2	$1/\sqrt{2}$	1	$\sqrt{2}$	2	$2\sqrt{2}$	4
	1.00	1.56	1.83	2.25	2.91	4.00	5.83	9.00	14.66	25.00
	0.75	1.44	1.66	2.00	2.56	3.50	5.12	8.00	13.24	23.00
	0.50	1.31	1.48	1.75	2.21	3.00	4.41	7.00	11.83	21.00
	0.25	1.19	1.30	1.50	1.85	2.50	3.71	6.00	10.41	19.00
r	0.00	1.06	1.13	1.25	1.50	2.00	3.00	5.00	9.00	17.00
	−0.25	0.94	0.95	1.00	1.15	1.50	2.29	4.00	7.59	15.00
	−0.50	0.81	0.77	0.75	0.79	1.00	1.59	3.00	6.17	13.00
	−0.75	0.69	0.59	0.50	0.44	0.50	0.88	2.00	4.76	11.00
	−1.00	0.56	0.42	0.25	0.09	0.00	0.17	1.00	3.34	9.00

($=\sqrt{1-\mathbf{r}^2}$) の最小値をもつ。

r が負の値をとるとき，**F** の値の **R** 値による変化を Fig. 1 に示した。Fig. 1 に示されるように，**r** が負で，**R** が 1 の周辺で変化するとき，**F** は大きく複雑に変化する。すなわち，$\mathbf{R}>-\mathbf{r}$ のとき，**F** は，**R** に正比例して大きくなる。一方，$\mathbf{R}<-\mathbf{r}$ のとき，**R** に反比例して **R** が小さいほど **F** は大きくなるが，1 を越えることはない。

選抜効率は，遺伝分散が大きい方が高いので，一般的にはストレス環境の方が選抜の場としては望ましい。しかし．標準環境で働く遺伝子群 (*s*) とストレス環境で特異的に働く遺伝子群 (*t*) の間に負の相関関係があり，かつ，ストレス環境で特異的に働く遺伝子群の分散が，標準環境で働く遺伝子群の分散より小さいとき，標準環境の方がストレス環境より遺伝分散が大きく，選抜の場として適している。そして，このような条件のもとでの標準環境でその特性を選抜すると，ストレス環境で特異的に働く遺伝子群 (*t*) に関しては逆の方向に選抜が働く。

F が一定のとき，**r** と **R** の関係を検討するため，(8) 式を次のように書換えた。

$$\mathbf{R} = -\mathbf{r}\pm\sqrt{\mathbf{r}^2+\mathbf{F}^2-1} \qquad (11)$$

$\mathbf{F}\geqq 1$ の範囲のときの **R** と **r** の関係を，Fig. 2 に示した。$\mathbf{F}=1$，すなわち，ストレス環境の分散と標準環境の分散が等しいとき，

$\mathbf{r}\leqq 0$ で，$\mathbf{R}=-2\mathbf{r}$，$\mathbf{r}\geqq 0$ で，$\mathbf{R}=0$

$\mathbf{F}>1$ のとき，$\sqrt{\mathbf{r}^2+\mathbf{F}^2-1}\geqq|\mathbf{r}|$ であり，かつ，$\mathbf{R}>0$ であるから，(11) 式は，

$$\mathbf{R} = -\mathbf{r}+\sqrt{\mathbf{r}^2+\mathbf{F}^2-1}$$

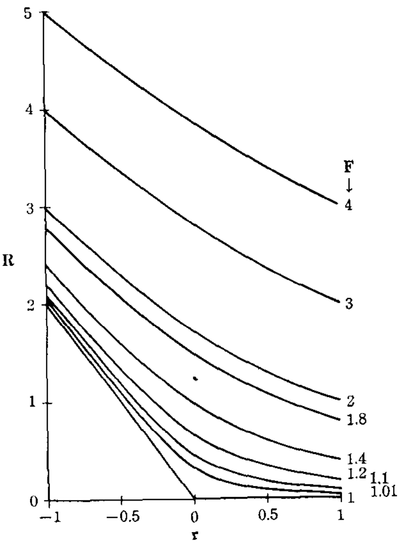

Fig. 2. Relationship between **r** and **R**, when genetic variance ratio stress to control environments is equal to or greater than 1.

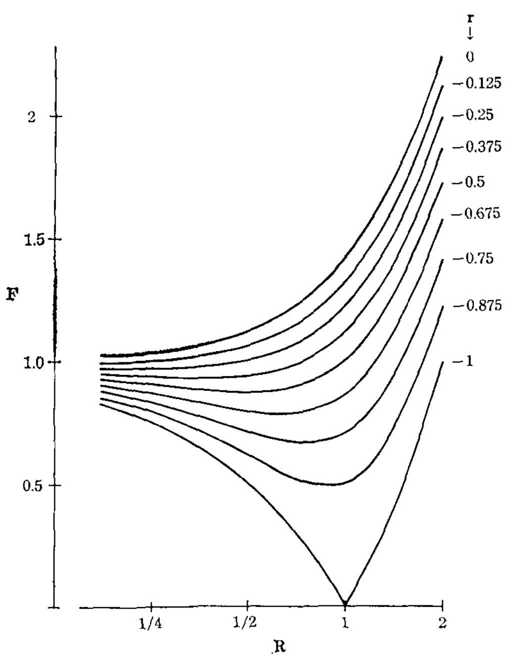

Fig. 1. Genetic variance ratio stress to control environments for various **R**, when **r** is negative. **r** and **R** are defined in Table 1.

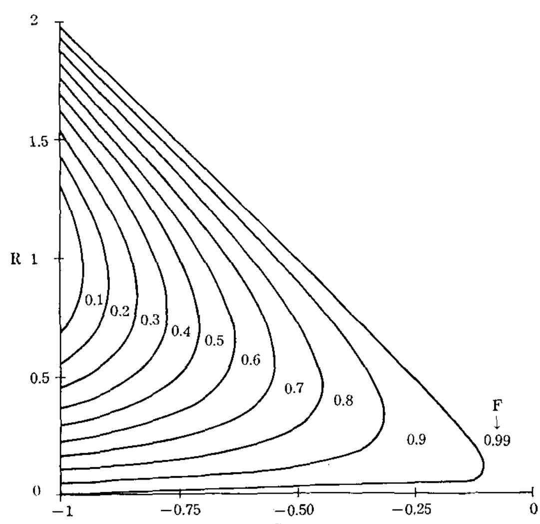

Fig. 3. Relationship between **r** and **R**, when genetic variance ratio stress to control environments is less than 1.

Table 2. Genetic correlation coefficient between the stress and control environments for various **r** and **R**

		R								
		1/4	$1/2\sqrt{2}$	1/2	$1/\sqrt{2}$	1	$\sqrt{2}$	2	$2\sqrt{2}$	4
	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	0.75	0.99	0.98	0.97	0.96	0.94	0.91	0.88	0.86	0.83
	0.50	0.98	0.97	0.94	0.91	0.87	0.81	0.76	0.70	0.65
	0.25	0.98	0.95	0.92	0.86	0.79	0.70	0.61	0.53	0.46
r	0.00	0.97	0.94	0.89	0.82	0.71	0.58	0.45	0.33	0.24
	−0.25	0.97	0.94	0.88	0.77	0.61	0.43	0.25	0.11	0.00
	−0.50	0.97	0.94	0.87	0.73	0.50	0.23	0.00	−0.17	−0.28
	−0.75	0.98	0.95	0.88	0.71	0.35	−0.06	−0.35	−0.51	−0.60
	−1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00	−1.00	−1.00	−1.00	−1.00

したがって，$\mathbf{F} \gg 1$ のとき，$\mathbf{R} \fallingdotseq -\mathbf{r}+\mathbf{F}$ となる。$\mathbf{F}$ が1に近づくと，$\mathbf{r} \leqq 0$ のとき，$\mathbf{R} \fallingdotseq -2\mathbf{r}$，$\mathbf{r} \geqq 0$ のとき，$\mathbf{R} \fallingdotseq 0$ となる。

$\mathbf{F}<1$ の範囲のときの $\mathbf{R}$ と $\mathbf{r}$ の関係を，Fig. 3 に示した。$\mathbf{F}<1$ のとき，$0 \leqq \sqrt{\mathbf{r}^2+\mathbf{F}^2-1} \leqq |\mathbf{r}|$ であるから，$\mathbf{r}<0$ でなければならない。さらに，$\mathbf{r}^2+\mathbf{F}^2-1 \geqq 0$ でなければならないので，$\mathbf{r} \leqq -\sqrt{1-\mathbf{F}^2}$ である。$-\sqrt{1-\mathbf{F}^2}=\mathbf{r}$ のとき $\mathbf{R}$ は $-\mathbf{r}$ の極値をもち，$-\sqrt{1-\mathbf{F}^2}>\mathbf{r}$ のとき，(11) 式に示されるように，$\mathbf{R}$ は2つの値をとる。$\mathbf{F}$ が1に近づくと，$\mathbf{R} \fallingdotseq -2\mathbf{r}$，または，$\mathbf{r}$ の値にかかわらず $\mathbf{R} \fallingdotseq 0$ である。このことは，ストレス環境の遺伝分散と標準環境の遺伝分散の比の平方根 (F) が1に近いとき，t と s の相関係数 (r) と t と s の分散比の平方根 (R) との関係は，非常に変異に富み，複雑であることを示している。

2. 遺伝相関

(9) 式に，$\mathbf{R}$ と $\mathbf{r}$ の適当な値を入れたときのストレス環境と標準環境との遺伝相関係数 (C) を Table 2 に示した。$\mathbf{C}$ の値は正になることが多く，$\mathbf{r}$ が負のときでも正になることがある。$\mathbf{R}$ と $\mathbf{r}$ の関係で，$\mathbf{C}$ が正または負，ゼロになる範囲を Fig. 4 に示した。(9) 式からわかるように，$\mathbf{Rr}=-1$ のとき $\mathbf{C}=0$ である。この場合，$\mathbf{R}>0$ だから，$\mathbf{r}<0$ でなければならない。ただし，$\mathbf{r}=-\mathbf{R}=-1$ のときは，前述の通り，(9) 式の分母 (F) もゼロとなるので $\mathbf{C}$ は定義されない。

(9) 式より，$\mathbf{Rr}>-1$ とき，$\mathbf{C}>0$ であるから，$\mathbf{r}<0$ であっても，$\mathbf{r}>-1/\mathbf{R}$ のとき $\mathbf{C}>0$ となる。$\mathbf{Rr}<-1$，すなわち，$\mathbf{r}<-1/\mathbf{R}$ のとき，$\mathbf{C}<0$ である。ただし，補遺 I に示されるように，$\mathbf{C} \geqq \mathbf{r}$ である。

Table 2 から，$\mathbf{R}<1$，$\mathbf{r}<0$ で，$\mathbf{C}$ は極値をもつことが

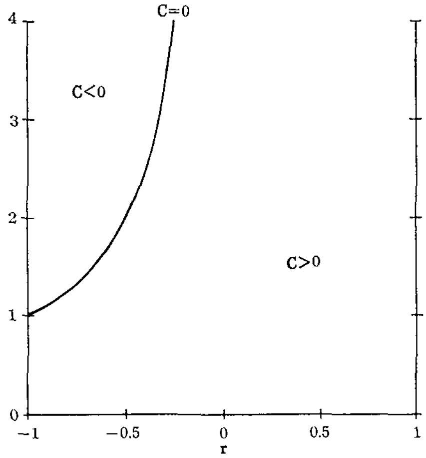

Fig. 4. Range of the genetic correlation coefficient which is positive, zero or negative for various **r** and **R**.

予想される。(9) 式を $\mathbf{r}$ について微分すると，

$$\mathbf{C}' = \mathbf{R}^2(\mathbf{R}+\mathbf{r})/[(\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR})\sqrt{\mathbf{R}^2 1+1+2\mathbf{rR}}\,]$$

$\mathbf{R}=-\mathbf{r}$ のとき，$\mathbf{C}'=0$ になり，$\mathbf{C}=\sqrt{1-\mathbf{R}^2}\,(=\sqrt{1-\mathbf{r}^2})$ の最小値をもつ。このことは，前述の遺伝分散比の平方根 (F) のときと同じである。すなわち，$\mathbf{R}=-\mathbf{r}$ のとき，$\mathbf{F}=\mathbf{C}=\sqrt{1-\mathbf{R}^2}=\sqrt{1-\mathbf{r}^2}$ である。

Fig. 5 に，$\mathbf{R}<1$ のときの $\mathbf{r}$ による $\mathbf{C}$ の変化が示されている。$\mathbf{V}t$ が $\mathbf{V}s$ に比して顕著に小さい $(0<\mathbf{R} \ll 1)$ とき，$\mathbf{r}$ の値にかかわらず $\mathbf{C} \fallingdotseq 1$ になり，その最小値も1に近い。$\mathbf{R} \fallingdotseq 1$ のとき，$\mathbf{C}$ は $\mathbf{r}$ によって変化し，最小値はゼロに近く，$\mathbf{r}>-\mathbf{R}$ で，$\mathbf{r}$ に正比例し，$\mathbf{r}<-\mathbf{R}$ で，$\mathbf{r}$ に反比例する。$\mathbf{R} \geqq 1$ のときの $\mathbf{r}$ による $\mathbf{C}$ の変化の様子を Fig. 6 に示した。この条件では，$\mathbf{C}$ は $\mathbf{r}$ に正比例する。

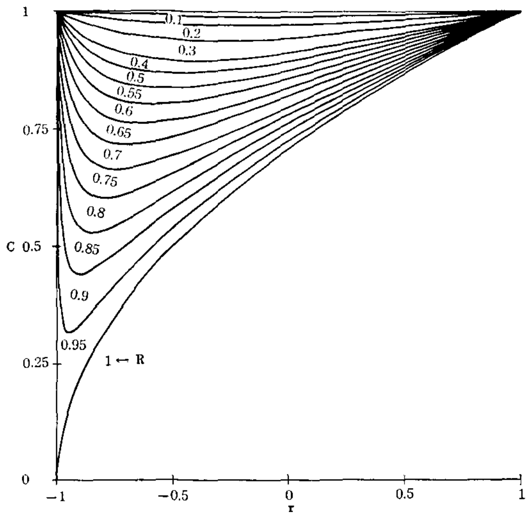

Fig. 5. Genetic correlation coefficient between stress and control environments for various **r**, when **R** is less than 1.

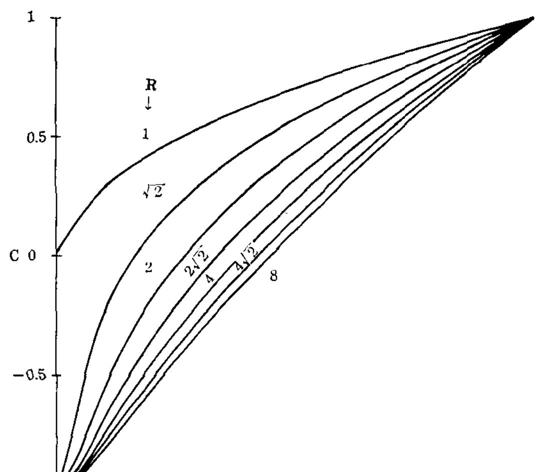

Fig. 6. Genetic correlation coefficient between stress and control environments for various **r**, when **R** is more than 1.

R が十分に大きいとき，**C** は **r** に近似する。すなわち，$\mathbf{V}t \gg \mathbf{V}s$ のとき，$\mathbf{C} \fallingdotseq \mathbf{r}$ である。

C が一定のとき，**r** と **R** の関係を検討するため，(9)式より，補遺 II に示されるように，次の式が誘導される。

$$\mathbf{R} = [\mathbf{r}(1-\mathbf{C}^2)+\mathbf{C}\sqrt{(1-\mathbf{C}^2)(1-\mathbf{r}^2)}]/(\mathbf{C}^2-\mathbf{r}^2)$$

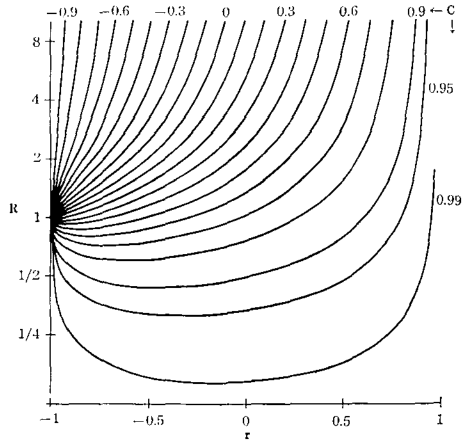

Fig. 7. Relationship between **r** and **R**, when genetic correlation coefficient between stress and control environments is a constant.

$\mathbf{C}=0$ のとき，上式より $\mathbf{R}=-1/\mathbf{r}$ である。$\mathbf{C}=1$ または，$\mathbf{C}=-1$ のとき，$\mathbf{R}(1-\mathbf{r}^2)=0$ である。$\mathbf{C}=1$ のとき，(9)式より，$\mathbf{rR}>-1$ であるから，**R** の値にかかわらず $\mathbf{r}=1$ であり，$\mathbf{R}<1$ であれば，$\mathbf{r}=-1$ である。$\mathbf{C}=-1$ のとき，$\mathbf{rR}<-1$ であるから，$\mathbf{R}>1$ のときのみ $\mathbf{r}=-1$ である。$-1<\mathbf{C}<1$ で，**C** が一定の値のときの **R** と **r** の関係を Fig. 7 に示した。Fig. 5 と Fig. 6 からもわかるように，$\mathbf{C}\leqq 0$ のとき，$\mathbf{r}<0$，かつ，$\mathbf{R}\geqq 1$ である。$\mathbf{C}>0$ のとき，**r** と **R** は広い範囲の値をとる。$\mathbf{R}<1$ であれば，**r** が負であっても，**C** は正で，その値も高い。

ストレス環境と標準環境の間の遺伝相関が正で比較的高く，ストレス環境に特異的に働く遺伝子群 (t) の変異が相対的に大きいとき，どちらの環境で特性を選抜しても，両方の遺伝子群の選抜効果が期待されるが，ストレス環境に特異的に働く遺伝子群 (t) の変異が相対的に小さいと，t と s で逆の選抜効果の結果となる。

3. 遺伝分散比と遺伝相関係数の関係

ストレス環境と標準環境との遺伝分散比 ($\mathbf{F}^2$) と遺伝相関係数 (**C**) の積は，(10) 式に示されるように，単純な式で表される。(10) 式に，**r** と **R** の適当な値を入れて得られた **FC** の値を Table 3 に示した。前述のように $\mathbf{R}=-\mathbf{r}=1$ のとき，**FC** は定義されない。**FC** は，$\mathbf{r}=0$ で，**R** に関係なく 1 であり，$\mathbf{r}>0$ で，**r** と **R** に関して増加関数であって，1 より大きい。$\mathbf{r}<0$ で，**FC** は，**r** に関しては増加関数であり，**R** に関して減少関数になり，1 より小さい。すなわち，$\mathbf{FC}<1$ のとき，t と s は正の相関と，

Table 3. Values of the product of the square root of genetic variance ratio stress to control environments and the genetic correlation coefficient between stress and control environments for various **r** and **R**

		R								
		1/4	$1/2\sqrt{2}$	1/2	$1/\sqrt{2}$	1	$\sqrt{2}$	2	$2\sqrt{2}$	4
	1.00	1.25	1.35	1.50	1.71	2.00	2.41	3.00	3.83	5.00
	0.75	1.18	1.27	1.38	1.53	1.75	2.06	2.50	3.12	4.00
	0.50	1.13	1.18	1.25	1.35	1.50	1.71	2.00	2.41	3.00
	0.25	1.06	1.09	1.13	1.18	1.25	1.35	1.50	1.71	2.00
r	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	−0.25	0.94	0.91	0.88	0.82	0.75	0.65	0.50	0.29	0.00
	−0.50	0.88	0.82	0.75	0.65	0.50	0.29	0.00	−0.41	−1.00
	−0.75	0.81	0.73	0.63	0.47	0.25	−0.06	−0.50	−1.12	−2.00
	−1.00	0.75	0.65	0.50	0.29	0.00	−0.41	−1.00	−1.83	−3.00

FC>1 のときは，負の相関と判定することができる。**FC**=1 のときは，t に変異がないか，あるいは，t と s が全く独立の遺伝子群のときである。

摘　要

ある特性を支配している遺伝子群について，標準環境で働く遺伝子群 (s) とは別個にストレス環境で特異的に働く遺伝子群 (t) があるとき，その特性のストレス環境における遺伝分散の標準環境における遺伝分散に対する比の平方根 (**F**)，その特性の両環境間の遺伝相関係数 (**C**)，および，遺伝分散比の平方根と遺伝相関係数の積 (**FC**) の特徴を理論的に検討した。

標準環境での遺伝子型値は s，ストレス環境での遺伝子型値は $s+t$ と定義した。t の分散の s の分散に対する比の平方根を **R**，t と s の相関係数を **r** とすると，**F, C**，および，**FC** は，**r** と **R** の関数式で表すことができた。

一般に，**F** は，**r** と **R** に正比例し，1 より大きいことが多いが，$\mathbf{r}<0$，かつ，$\mathbf{R}=-2\mathbf{r}$ のとき，**F** は 1 になり，$\mathbf{r}<0$，かつ，$\mathbf{R}<-2\mathbf{r}$ のとき，**F** は 1 より小さくなり，$\mathbf{R}=-\mathbf{r}$ のとき，**F** は最小値 $\sqrt{1-\mathbf{R}^2}$ $(=\sqrt{1-\mathbf{r}^2})$ をとる。また，$\mathbf{r}<0$ のとき，ある一つの **F** の値に対し，二つの **R** の値が存在した。

C は，$\mathbf{r}=0$ であっても正の値をとり，$\mathbf{r}<0$ ときでも，**R** の値によっては，正の値をとる。**C** がゼロになる条件は，$\mathbf{r}=-1/\mathbf{R}$ であり，**C** が正になる条件は，$\mathbf{r}>-1/\mathbf{R}$ であり，**C** が負になる条件は，$\mathbf{r}<-1/\mathbf{R}$ であった。$\mathbf{R}=-\mathbf{r}$ のとき，**C** は **F** と等しい最小値をもつ。

FC は，$\mathbf{r}>0$ のとき，**r** と **R** に正比例し，$\mathbf{r}<0$ のとき，1 以下で，**r** に正比例し，**R** に反比例した。$\mathbf{r}=0$ で，**R** に関係なく **FC** は 1 であった。

F, C および，**FC** は，**r** と **R** によって特徴的に大きく変化し，特異な値をとることを明らかにした。そのときの条件を，ストレス環境と標準環境における特性発現と特性選抜との関連で論議した。

引 用 文 献

1. ROSIELLE, A. A. and J. HAMBLIN.: Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Sci.* **21**: 943–946. 1981
2. SAKAKI, K. I. and I. GOTOH.: Inherent and environmental-respondent susceptibility to *Piricularia oryzae* in rice-plant. *Ann. Phytopath. Soc. Jap.* **28**: 124–130. 1963

補 遺 I

C と r の大小関係

$$\mathbf{C}-\mathbf{r} = [(1+\mathbf{rR})-\mathbf{r}\sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}}\,]/\sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}}$$

$1+\mathbf{rR}=\mathbf{X}$, $\mathbf{r}\sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}}=\mathbf{Y}$ とおくと，

$$\mathbf{C}-\mathbf{r} = (\mathbf{X}-\mathbf{Y})/\sqrt{\mathbf{R}^2+1+2\mathbf{rR}}$$

r=0 のとき

$\mathbf{X}-\mathbf{Y}=1$ であるから，$\mathbf{C}-\mathbf{r}>0$，故に ,$\mathbf{C}>\mathbf{r}$ である。

1>r>0 のとき

$$\mathbf{X}^2-\mathbf{Y}^2 = (1+2\mathbf{rR})(1-\mathbf{r}^2)>0$$

$$(\mathbf{X}-\mathbf{Y})(\mathbf{X}+\mathbf{Y})>0$$

$\mathbf{X}, \mathbf{Y}>0$ であるから，$\mathbf{X}-\mathbf{Y}>0$，故に，$\mathbf{C}>\mathbf{r}$ である。

$-1<\mathbf{r}<0$ のとき

$\mathbf{Y}<0$ になるので，$\mathbf{X}>0$ $(\mathbf{r}>-1/\mathbf{R}>-1)$ で，$\mathbf{X}-\mathbf{Y}>0$ となる。また，$\mathbf{X}<0$ $(-1/\mathbf{R}>\mathbf{r}>-1)$ のとき，

$$\mathbf{X}^2-\mathbf{Y}^2 = 1+2\mathbf{r}\mathbf{R} = \mathbf{X}+\mathbf{r}\mathbf{R}<0$$

$$(\mathbf{X}-\mathbf{Y})(\mathbf{X}+\mathbf{Y})<0$$

$\mathbf{X}+\mathbf{Y}<0$ であるから，$\mathbf{X}-\mathbf{Y}>0$ である。 故に $\mathbf{C}>\mathbf{r}$ である。

$\mathbf{r}=1$ のとき

$\mathbf{X}-\mathbf{Y}=0$，すなわち，$\mathbf{C}=\mathbf{r}=1$ となる。

$\mathbf{r}=-1$ のとき

(9) 式は，

$$\mathbf{C} = (1-\mathbf{R})/\sqrt{(\mathbf{R}-1)^2}$$

となり，$\mathbf{R}>1$ とき，$\mathbf{C}=-1$ となり，$\mathbf{R}<1$ とき，$\mathbf{C}=1$ なる。

したがって，$\mathbf{R}$ の値にかかわらず，$-1<\mathbf{r}<1$ の範囲で，$\mathbf{C}>\mathbf{r}$ である。

補　遺 II

一定の C 値のときの R と r の関係

(9) 式から，

$$\mathbf{R}^2(\mathbf{r}^2-\mathbf{C}^2)+2\mathbf{r}(1-\mathbf{C}^2)\,\mathbf{R}+1-\mathbf{C}^2 = 0$$

とおくことができる。

$\mathbf{r}^2-\mathbf{C}^2=0$，すなわち，$\mathbf{C}=\pm\mathbf{r}$ のとき，上式より，$\mathbf{R}=-1/(2\mathbf{r})$ となり，$\mathbf{r}<0$ でなければならない。さらに，補遺 I より，$\mathbf{C}>\mathbf{r}$ であるから，$\mathbf{C}=-\mathbf{r}$ のときである。

$\mathbf{r}^2-\mathbf{C}^2\neq 0$ のとき，

$$\mathbf{R} = [\mathbf{r}(1-\mathbf{C}^2)\pm\mathbf{C}\sqrt{(1-\mathbf{C}^2)(1-\mathbf{r}^2)}\,]/(\mathbf{C}^2-\mathbf{r}^2)$$

とおくことができる。$\mathbf{r}(1-\mathbf{C}^2)\leqq\mathbf{C}\sqrt{(1-\mathbf{C}^2)(1-\mathbf{r}^2)}$，$\mathbf{C}^2-\mathbf{r}^2>0$ なので，$\mathbf{R}>0$ となるには，

$$\mathbf{R} = [\mathbf{r}(1-\mathbf{C}^2)+\mathbf{C}\sqrt{(1-\mathbf{C}^2)(1-\mathbf{r}^2)}\,]/(\mathbf{C}^2-\mathbf{r}^2)$$

Summary

The questions of genetic variance ratio ($\mathbf{F}^2$) and genetic correlation (**C**) in a characteristic between two different environmental conditions, e. g. the stress and control environments, and their product (**FC**) are examined from a theoretical standpoint.

Define the genotypic value in control enviroment as s and the genotypic value in stress environment as $s+t$, where s is the group of genes responsible for the genotype in the control environment and t is the group of genes responsible specifically for the genotype in, or for the susceptibility to, the stress environment.

It is found that **F**, **C** and **FC** can be written by the functional equations of the variance ratio ($\mathbf{R}^2$) t to s and correlation coefficient (**r**) between t and s.

Generally, the genetic variance under stress environment is greater than that under the control and the ratio of the two variance increases in direct proportion to both the values of **R** and **r**. In the range of **r** being negative, provided that **R** is equal to or less than $-2\mathbf{r}$, genetic variance under stress environment is equal to or less than that under the control, and provided that **R** is equal to $-\mathbf{r}$, the genetic variance ratio stress to control environments is the minimum with square root of $(1-\mathbf{r}^2)$. In addition it is found that in the range of **r** being negative, a value of genetic variance ratio stress to control environment corresponds to two different values of **R**.

Genetic correlation coefficient between stress and control environments is, even if **r** is negative, positive, when **r** is more than $-1/\mathbf{R}$, and is negative, when **r** is less than $-1/\mathbf{R}$. Provided that **r** is $-1/\mathbf{R}$, the characteristics under stress and control environments must be independent of each other.

The product of **F** and **C** changes in direct proportion to both **r** and **R**, when **r** is positive, and does in direct proportion to **r** and in inverse proportion to **R** with the smaller value than an unit, when **r** is negative. Provided that the two gene groups are independent of each other, the **FC** must always be an unit.

This result provides that genetic variance ratio and genetic correlation coefficient between stress and control environments would specifically change with various **r** and **R** values and attain the extreme values. The significances of specific values in **F**, **C** and **FC** have been discussed from the standpoint of the efficiencies of selection for the characteristics under the stress and control environments.