



Title	シロザケ稚魚における表現型相関行列の分割とパスモデルによる遺伝構造の表現
Author(s)	菅野, 泰次
Citation	北海道大学水産学部研究彙報, 41(4), 191-199
Issue Date	1990-11
Doc URL	<a href="http://hdl.handle.net/2115/24063">http://hdl.handle.net/2115/24063</a>
Type	bulletin (article)
File Information	41(4)_P191-199.pdf



[Instructions for use](#)

シロザケ稚魚における表現型相関行列の分割と  
パスモデルによる遺伝構造の表現

菅野泰次\*

Expression of Genetic Structure by Causal Path Model  
in Chum Salmon Fry (*Oncorhynchus keta*)

Yasuji KANNO\*

Abstract

Phenotypic correlations between eleven morphological traits of chum salmon fry were divided into two phenotypic correlations owing to genetic and environmental causes, and both correlation matrices were examined under the theoretical basis of spectral analysis.

Judging from eigenvalues of two correlation matrices, four genetic and three environmental factors were separated from both correlation matrices by factor analysis, for which the percentage contribution of variances was 98.5% and 60.4% respectively.

The results of spectral analysis were expressed as path coefficients in causal path diagrams. In the figure (Fig. 2), the relation by which each genetic factor affects the traits in common depends upon pleiotropy or linkage effects. On the other hand, the square of path coefficients which concentrate a trait from individual genetic factors represents the heritability of each factor which, is surely, composed of discrete groups of chromosomes. The effects of those genetic factors to reference traits are more complex than environmental factors.

結 言

前報<sup>1)</sup>においてシロザケの表現型相関行列を2つの大きなカテゴリー、すなわち、遺伝成分による表現型相関行列と環境成分による表現型相関行列の、2つの成分に分割する方法について述べ、遺伝率ならびに遺伝相関などの遺伝パラメーターを推定した。このようにして作られた2つの相関行列の遺伝学的な意味を明らかにすることは、多形質を取扱った形質変異の研究の重要な課題で、これまでも数学的な種々の解析が試みられている<sup>2-4)</sup>。本報では、この行列が対称の正方行列である特性を利用して、スペクトル分解および回転を行ない、形質の相関構造をパスモデルにより図形的に表現することを試みた。

材料と方法

**材料** 材料には1986年11月17日に北海道南部地方の茂辺地川で採捕した親魚(雌6雄6)から採卵した6腹の仔魚を用いた。材料の詳細は前報<sup>1)</sup>に述べられている。形態的な測定は、体重

\* 北海道大学水産学部資源生物学講座  
(Laboratory of Biology of Fish Population, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

(BW), 体長 (BL), 肛門前体長 (PA), 頭長 (HL), 眼径 (ED), 背鱗前長 (PD), 腹鱗前長 (PV), 脊椎骨数 (VN), 背鱗軟条数 (DF), 腹鱗軟条数 (PF), 臀鱗軟条数 (AF) の 11 形質について行った。

これらの形質のうち、魚体の大きさに従属する形質である体部分長については、体長で除すことによって体長に対する比に換算し、体重については体長の 3 乗で除して肥満度の値に換算して計算に使用した。変換後の体長比としての形質は、それぞれ BW/BL, PA/BL, HL/BL, ED/BL, PD/BL, PV/BL のように表わした。

**表現型相関係数行列の分割** 我々が魚体の特性について複数形質の測定値をもっている場合、測定値は一般にどの形質 ( $i$ ) をとった場合でも、表現型値  $p_i$ , 遺伝子型値  $f_i$  および環境値  $\epsilon_i$  によって  $p_i = f_i + \epsilon_i$  と表わすことができる。

この式は  $n$  個体の複数形質のデータのときには行列記法で、 $P_{n \times k} = F_{n \times k} + E_{n \times k}$  と表わされるが、これに対応して表現型値の分散共分散行列  $C$  は  $C = C_G + C_E$  に分解されることが知られている。<sup>5)</sup> 菅野<sup>1)</sup> はこれが、各々の表現型値の標準偏差を成分とする対角行列  $K$ , 遺伝子型値の各々の標準偏差を対角成分とする対角行列  $K_G$ , および環境値の標準偏差を対角成分とする対角行列  $K_E$  を用いて、次式で表現されることを示した。

$$K^{-1}CK^{-1} = K^{-1}K_G R^*_{G} (K^{-1}K_G)^t + K^{-1}K_E R^*_{E} (K^{-1}K_E)^t \quad (1)$$

右辺第 1 項の  $R^*_{G}$  および第 2 項の  $R^*_{E}$  は遺伝相関行列および環境相関行列と呼ばれる。いま、(1) 式のそれぞれの項を前報<sup>1)</sup> に対応させて  $R_P = R_G + R_E$  のように表わすと、 $R_P$  は表現型値の相関行列、 $R_G$  は遺伝子型値による表現型相関行列そして  $R_E$  は環境値による表現型相関行列を示す。Lerner<sup>6)</sup>, Hazel<sup>7)</sup> および菅野<sup>1)</sup> によれば、この 2 つの表現型相関行列 ( $R_G, R_E$ ) の任意の成分である  $r_{Gij}$  および  $r_{Eij}$  は、同じ形質間の遺伝相関係数  $r^*_{Gij}$  および環境相関係数  $r^*_{Eij}$  と、それぞれ  $r_{Gij} = r^*_{Gij} \cdot h_i h_j$  および  $r_{Eij} = r^*_{Eij} \cdot w_i w_j$  の関係がある。この関係を 2 形質 ( $i, j$ ) の場合について図示すると Fig. 1(a) に示すパスモデルと等価で<sup>6)</sup>,  $h_i, h_j$  および  $w_i, w_j$  は Fig. 1(a) モデルのパス係数を表わし、 $i, j$  それぞれの形質の遺伝率 ( $h^2$ ) および環境寄与率 ( $1-h^2$ ) の平方根に相当することが示される。<sup>6)</sup>

**相関行列のスペクトル分解とパスモデルの構造** Fig. 1(a) のパスモデルに用いられる構造式は、任意の形質  $i$  において  $P_i = f_i + \epsilon_i$  で表わされることは既に述べた。 $f_i$  は形質  $i$  の発現に関与する

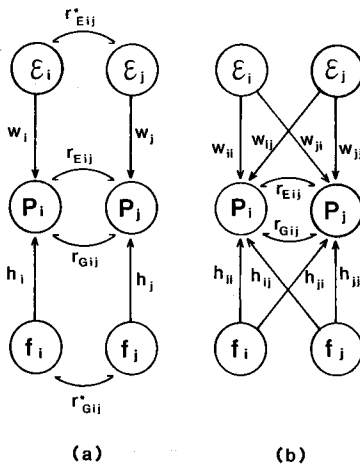


Fig. 1. Two causal path models showing genetic ( $f$ ) and environmental effects ( $\epsilon$ ). (a): causal model with genetic and environmental correlations. (b): causal model without genetic and environmental correlations by spectral decomposition, both showing relationships between phenotypic traits ( $p$ ), and genetic ( $f$ ) and environmental components ( $\epsilon$ ), the symbols  $h$  and  $w$  are path coefficients,  $r_{Gij}$  and  $r_{Eij}$  are phenotypic correlation coefficients owing to genetic and environmental components, and  $r^*_{Gij}$  and  $r^*_{Eij}$  are genetic and environmental correlation coefficients. Subscript  $i$  and  $j$  are assigned to each of the traits or components. Details in text.

遺伝成分全体の遺伝子型値を表わしているが、この遺伝成分全体 ( $f_i$ ) をいくつかの成分  $f^{(i)}_m$  ( $m=1, 2, \dots, k$ ) に分割することができれば、表現型値 ( $P_i$ ) は  $P_i = \sum f^{(i)}_m + \epsilon_i$  として複数の遺伝成分の和で表わすことができる。通常は  $i$  形質に関与する個々の遺伝成分  $f^{(i)}_m$  を分離して計量することが困難なので、一般にこの分解は行われない。しかしながら、 $R_G$  をスペクトル分解することにより、互いに相関をもたない複数の遺伝成分に分解することが数学的に可能である。

この例として、2 形質の場合のパスモデルの構造を Fig. 1(b) として示す。このモデルの構造式は次のようである。

$$\begin{aligned} P_i &= h_{ii} \cdot f_i + h_{ij} \cdot f_j + w_{ji} \epsilon_i + w_{ij} \epsilon_j \\ P_j &= h_{ji} \cdot f_i + h_{jj} \cdot f_j + w_{ji} \epsilon_i + w_{jj} \epsilon_j \end{aligned} \quad (2)$$

$P_i, f_i$  および  $\epsilon_i$  は任意の  $i$  形質の表現型値、これに対応する遺伝子型値および環境値を表わし、いずれも標準化されているものとする。通常の遺伝パラメータの推定では、Fig. 1(a) のモデルのように、形質に対応する 2 つの式が個別に計算されるので、 $h_{ij}$  および  $h_{ji}$  がゼロ、従って  $f_j, f_j$  間 (遺伝相関)、および  $\epsilon_i, \epsilon_j$  間 (環境相関) に相関が残るように構成される。一方、Fig. 1(b) のモデルは、 $f_i, f_j$  間 (遺伝相関) の相関をゼロとする条件を付して、 $h_{ij}$  および  $h_{ji}$  を定めたものということができる。

さて、(2) 式を行列記法で次のように表わそう。

$$P = FH' + EW' \quad (3)$$

$F_{n \times k}$  と  $E_{n \times k}$  が互いに独立の場合、 $P$  の相関行列  $R_P$  は 2 つの行列の和  $R_G + R_E$  に分割されることは前報<sup>1)</sup> に詳述した。この時、右辺第 1 項  $R_G$  は、標準化された遺伝子型値の行列  $F$  を用いて、次のように表わすことができる。

$$\begin{aligned} R_G &= 1/n(FH')'(FH') \\ &= 1/n(HF')(FH') \end{aligned} \quad (4)$$

$F$  の分散共分散行列  $1/nF'F$  は (1) 式の遺伝相関行列  $R^*$  を表わし、 $H$  は同式を  $H = K^{-1}K_G$  として定めた時の  $F$  の係数行列を表わす。この  $H$  は Fig. 1(a) のモデルのパス係数、すなわち遺伝率の平方根を与えるものになる。

次に (4) 式において、 $1/nF'^*F^* = I$  を満たす独立な遺伝子型値  $F^*$  を与えることを考えると、これは遺伝子型値が相互に相関をもたない複数の成分に分割されたモデル Fig. 1(b) に等しい。これに対応して (4) 式は次のように変形される。

$$R_G = 1/n(F^*H^{**})'(F^*H^{**}) = H^*H^{**} \quad (5)$$

これを正規直交行列  $U$  と対角行列  $A$  により  $H^*H^{**} = UAU'$  と変換し  $H^*$  を解けば、係数行列  $H^*$  は  $R_G$  を因子分析した時の因子負荷行列として求めることができる。

さらに、任意の正規直交行列  $T$  によって、新しい係数行列  $A$  を  $A = H^*T$ 、遺伝子型値行列  $G$  を  $G = F^*T$  と直交変換して、相関行列  $R_G$  を表わせば、次のようになる。

$$\begin{aligned} R_G &= 1/n(F^*H^{**})'(F^*H^{**}) \\ &= 1/n(GT'(TA')')(GT'(AT')') \\ &= 1/n(GT'TA')'(GT'TA') \\ &= 1/n(AT'TG')(GT'TA') \\ &= 1/n(AG')(GA') \end{aligned}$$

ここで、 $1/nG'G = 1/n(F^*T)'F^*T = I$  だから、従って、

$$R_G = 1/n(AG^t)(GA^t) = AA^t \quad (6)$$

かくて、新しい係数行列  $A$  も  $H^*$  と同じく、相関行列  $R_G$  を再現する係数行列であることがわかる。これは、因子分析における主因子解の因子軸を回転したものに相当し、 $H^*$  と  $A$  の2様の解は、Fig. 1(b) のパスモデルをいずれも満たし、共に  $h_{ij}$  を与える行列である。2つの解の相違は、遺伝成分  $f_m^{(i)}$ , ( $m=1, 2, \dots, k$ ) の内容構成の相違に対応したものになる。このような相関行列のスペクトル分解を主とする数学的操作は、相関行列  $R_G$  をノルムを変えずに因子分析することに等しく、遺伝率は共通性 (communality) に、 $H^*$  および  $A$  は因子パターンに対応する。これと同じ数学的操作は、遺伝子型値による表現型相関行列 ( $R_G$ ) と同様に環境値による表現型相関行列 ( $R_E$ ) にも適用することができる。

Table 1. Two phenotypic correlation matrices owing to genetic components (bottom triangle) and environmental causes (top triangle).

Trait	BW/ BL	BL	PA/ BL	HL/ BL	ED/ BL	PD/ BL	PV/ BL	VN	DF	PF	AF	
BW/BL	.844	.156	.023	.054	.027	-.152	-.095	-.112	.186	-.084	.136	.070
BL	-.054	.368	.632	.037	-.370	-.461	-.210	-.115	-.113	-.122	.071	-.164
PA/BL	.150	.112	.244	.756	-.055	.042	-.164	.324	-.075	-.137	.163	-.179
HL/BL	.323	-.018	.237	.374	.626	.339	.088	-.107	.018	.027	.151	-.045
ED/BL	.456	-.101	-.074	.040	.363	.637	-.053	-.001	.232	-.040	-.089	.078
PD/BL	.432	.054	.112	.188	.203	.251	.749	-.184	.008	-.032	-.067	-.005
PV/BL	.416	.241	.316	.298	.058	.277	.538	.462	-.010	-.120	.209	-.241
VN	-.356	.231	.102	.028	-.324	-.096	.046	.438	.562	.083	-.007	.048
DF	.224	.091	.090	-.076	.089	.110	.248	-.179	.547	.453	.191	.216
PF	-.188	-.027	-.319	-.297	-.129	-.134	-.372	-.111	-.226	.576	.424	-.018
AF	.060	.160	.172	.169	-.085	.085	.233	.176	-.017	-.188	.166	.834

Table 2. Eigenvalues and cumulative contribution of variance calculated for three phenotypic correlation matrices.

$R_p$		$R_G$		$R_E$	
Eigenvalue	Cumulative proportion	Eigenvalue	Cumulative proportion	Eigenvalue	Cumulative proportion
2.385	0.217	2.138	0.454	1.597	0.254
1.840	0.384	1.394	0.750	1.279	0.457
1.372	0.509	0.631	0.884	0.923	0.604
1.209	0.619	0.476	0.985	0.688	0.713
0.085	0.708	0.072	1.000	0.608	0.810
0.852	0.787	0.001	1.001	0.552	0.898
0.680	0.848	0.001	1.001	0.455	0.970
0.552	0.898	-0.000	1.001	0.269	1.013

## 結 果

$R_G$  および  $R_E$  の因子分析結果 前節に述べた因子分析の方法は、多数の形質間の相関 ( $R_G$  および  $R_E$ ) を、相互に相関をもたない少数の因子により近似的に再現する方法として説明することができる。相関行列を正確に再現するためには、始めの行列の次元数に等しい因子数を必要とするが、誤差的な因子を除くことによって、主要な少数の因子で近似的に構成し、この因子との関連で相関係数を解釈することが行われる。

計算においては、形質  $i$  に関する腹仔群の平均遺伝子型値 ( $f_i$ ) として各腹仔群の平均値からなる行列 ( $F_{n \times k}$ ) をとり、環境値 ( $\epsilon_i$ ) として表現型値  $p_i$  から平均遺伝子型値  $f_i$  を差し引いた行列 ( $E_{n \times k}$ ) をとって、各項について分散共分散行列を計算した。さらに、前報<sup>1)</sup> で述べた方法により

Table 3. Factor loadings computed by varimax criterion of factor analysis for phenotypic correlation matrix ( $R_G$ ) owing to genetic component.

Trait	$f_1$	$f_2$	$f_3$	$f_4$
BW/BL	0.903	0.145	0.002	0.077
BL	-0.068	-0.000	0.594	0.098
PA/BL	0.103	0.429	0.195	0.003
HL/BL	0.315	0.438	0.049	-0.273
ED/BL	0.536	-0.240	-0.116	0.058
PD/BL	0.452	0.115	0.145	0.014
PV/BL	0.383	0.432	0.423	0.143
VN	-0.417	0.203	0.385	-0.230
DF	0.165	0.142	0.056	0.705
PF	-0.072	-0.733	-0.033	-0.152
AF	0.033	0.262	0.291	-0.108

Table 4. Factor loadings computed by varimax criterion of factor analysis for phenotypic correlation matrix ( $R_E$ ) owing to environmental causes.

Trait	$\epsilon_1$	$\epsilon_2$	$\epsilon_3$
BW/BL	-0.062	0.155	0.125
BL	-0.724	0.089	-0.074
PA/BL	0.042	0.599	-0.372
HL/BL	0.601	-0.080	-0.034
ED/BL	0.707	0.061	0.039
PD/BL	0.148	-0.661	-0.166
PV/BL	0.070	0.442	-0.336
VN	0.250	0.072	0.218
DF	0.053	0.040	0.415
PF	0.015	0.351	0.036
AF	0.066	-0.036	0.796

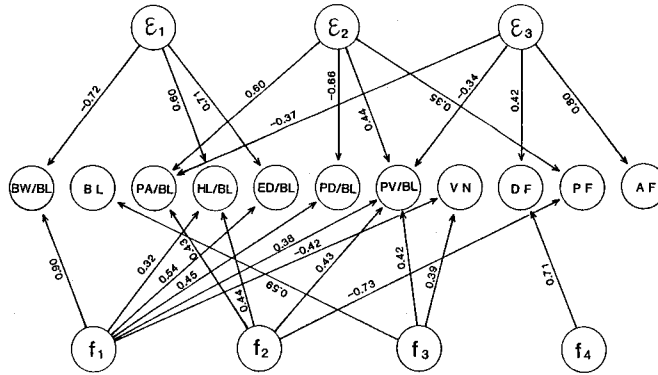


Fig. 2. Path coefficients shown by spectral decomposition for two phenotypic correlation matrices;  $R_C$  and  $R_E$ .

$R_C$  および  $R_E$  を計算し (Table 1), それぞれについて因子分析を行った。

$R_C$  および  $R_E$  を含む 2 つの相関行列の固有値の値を Table 2 に示す。 $R_C$  では形質変異に対する 4 因子までの寄与が 98.5% である。 $R_E$  では, 第 3 因子までの寄与が 60.4% であったが, 寄与率の大きな落差が第 3, 第 4 固有値の間にあり, 3 因子による分析が適切であると考えられた。次いで,  $R_C$  および  $R_E$  についてえられた因子負荷行列 ( $H^*$ ) を, バリマックス規準によって直交回転した後の因子負荷行列  $A$  を Table 3 および Table 4 に示す。これらの因子負荷は (5), (6) 式に示すように Fig. 1(b) のパスモデルのパス係数に対応しているのので, 主要な遺伝因子および環境因子について, パス係数をダイアグラムとして示すと Fig. 2 のようになる。

$R_C$  で第 1 遺伝因子 ( $f_1$ ) に関する因子負荷をみると, 0.3 (遺伝率 9%) 以上の重要なパスが 6 あり, BW/BL (0.903), HL/BL (0.315), ED/BL (0.536), PD/BL (0.452), PV/BL (0.383), VN

Table 5. Regenerated phenotypic correlation matrices ( $R_C$  in bottom and  $R_E$  in top) among traits by reconstitution of factor loadings.

Trait	BW/BL	BL	PA/BL	HL/BL	ED/BL	PD/BL	PV/BL	VN	DF	PF	AF	
BW/BL	.842	.033	.046	.020	-.051	-.032	-.106	.004	.020	.053	.044	.091
BL	-.053	.367	.538	.050	-.440	-.509	-.154	.014	-.191	-.066	.018	-.110
PA/BL	.156	.109	.233	.499	-.010	.052	-.328	.393	-.027	-.128	.197	-.315
HL/BL	.327	-.019	.229	.368	.369	.419	.147	.018	.137	.015	-.020	.015
ED/BL	.453	-.100	-.070	.042	.362	.505	.058	.063	.190	.056	.033	.076
PD/BL	.426	.057	.124	.196	.199	.239	.486	-.226	-.047	-.087	-.236	-.099
PV/BL	.420	.239	.308	.292	.061	.286	.533	.313	-.024	-.118	.144	-.279
VN	-.364	.235	.119	.039	-.330	-.113	.058	.416	.115	.107	.037	.187
DF	.224	.091	.091	-.076	.089	.109	.249	-.181	.548	.177	.030	.332
PF	-.183	-.030	-.329	-.304	.132	-.124	-.380	-.097	-.225	.567	.125	.017
AF	.060	.160	.172	.169	-.085	.086	.233	.176	-.017	-.188	.166	.639

(-0.417) において高い。 $f_2$  の因子負荷は PA/BL (0.429), HL/BL (0.438), PV/BL (0.432), PF (-0.733) の 4 形質において高い。 $f_3$  では BL (0.594), PV/BL (0.423), VN (0.385) において、そして  $f_4$  の因子負荷は DF (0.705) において高い値を示す。

一方、環境因子についてみると、形質に対する作用は主に  $\epsilon_1$ ,  $\epsilon_2$  および  $\epsilon_3$  の 3 つの因子からなっている。 $\epsilon_1$  は BL (-0.724), HL/BL (0.601), ED/BL (0.707) の 3 形質に関係するが、BL と他の形質では作用の符号が逆になる。 $\epsilon_2$  は PA/BL (0.599), PD/BL (-0.661), PV/BL (0.442), PF (0.351) の 4 形質に作用を及ぼすが、前 2 者において強い。 $\epsilon_3$  は PA/BL (-0.372), PV/BL (-0.336), DF (0.415), AF (0.796) の 4 形質に関係し前 2 形質と後 2 形質では作用の方向が逆である。

以上を要約すると、形質との関係は環境要因より遺伝成分でより複雑であることがわかる。そしてこれは  $f_1, f_2$  および  $f_3$  の作用にみられるように、1 つの遺伝因子が多く形質に同時に作用を及ぼすことによるものであり、関与する遺伝子の多面発現、およびリンケージを主な原因とするものである。<sup>9)</sup> 次に、このことをパス係数が集まる形質の側からやや詳細に検討してみることにしよう。

**形質が受ける複数のパス係数の関係** (5) 式に示すように、行列  $R_G$  のスペクトル分解は、回転行列  $U$  によって  $R_G = H^* H^{**}$  である。また、任意の正規直交行列  $T$  によって  $R_G = AA^t$  が成立し、両者はいずれも元の相関行列  $R_G$  を再現する (Table 5)。この時、 $H^* H^{**}$  および  $AA^t$  で作られる行列は次の性質をもつ。

まず、(5) および (6) 式において、 $1/nF^{**}F^* = I$ , および  $1/nG^tG = I$  であることから、 $H^{**}H^*$  および  $AA^t$  で作られる行列  $R_G$  の対角成分 (遺伝率) は、全ての遺伝因子から 1 形質に向かうパス係数の 2 乗和  $\sum h^{2(i)}_m (m=1, 2, \dots, k)$  になっていることがわかる。これは、 $i$  形質の遺伝率  $h^2_i$  が、相互に独立な  $k$  個の遺伝成分による遺伝率  $h^{2(i)}_m$  の和 ( $\sum h^{2(i)}_m$ ) に分解されていることを示す。この分解は、遺伝子型値による表現型相関行列 ( $R_G$ ) と同様に環境値による相関行列 ( $R_E$ ) についても計算することができる。ただし、遺伝因子側の符号と環境因子側のそれは各々の因子側において意味をもつもので、同一形質に対して、必ずしも同符号異符号の対応がついているものではない。

この観点から再び Fig. 2 をみると、HL/BL, PV/BL, VN の 3 形質は分割された複数の遺伝因子からの作用を共通に受けているのに対し、BW/BL, BL, PA/BL, ED/BL, PD/BL, DF, PF の 7 形質は主に単一遺伝因子の作用を受ける。また、遺伝因子と環境因子の対応でみると、BW/BL および VN の 2 形質は主に遺伝因子の作用を強く受けているのに対し、BL, PA/BL, HL/BL, ED/BL, PD/BL, PV/BL, DF および PF の 8 形質は遺伝と環境の両因子の作用を受けていることがわかる。このパス係数は 1 形質に集まるパス係数の 2 乗和が遺伝率および環境寄与率になっているので、作用の強さの直接比較が可能である。このことから 8 形質のうち、PV/BL, DF および PF の 3 形質は遺伝因子の作用の方が強いことがわかる。

## 考 察

遺伝相関係数 ( $r^*_{Gij}$ ) は対象となる任意の 2 形質 ( $i, j$ ) の遺伝子型値間の相関係数で<sup>9)</sup>、2 形質の表現型に関与する遺伝成分全体の相関係数を表わす (Fig. 1(a))。この係数は 2 形質  $i, j$  に作用する各一群の遺伝子が減数分裂の際に互いに独立に行動するならば、ゼロになることが期待されるが、一般にこのことはごく稀にしかみられない。これは、関与する多数の遺伝子 (polygene) が染色体単位で行動するメンデル型の遺伝様式によるものである。この遺伝様式から、遺伝相関係数がゼロと異なる値を持つ条件としては、次の 2 つの場合が考えられる。



まず、第1は遺伝子の多面発現効果 (pleiotropy) がある場合であり、第2は異なる形質に作用する異質の遺伝子が同一染色体に座位するため、減数分裂に際してリンケージ効果を示す場合である。従って、 $R_G$ の相関行列 (Table 1 下方の三角形) の対角要素以外の成分が0と異なる値を示すことは、各々の形質発現に關与する遺伝子群の間に多面発現効果、あるいは同じ染色体上に連座するリンケージ關係があることを意味している。

このような遺伝機構で発現する形質間の複雑な相関構造は、数学的には座標軸の回転によって、より単純な視点で捉え直すことができる。これは、(5) および (6) 式で作られる行列を詳細に考察することによって理解される。例えば (5) 式についてみれば、 $1/nF^{**}F^*=I$  の式で表現される遺伝成分 ( $F^*$ ) は、数学的に互いの相関をゼロにすることにより、全遺伝子型値を、互いに重複しない染色体の群からなる複数の成分 ( $f_1, f_2, \dots, f_k$ ) に分割したものと理解される。この關係を  $R_G, R_E$  について計算し、Fig. 2 として図示すると、相関行列の中では複雑に關連していた形質間の關係が、パス係数によって主要な關係に分割され、形質と遺伝因子および環境因子との骨格的な關係だけが示される。

まず、遺伝成分についてみると、取扱った 11 形質に關与する遺伝成分は互いに独立な 4 つの成分に分割され、それぞれの成分から形質への遺伝的な寄与は図中の矢線のような錯綜した關係になる。体型に關する形質は魚体のサイズの影響を除去し、体部分の比に換算して計算しているが、それでも形質間には共通の遺伝成分の影響のみられる場合が多い。主要な相互的關係を示す形質は、**BW/BL, HL/BL, ED/BL, PD/BL, PV/BL, VN** のグループ、**PA/BL, HL/BL, PV/BL, VN** のグループ、および **BL, PV/BL, VN** の 3 グループにみられるが、これらのグループは多面発現またはリンケージによって同じ染色体の影響を共通にうける形質群と考えることができる。

次に、分割された遺伝成分の内容についてみると、これらは数学的な分解によるものであるため、その内容を具体的に示すものではない。換言すれば、遺伝子群の 4 成分への分割法は無数にあり、上述の 4 成分はその組合せの 1 つということになる。この意味で本研究は分解可能という理論的な意義が大きいかも知れない。しかし、Fig. 2 のような形質間の相関構造は単なる遺伝率という平面的な理解を一段深化させていることは確かで、育種学的には、交配を主とする人為操作によって、形質相互間の相関を破る<sup>10)</sup> ことができるかどうかを判断する資料になりうるものである。将来、アインザイム標識などで個々の染色体の識別が可能になれば、染色体単位の遺伝率の推定にも応用できよう。

一方、環境相関の因子負荷をみると、形質に作用する環境因子の構造はやや単純で、**BL, HL/BL, ED/BL** に共通に影響する 1 因子、**PA/BL, PD/BL, PV/BL, PF** に影響する 1 因子および **PA/BL, PV/BL, DF, AF** に影響する 1 因子に大別することができる。この中で、とりわけ体比率に關する形質にみられる相互の關連は極めて興味深いと同時に、遺伝パラメータ推定の種々の条件について重要な示唆を与えてくれる。

例えば、第2環境因子により影響される **PA/BL, PD/BL, PV/BL** の 3 形質の相互的關係をみてみよう。この 3 形質の相関は、次の 2 ケースの可能性を含むと考えられる。第1は、推定された  $R_E$  からドミナンスおよびエピスタシスなどの遺伝的効果を取り去られていないために<sup>11)</sup>、これらの遺伝成分が引起す問題、つまり  $R_E$  の推定に關する問題と考えることができる。第2は、この相関は魚体の大きさと体型の変化が、個体間の遺伝的相違とは別次元の生理的メカニズムに規定される、すなわち、魚体の大きさと体型が一定傾向で変化する個体発生上の發育過程の違いの問題として考えられるかも知れない。本研究では、この点を明らかにすることはできないが、このためには、純系などを利用した環境相関の正確な推定が重要な役割を果たすと考えられる。近年、遺伝子操作による純系の作出<sup>12)</sup> の可能性が検討されているので、近い将来、この問題の解決が図られるかも知れない。また、逆に純系の作出が可能になれば、上述の問題を解決すると同時

に、 $R_C = R_P - R_E$  の推定によって、遺伝率を計算する新たな推定の基盤ができることにもなるであらう。

本論文のご校閲を賜った元北大水産学部教授の久新健一郎博士、ならびに同学部の前田辰昭教授に対して感謝の意を表します。

## 文 献

- 1) 菅野泰次 (1990). シロザケ稚魚における行列法による遺伝パラメータの推定. 北大水産彙報, 41, 181-190.
- 2) Leamy L., Cheverud J.M. (1984). Quantitative genetics and the evolution of ontogeny. II. Genetic and environmental correlations among age-specific characters in randombred house mice. *Growth*, 48, 339-352.
- 3) Smith C., King J.W.B and Gilbert N. (1962). Genetic parameters of British white bacon pigs. *Animal production*, 4, 128-143.
- 4) Bailey D.W. (1956). Comparison of genetic and environmental principal components of morphogenesis in mice. *Growth*, 20, 63-74.
- 5) Hashiguchi S. and, Morishima H. (1969). Estimation of genetic contribution of principal components to individual variates concerned. *Biometrics*, 25, 9-15.
- 6) Lerner I.M. (1950). *Population genetics and animal improvement* (大倉永治訳, 集団遺伝学と鶏の育種, 257 p., 養鶏事業出版株式会社, 名古屋, 1959)
- 7) Hazel L.N. (1943). The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, 28, 476-490.
- 8) Leamy L. (1977). Genetic and environmental correlations of morphometric traits in randombred house mice. *Evolution*, 31, 357-369.
- 9) 内藤元男 (1984). 新編家畜育種学, 412 p., 養賢堂, 東京.
- 10) 酒井寛一 (1969). 育種理論 1, 遺伝, 19(9), 10.
- 11) Becker W.A. (1984). *Manual of quantitative genetics*. 4th Ed., 188 p., Pullman, Washington.
- 12) 谷口順彦 (1989). 染色体操作の遺伝学的意義, (日本水産学会編 水産増養殖と染色体操作, 104-117 p.), 恒星社厚生閣, 東京