家畜の血液型とその応用

岡 田 育 穂

(北海道大学農学部畜産学教室)

Blood Groups of Farm Animals and Their Applications

Ikuko OKADA

(Faculty of Agriculture, Hokkaido University)

今世紀の初めに、ヒトの血液に個体差のあることが LANDSTEINER によつて発見され、血液型研究の端緒が開かれた。その時見出されたのが今日の ABO 式血液型である。その後、ヒトでは MN 式、Rh 式など多くの血液型が報告されている。

家畜の血液型に関する研究も、ヒトの血液型研究と殆んど同時期に開始されたが、それらの研究は正常抗体による分類が主なもので、あまり進展しなかつた。しかし 1940 年代に入つてからウィスコンシン大学の IRWIN の下で、FERGUSON, STORMONT^{1,2)} らによつて牛の血液型が組織的に研究され始め、一大発展を遂げ、現在の家畜の血液型研究の基礎がきづかれた。1950 年代に入つてからは、ヨーロッパ各国に於いても活潑な研究が開始され、特に応用的な研究において著しい成果を挙げている。

この様に家畜の血液型の研究は、最近各国において非常に盛んになつて来ており、研究の国際的な連繫が要望され、国際学会設立の機運も見え始めて来ている³⁾。本稿では、これ迄報告された各家畜の血液型について、まずその概要を述べ、その後で応用面について、特に育種学的見地から述べてみたい。

血液型の分類並びに遺伝

馬：馬の血液型については、まず SCHERMER⁴⁾ によつて研究が開始された。正常血清中に存在する抗体により、SCHERMER はヒトの ABO system と同じく 2 抗原 4 型（即ち $A\beta$, $B\alpha$, $O\alpha\beta$ 及び AB）に分類したが、その後抗原と抗体の理論に合わない型（例えば $A\alpha\beta$, $AB\alpha\beta$ 等）が見出され⁵⁾、彼らはこれらを最初の 4 型（Hauptgruppe）と區別して Nebengruppe と名付けた。SCHERMER & KAEMPFER⁶⁾ は A, B 両抗原の他に、X, Y, Z 及び V の 4 抗原を新たに見出し、総計 6 抗原とした。これらの抗原の遺伝様式について、KAEMPFER⁷⁾ は詳細な研究

をなし、A, B 両抗原は別々の座位の遺伝子によつて決定されることを見出し、又残りの 4 抗原のうち 3 抗原も多分別々の座位の遺伝子によつて決定されるであろうと報告した。

免疫血清による研究では、山口⁸⁾ は馬血球で家兔を免疫し、抗 U_1 , 抗 U_2 の 2 種の抗体を得、 U_1 , U_2 , U_1U_2 及び O の 4 型に分類した。又野村⁹⁾ も同種免疫により 2 抗原を見出し、4 型に分けた。松本¹⁰⁾ は馬血球で驢を免疫して得た溶血素により、A, AB, AC, ABC の 4 型に分類した（後に松本¹¹⁾ は符号をそれぞれ O^e , A^e , B^e , AB^e と改めた）。一方細田^{12,13)} は、凝集素により O, Pf_1 , Pf_2 , Pf_1Pf_2 とやはり 4 型に分け、更にこれら 4 人を見出した抗原について比較試験を行い、山口、野村及び松本の分類は同一であることを見出した。最近富田¹⁴⁾ は、更に細田の Pf_1 抗原も野村の U_1 抗原と同じであつたと報告した。

これらの抗原の遺伝様式については、松本¹⁵⁾ はこの 4 型の出現頻度を WELLISH の公式にあてはめ、これがヒトの血液型と同じく複対立遺伝子によることを見出した。 Pf_2 及び後に細田¹⁶⁾ によつて報告された Pf_3 は、松本の見出した座位とは夫々関係のない座位の遺伝子によつて決定される^{14,17)}。

この他、同種免疫により松本・渡辺¹⁸⁾ は 9 種、FRANKS¹⁹⁾ は 7 種の抗原を見出しているが、その遺伝様式は調べられていない。

牛：牛の血液型については、1910年に TODD & WHITE²⁰⁾ が溶血反応によつて牛の血球間に個体差を見出している。その後、FISHBEIN²¹⁾, LITTLE²²⁾ も型の分類を試みているが、本格的な研究は FERGUSON¹⁾ によつて開始された。彼は同種免疫して得た溶血素により、A, B, ..., I の 9 抗原を見出したが、その出現頻度を調べて、このうち B と D 及び C と F は夫々同じ抗原であろうと推定

した。その翌年 FERGUSON *et al.*³¹⁾ は J, K, M, ..., Z, A', C', ..., H' の 23 抗原を追加して 30 抗原とした。STORMONT²⁸⁾ は更に 6 抗原を見出し、又先に FERGUSON らによって報告された抗原のうち、5 抗原を夫々 2 つ又は 3 つの亜型 (Subtype) に細分し、4 抗原を亜型に再分類した。その後、STORMONT & SUZUKI²⁴⁾, RENDEL²⁵⁾, SPRAGUE²⁶⁾, LARSEN²⁷⁾ などにより多数の抗原が追加された。

これらの抗原の遺伝様式について、STORMONT *et al.*²⁸⁾ は多数の種雄家系を調査し、先に報告された 43 抗原のうち 38 抗原 (亜型を含めて) について調べ、うち 21 抗原は同一の座位の複対立遺伝子により、7 抗原は別の座位の複対立遺伝子により決定されることを見出した。彼らはこれらの座位の遺伝子によつて決定される血液型を夫々 B 及び C system と名付けている。又これらの抗原の組合せにより、B 座位には少くとも 80 種、C 座位には 22 種の複対立遺伝子が存在することが明らかにされた。この様に、この B, C 座位では単一の遺伝子により数抗原が決定されることになるので、彼らはこれ迄抗原と名付けて来た個々の形質を抗原因子 (antigenic factor) とし、一つの遺伝子によつて決定される複合した形質を抗原 (antigen) と名付けることを提唱した。B 座位の複対立遺伝子の数については、その後幾つかの研究室で追加され、未発表のものを含めると 150 以上になると云われる²⁹⁾。STORMONT³⁰⁾ は更に F-V 及び Z system を見出し、F-V system はヒトの MN system と同じく O 型がなく、 F^F 及び F^V の 1 対の遺伝子によつて決定され、一方 Z system では反応の強弱によりホモとヘテロの区別が可能であると報告した。又残りの抗原についても、STORMONT *et al.*³¹⁾ によつて研究され、A 及び S の 2 つの system に属することが明らかにされた。一方 STONE & IRWIN³²⁾ は J 抗原について調べ、この抗原は本来血清中に存在するものであるが、生後 2 次的属性として血球に附着する様になることを明らかにした。この抗原は遺伝的には独立の system に属し、やはり複対立遺伝子によることが示された^{26, 33)}。STORMONT & SUZUKI²⁴⁾ は新しい system に属する抗原として D 抗原を報告したが、これは後に A system に属することが明らかにされた³⁴⁾。以上の他にも、これ迄 L, M, N, R'-S' の各 system が報告されている^{25, 35, 36)}。

以上の様に、牛の血液型には現在迄のところ、A, B, C, F-V, J, L, M, N, S, Z, R'-S' の 11 system が見出されている。なおこれらの座位は遺伝的にはそれぞれ独立であり、連鎖していない³⁷⁾。

また我国においても、ウイスコンシン派とは別個に

研究がなされた。佐々木ら³⁸⁾ は同種免疫により、A, B, ..., E の 5 抗原を分類し、一方熊崎ら^{39, 40, 41, 42)} は和牛を用いて研究し、A, B, ..., L, X, Y, Z の 15 抗原を見出した。しかしこれらの抗原の遺伝様式については調べられていない。なおこれらの抗原のうち、J 抗原は正常抗体によつて見出されたもので、STONE & IRWIN³²⁾ の報告している J 抗原と同じものである。

細羊：細羊の血液型については、BIALOSUKNIA & KACZHOWSKI⁴³⁾, ANDERSEN⁴⁴⁾ によつて正常抗体について研究され、ANDERSEN は Ro, Oanti-R, O₀ の 3 型に分類した。YCAS⁴⁵⁾ もまた同様の結果を得、その符号を R, r', r に改め、かつこの正常抗体は時期的に変動することを示した。STORMONT⁴⁶⁾ は或る牛の正常血清中に r 血球と特異的に反応する抗体を見出し、この抗原は劣性形質として遺伝することを明らかにした。RENDEL *et al.*^{47, 48)} は抗 R, 抗 r の何れの血清にも反応しない血球があることを見出し、これを i と名付け、この形質は 2 つの座位の遺伝子間の相互作用によつて現れることを明らかにした。

一方 YCAS⁴⁹⁾ は細羊間の同種免疫および家兎への免疫により 9 抗原、稲場・阿部⁴⁹⁾ は 5 抗原をそれぞれ見出しているが、何れもその遺伝様式についてはふれていない。最近 RASMUSEN *et al.*^{50, 51, 52)} は同種免疫、異種免疫或いは牛の標準血清を用いての交叉反応等種々の方法を用いて詳細な研究をなし、A, B, C, D, M, X-Z の各 system を報告した。特に B system は多くの複対立遺伝子から成り、血清学的にも牛の B system と類似している。

山羊：山羊の血液型に関しては、EHRlich & MORGENTHAU の実験以後あまり研究されていない。王⁵⁴⁾ は山羊血球で家兎を免疫して、Z₁, Z₂ の 2 抗原を見出したが、その遺伝様式は不明である。鈴木ら⁵⁵⁾ は異種免疫により凝集原として G₁, G₂, 溶血原として Y₁, Y₂ の 4 抗原を分類した。このうち G₁ と G₂ は別々の座位の遺伝子によつて決定されるが、Y₁ と Y₂ に関してはなお不明である⁵⁶⁾。

豚：豚の血液型については、SZYMANOWSKI *et al.*⁵⁷⁾, 水⁵⁸⁾, 水谷⁵⁹⁾ らによつて、正常抗体により A₀, O_a, O₀ の 3 型に区別されて来た。比較的近年になつて、SZENT-IVANYI & SZABO⁶⁰⁾ は正常抗体により更に 3 種の抗原を見出し、B, C, D と名付けた。

ANDRESEN⁶¹⁾ は同種免疫により 7 種の抗原を見出し、これらの抗原は SZENT-IVANYI & SZABO によつて見出された抗原とは異なると述べている。その後 ANDRESEN & IRWIN^{62, 63)} は更に 4 抗原を追加し、これらの抗原の遺伝

様式を調べ、E および K の 2 つの system を報告した。SAISON⁶⁴⁾はこれとは無関係に 4 つの複対立遺伝子より成る 1 つの system を見出した。一方 JOYSEY *et al.*⁶⁵⁾は初生豚の溶血性疾患に関連して血液型を研究し、正常抗体による A-O system のほかに 11 抗原を見出したが、その遺伝様式にはふれていない。

最近 ANDRESEN⁶⁶⁾は詳細な研究を発表し、現在迄に A, B, E, F, G, H, I, J, K, L の 10 system が見出されたと報告した。このうち E, H, K, L の 4 つの座位は複対立遺伝子から成ることが示された。

鶏：鶏の血液型については、LANDSTEINER & MILLER⁶⁷⁾が異種免疫により 10 羽の鶏の血液に 8 つの型を認めたのが最初である。その後 TODD⁶⁸⁾は同種免疫によつて凝集素の産生を認め、多くの個体の血球が夫々異つていることを示した。一方 KOZELKA⁶⁹⁾は、血球抗原には品種差は見られず、Todd によつて報告された個々の差は限られた数の因子の組合せによつて説明出来ると考えた。THOMSEN⁷⁰⁾は抗原の遺伝様式を調べ、優性遺伝子によることを示したが、2, 3 の例外が見出された。彼⁷¹⁾はこの問題を更に追求し、血統のはつきりした後代の血液で両親を免疫し、得られた抗血清を親の血球で吸収し、優性遺伝子によることを再確認したが、やはり数個の例外を認めた。そこで彼は抗原を支配する劣性遺伝子または変異遺伝子の存在の可能性を指摘した。BOYD & ALLEY⁷²⁾もまた劣性遺伝子によると思われる例を見出した。林田⁷³⁾は同種および異種免疫により 10 種、鈴木・渡辺^{74, 75)}は 9 種の凝集素をそれぞれ得て、分類を試みたが、その遺伝様式については言及していない。

BRILES *et al.*⁷⁶⁾は同種免疫により 12 の抗原を見出し、型を分類した。これらの抗原はそれぞれ 2 組の遺伝的な系列に分けられることにより、鶏の血液型は常染色体上の 2 つの座位 A 及び B に属する複対立遺伝子によつて決定されることが推定された。その後彼ら^{77, 78, 79)}は更に C, D, E の 3 つの座位を追加した。これらの座位についての詳しい研究は、C. BRILES *et al.*⁸⁰⁾によつてなされ、座位 A と E は密接に連鎖していると云うことが示された。一方 SCHEINBERG⁸¹⁾は 2 つの連鎖群を見出し、このうちの 1 つは BRILES *et al.* の A system に属するかも知れないと云うことを示した。

GILMOUR⁸²⁾は BRILES *et al.* によつて報告された座位とは異なつた 2 つの新しい座位 L および N を報告した。松本・岡田⁸³⁾はこれらとは別個に F, G, H の 3 system を報告したが、後に G 座位は BRILES *et al.* の B 座位と同一であることが判明した⁸⁴⁾。F および H system と BRILES らの system との関係はなお不明であ

る。最近 BRILES⁸⁵⁾は更に H, I, J, K, P の 5 つの system を追加した。そしてこのうち A と J, C と P, D と H はそれぞれ 40% 台の交叉率で連鎖しているらしいと述べている。

血液型の応用的研究

前節で各家畜の血液型についてその概要を示したので、次にこの血液型を利用してどのような研究がなされているか述べてみたい。

応用的な研究の方向は、その取扱う対象によつて、大きく 2 つに分けることが出来る。その 1 つは主として個体を対象とする場合であり、これには親子鑑別、双仔の問題、或いは血液型の不適合による病気などが含まれる。第 2 の方向は、主として集団を対象とする場合であり、これには集団構造、近交度に関連した問題、或いは経済能力との関連性など、育種学的にも重要な問題が含まれている。

1. 主として個体を対象とした研究

a) 親子鑑別

人類では、父子の関係を確認する手段として血液型が用いられることは、法医学上では最も普通に行われているところである。家畜においても、最近人工授精の発展と共にこの問題が注目を浴びて来つつある。特に乳牛のように、血統登録が組織的に行われている場合には、これは非常に重要な問題である。ところで、親子鑑別は親の血液型から仔の可能な血液型を推定するわけであるから、用いられる血球抗原の数が多ければ多い程正確となる。この点、親子鑑別が最も必要とされる牛において、血液型の分類が最も進んでいることは喜ばしい。

NEIMANN-SØRENSEN⁸⁶⁾は 9 つの座位の血液型を用いて、デンマークの牛について調べた。その結果、at random にとつた 2 個体が全く同じ血液型を示す確率は、世界で最も homozygous な品種のうちの 1 つと考えられている Danish Red で 0.39%, Danish Jersey では 0.05% にしか過ぎなかつた。また RENDEL⁸⁷⁾はスウェーデンの牛について、D 型以外のすべての既知の血液型を用いて、同様なことを調べ、Red & White では 0.03%, Swedish Friesian では 0.02%, Polled では 0.08% であつたと報告した。

このように、血液型による個体の同定は非常に高い精度を示すが、実際に問題になつていいる case については、どの程度の割合で解決されることが出来るかについては、RENDEL⁸⁸⁾が理論的に計算している。すなわち、A, F-V, J, L, M, S, Z, H', Z' の 9 system を用いた場合、Red & White では 56.7%, Swedish Friesian では 41.8% 迄が解決出来、更に B system をも用いた

場合は Red & White で 71.4% 迄解決されることを示した。更に実際の例について親子鑑別を行い、Red & White の 64 例について 76.6%, Swedish Friesian の 101 例について 87.1% の解決を見ている。RENDEL & GAHNE⁸⁹⁾ は血液型のはかに serum transferrin をも併用した場合について報告した。

この親子鑑別の問題は、単に血統の誤記などから来るのみではなく、妊娠期間の変動からも起りうる。例えば井口・三田村によれば、Holstein の妊娠期間は 267～293 日にわたっており、その差は発情週期の 21 日よりも長くなっている。従つて、初めの発情の時交配した雄と次の発情時の交配種雄とが異なっていた場合、単に妊娠期間だけから父を決定するのは非常に危険なこととなる。HUMBLE⁹⁰⁾ は妊娠期間 (280 日とする) が第 2 回目の交配から見て、3 日以上早く生れた 114 例について調べ、第 2 回目の交配からの仔は 78% であり、残りの 22% は第 1 回目の交配から生れたものであることを示した。RENDEL⁸⁸⁾ もまた同様な調査をし、108 例のうち 11 例が第 1 回目の雄の仔であつたと報告した。

このほか、親子鑑別の具体的な例については、IRWIN³⁵⁾、RENDEL³⁹⁾、熊崎ら⁴²⁾ および細田⁹¹⁾ の報告がある。

b) 双仔に関する研究

血液型は双仔の研究にも用いられ、非常に興味ある結果が得られている。前述のように、数多くの血液型を用いれば、2 卵性の双仔の場合、両者が全く同じ型を示す確率は非常に小さくなることが考えられる。OWEN⁹²⁾ は 80 組以上の牛の双仔の血液型を調べたところ、期待に反して大部分の組は——異なつた性を示している組でさえも——同じ血液型を示すことを見出した。牛では 2 卵性双仔が 1 卵性双仔よりも多いことが知られ、かつ又異なつた性の組もあるので、これがすべて 1 卵性に帰因している為でないことは明らかである。そこで OWEN は、本来は異なつた血液型をもつ 2 卵性双仔が何らかの原因によつて同じ血液型をもつようになったものと考え、これが 1916 年 LILLIE によつて見出された所謂 free-martin の原因である血管吻合によつて生じたものであることを見出した。すなわち、双仔のもつ同じ血液型は 2 つの異なつた血液型の混合であつて、血管吻合によつて相互の primordial cell が交換され、その cell が相手の造血組織の形成に関与して、宿主の遺伝子型とは無関係の赤血球をも作るようになると考えられている。この現象は一般に erythrocyte mosaicism と呼ばれている。しかし前述のように、J 抗原のみは生後 2 次的に獲得される形質であるので、他の抗原が同じ型を示す場合においてもモザイクにはならない。モザイクの極端な例とし

ては STONE & PALM⁹³⁾ の報告がある。また STONE *et al.*⁹⁴⁾ はモザイクを示す 1 組の雄の双仔を用いて後代検定をし、本来の遺伝子をもつ抗原のみが遺伝されることを示した。このような血液型のモザイクは綿羊においても 1 例見出されている⁹⁵⁾。

RENDEL⁹⁶⁾ は牛の双仔の血液型について詳細な研究をなし、異性双仔の場合 441 組中モザイク 30.7%, 異なつた型を示すもの 11.6%, 全く同じ型 6.1% であり、同性双仔では 460 例中モザイク 75.7%, 異なつた型 5.7%, 同じ型 16.5% であつたと報告した。BRANNANG & RENDEL⁹⁷⁾ は形態学的に 1 卵性と思われた 41 組の双仔と 1 組の 3 つ仔を血液型により再調査し、そのうち 4 組のみが dizygous であつたとし、形態学的方法と血液型による方法とはよく一致すると述べている。

血液型によるフリーマーチンの鑑定の具体的な例としては熊崎ら^{39,42)} による研究がある。また細田⁹¹⁾ は多価抗体による鑑定例を報告している。

c) 血液型と病氣

血液型と病氣との関係については、2 つの場合が考えられる。一つは血液型遺伝子が特定の病氣と関連性をもつ場合であり、もう一つは血液型の不適合による初生児の溶血性疾患である。ここでは後者の場合のみを考える。例えばヒトの Rh 式血液型の場合、胎児のもつ Rh + の血球が Rh - の母親の循環系の中に入り、それによつて母体中にその血球に対する抗体が産生され、その抗体が今度は逆に胎盤を通過して胎児に入る結果この疾患が惹き起される。

家畜に於いても、これと似た疾患が馬及び豚について報告されている。馬については、BRUNER *et al.*⁹⁸⁾ は過去 7 年間に、生れた時は正常であるが、24～48 時間以内に黄疸を起し、4～5 日目に斃死する仔馬の疾患を 17 例見出した。この症状を起した母馬の血清は、交配した雄馬並びに仔馬の血球を凝集し、かつ斃死した仔馬の解剖所見がヒトの Rh 血液型による症状と似ていることから、この疾患は血液型の不適合によつて惹き起されたのではないかと推測された。彼ら⁹⁹⁾ は更に妊娠馬を交配した雄の血液で免疫し、実験的に溶血性黄疸を起させた。そして、この症状は仔馬が母乳を飲んだ後に発症することを認め、抗体は初乳を通じて母から仔に伝わり、胎盤からではないことを明らかにした¹⁰⁰⁾。その後 BRUNER *et al.*¹⁰¹⁾ は、仔馬の抗体吸収能力は生後 24～36 時間で消失することを認め、その間仔馬を母から離すことによつてこの疾患を防止出来ることを明らかにした。最近細田ら^{16,102,103)} も本症について報告している。

豚についても、BRUNER *et al.*¹⁰⁴⁾ は妊娠豚をそれに

交配した雄の血液で免疫することにより、本症を実験的に惹起させている。この場合も抗体は母乳を通じて仔に伝えられた。GOODWIN *et al.*¹⁰⁶⁾ は豚コレラのクリスタルヴィオレットワクチンの抗原構造が血球抗原と非常に類似していることを見出し、これが初生仔黄疽の原因となる可能性を示唆した。GOODWIN & COOMBS¹⁰⁸⁾ はこの溶血性疾患と A 抗原との関係を追求し、この抗原に対する抗体が初乳中に多量に含まれていることを見出した。しかし乍ら、仔豚の血球中には生後 1 か月になる迄この抗原は見出されなかつた。又彼ら⁶⁶⁾ はこの疾患を起した母豚の血清を用いて、11 種の抗原を検出出来たと報告した。

このほか、牛では熊崎ら³⁹⁾、鶏では BRILES¹⁰⁷⁾ による報告がある。

2. 主として集団を対象とした研究

a) 品種構造及び集団のヘテロ性

血液型遺伝子の頻度が民族によつて差のあることは、ヒトに於いては早くから気付かれ、人類学の一つの重要な研究手段として血液型が利用されて来ている。家畜に於いても、松本¹¹⁾ は馬の ABO system について、品種間に抗原頻度の差のあることを認めており、FERGUSON¹⁾、OWEN *et al.*¹⁰⁹⁾ は牛の血球抗原で、同様に品種差を見出した。

この問題について、NEIMANN-SØRENSEN⁸⁶⁾ はデンマークの乳牛、即ち Danish Red, Black & White, Jersey の 3 品種について調べた。彼は 7 つの座位の血液型遺伝子の頻度を推定し、品種間に差を見出し、特に B 座位でその傾向が著しいと述べている。更に、ヘテロとホモを区別出来る F-V 及び Z system について、遺伝的に平衡しているかどうかを調査し、観測値と期待値との間には有意な差は見られないが、すべての場合に於いてヘテロ接合体の観測値は期待値より高かつたと報告した。一方 MORTON *et al.*⁸⁷⁾ は近交係数が平均 25% の Holstein 187 頭を調べたが、ヘテロ接合体の理論値と観測値との間に有意な差を見出すことは出来なかつた。RENDEL⁸⁷⁾ もまたスウェーデンの 3 品種 Red & White, Friesian 及び Polled を調べ、品種間に差は見られるが、遺伝的には平衡していたことを示した。又 Red & White は 1928 年スウェーデンの Ayrshire と Red Pied との合体により成立したものであるが、この系統差は血液型によつてはつきりと示され、Ayrshire の Red & White への寄与は約 25% であると推定された。Swedish Friesian においてもやはり系統差が示された。熊崎ら¹⁰⁹⁾ は和牛の蔓牛の血液型を調べ、蔓牛では特定の型に偏る傾向を認めた。

NEIMANN-SØRENSEN & SPRYSZAK¹¹⁰⁾ は Polish Red, Danish Red 及び両者の F₁ を用いて分析し、Polish Red は Holstein, Brown Swiss, Guernsey などとも遺伝的な関係を示すが、Danish Red とはより一層密接な関係があることを示した。Bouw¹¹¹⁾ はオランダの牛群の血液型を調べ、各遺伝子型の観測値と期待値とはよく一致することを見出したが、育種に関係ある遺伝子と血液型遺伝子との関連性、および血液型遺伝子の機会的浮動が大きいことなどにより、この結果から直ちに平衡状態にあるとは云えないと結論している。

鶏については、BRILES & MCGIBBON¹¹²⁾ は近交係数 50 及び 52% の 2 系統を調べ、血球抗原を支配する 2 つの座位のヘテロ性を報告した。BRILES^{113,114)} は更に他の近交系についても、この事実を確認した。SHULTZ & BRILES¹¹⁵⁾ は 12 の近交系を用いて、A, B, D の 3 座位を調べ、A 及び D 座位では近交度と一致して数系統では固定されていたが、B 座位では高度のヘテロ性が見られたことを報告した。また非近交産卵系での選抜実験では、産卵性に対する選抜がヘテロ性を高めることを見出した。

BRILES *et al.*¹¹⁶⁾ は B system を用いてこの問題について詳細な研究を行った。近交係数 0~86% の 73 系統を調査し、極度に近親交配を行った系統（近交係数 65% 以上）に於いても、B 座位には少くとも 2 種の遺伝子が見出され、この座位には適応度に関して強いヘテロ効果のあることが推測されると報告した。GILMOUR⁸²⁾ は毎年全兄妹交配を行つている非常に高度に近交した系統について、7 つの system を用いて調査し、全兄妹交配を 14 世代続けた後でも、この 7 つの各々の座位ではなお分離が見られたが、18 世代迄には A, B, D, E の 4 座位は固定され、C, L, N の 3 座位のみ尚分離していたと報告した。

最近岡田・松本¹¹⁷⁾ は相反反復選抜法によつて育種されている 2 系統を 3 世代にわたつて調査し、B 座位のヘテロ接合体の観測頻度はその期待値よりも明らかに高く、又この集団を産卵能力に関して選抜すると、ヘテロの頻度は更に高まることを見出した。そしてこの傾向は何れの世代に於いても見られることから、B 座位に関してヘテロの個体は自然淘汰及び人為選抜の何れの下に於いても、ホモより高い適応度をもつていと結論している。

b) 経済能力との関連性

この問題についても、これ迄なされた研究は上述と同様殆んど牛と鶏に関したものである。

先づ牛については、DUNLOP¹¹⁸⁾ は Guernsey で 11

の血球抗原を用いて、肋、乳房及び乳頭の附点に対する関係を調べ、これら 33 の分析のうち 1 つが有意な関連性を示し、7 つは有意に近い値を示したと報告した。Nair *et al.*¹¹⁹⁾ は体型上の欠点と血球抗原との関係を調べたが、はつきりした結果を得なかつた。又 McClure¹²⁰⁾ は Holstein で抗原 A と乳脂率との関連性を調べたが、結果は否定的であつた。最近 Mitscherlich *et al.*¹²¹⁾ は 31 の血球抗原と乳量並びに乳脂率との関係を求めた。抗原 A 及び Y₂ をもつ個体は乳量が多く、脂肪率が低いことが認められ、一方抗原 M をもつ個体は少い乳量を示した。これらの差は統計的にも有意であつた。又 Treece *et al.*¹²²⁾ は乳蛋白量と抗原 L とが有意に関連していることを見出した。

RENDEL¹²³⁾ は血球抗原と乳脂率、乳脂率及び胸囲への関連性を、血球抗原を支配する遺伝子の多面発現効果とヘテロ効果との 2 つに分けて考察した。その結果 B 座位と乳脂率との間には明らかな関係が見られた。即ち、B^BO₁Y₂D' をもつ個体はその遺伝子をもたない個体より約 0.16% 高い乳脂率を示し、また B 座位に関してヘテロの個体はホモのものより有意に高い乳脂率を示したと報告している。最近 NEIMANN-SØRENSEN & ROBERTSON¹²⁴⁾ はオランダの乳牛 2378 頭について調査し、RENDEL の報告と一致する結果を得た。即ち Danish Red では B^BO₁Y₁D' をもつ個体は平均 0.064% 高い乳脂率を示すことを見出した。また Jersey では B^GD' 及び B^O₁T^E₃K' も乳脂率と関連していることを見出された。

次に鶏については、産卵性に対する人為選抜とヘテロ効果との問題に関連して、先に SHULTZ & BRILES¹¹⁵⁾ と岡田・松本¹¹⁷⁾ の結果を述べた。何れの場合に於いても、産卵性に対する選抜はヘテロ接合体の頻度を高めたが、個々の産卵形質と A 又は B 座位の遺伝子型との比較では、ヘテロとホモの間に明瞭な差は見出されず、結局多数の形質が総体的に作用した時ヘテロ接合体がすぐれてくるのであろうと推測されている。一方 BRILES & ALLEN¹²⁵⁾ は 7 近交系を調査して、うち 3 系統に於いて B system は産卵能力と関連していたことを見出した。

BRILES¹²⁶⁾ は血液型の孵化率に及ぼす影響を調べ、ヘテロシスの存在を見出した。即ち、B 座位についてヘテロである雄を用いた時の孵化率は 69% であつたのに反し、ホモの雄を用いた時は 54% にしか過ぎなかつた。又後代のヘテロ接合体の頻度が夫々 0, 50, 75, 100% となる様な組合せの交配において、孵化率は 46, 62, 71, 78% となり、ヘテロの割合の多い交配組合せ程高い孵化率を示した。又成長率に関してもヘテロの個体の方が良い成績を示している。^{127, 128)}

生存率に関しては、最近 BRILES & ALLEN¹²⁵⁾ により興味ある結果が得られた。彼らは生存率を生長期と成熟後に分けて考察した。何れの期間に於いても、B 座位のヘテロの個体の生存率はホモより高かつたが、ホモを更にその生存率によつて 1 と 2 に組分けすると、ホモ接合体の生存率の順位が生長期と成熟後では逆転することを見出した。これにより彼らは遺伝子の alternate superiority が B 座位のヘテロシスの一因であるかも知れないと考えた。

次に、牛で行われている様な遺伝子の多面効果についての研究は鶏ではあまりなされてない。最近岡田¹²⁹⁾ は性成熟日数と B' 遺伝子が関連しているらしいことを見出した。又渡辺¹³⁰⁾ もこの問題について報告している。

以上これ迄報告された家畜の血液型とその応用的研究についてその概略を述べた。応用的な研究のうち、始めに述べた主として個体を対象とした部分は、既に研究の段階は終り、実施の段階にあると云える。これから重要視されるべき問題は第 2 に述べた集団を対象とした部分であろう。この方面の研究は漸く各国に於いて行われ始めているが、現在まだ模索的な段階にあり、育種への応用の実面的な価値には乏しい。しかし、この種の研究は段々活発となつて来ており、今後著しい進歩を遂げるであろうことが期待される。

文 献

- 1) FERGUSON, L. C. J. Immunol., 40: 213~242, 1941.
- 2) ———, C. STORMONT & M. R. IRWIN J. Immunol., 44: 147~164, 1942.
- 3) Immunogenet. Letter 2: 99~105, 1962.
- 4) SCHERMER, S. Z. Immunitätsf., 58: 130~142, 1928.
- 5) ——— & O. HOFFERBER Z. Immunitätsf., 67: 497~506, 1930.
- 6) ——— & A. KAEMPFER Z. Immunitätsf., 80: 146~171, 1933.
- 7) KAEMPFER, A. Z. Züchtung, B, 32: 169~198, 1935.
- 8) 山口克己 犯罪雑, 15: 341~346, 1941.
- 9) 野村 13) 細田より引用.
- 10) 松本久喜 日畜会報, 14: 64~81, 1942.
- 11) ——— 日畜会報, 19: 50~54, 1949.
- 12) 細田達雄 犯罪雑, 16: 574~582, 1942.
- 13) ——— 犯罪雑, 17: 111, 1943.
- 14) 富田 武・茂木一重・江崎孝三郎・早川純一郎・尾藤淳一・野沢謙・近藤恭司・細田達雄 日畜会報, 33: 265~270, 1962.
- 15) 松本久喜 植物動物, 10: 769~771, 1942.

- 16) 細田達雄・茂木一重・金子忠恒・渡辺誠喜
農技研報告, G, 16: 75~80, 1959.
- 17) ———・金子忠恒 日獣医誌, 12: 127~144, 1950.
- 18) 松本久喜・渡辺裕 日畜会報, 24: 25~32, 1953.
- 19) FRANKS, D. J. Comp. Path., 29: 353~366, 1950.
- 20) TODD, C. & R.G. WHITE J. Hyg., 10: 185~195, 1910.
- 21) FISHBEIN, M. J. Infect. Dis., 12: 133~139, 1913.
- 22) LITTLE, R. B. J. Immunol., 17: 377~417, 1929.
- 23) STORMONT, C. Genetics, 35: 76~94, 1950.
- 24) ——— & Y. SUZUKI J. Anim. Sci., 15: 1208~1209, 1956.
- 25) RENDEL, J. Acta Agr. Scand., 8: 40~61, 1958.
- 26) SPRAGUE, L. M. Genetics, 43: 906~912, 1958.
- 27) LARSEN, B. Acta Agr. Scand., 11: 242~256, 1961.
- 28) STORMONT, C., R. D. OWEN & M. R. IRWIN Genetics, 36: 134~161, 1951.
- 29) RENDEL, J. A.B.A., 25: 223~238, 1957.
- 30) STORMONT, C. Genetics, 37: 39~48, 1952.
- 31) ———, W. J. MILLER & Y. SUZUKI Genetics, 46: 541~551, 1961.
- 32) STONE, W. H. & M. R. IRWIN J. Immunol., 73: 397~406, 1954.
- 33) CONNEALLY, P.M., J. R. PATEL, N.E. MORTON & W. H. STONE Genetics, 47: 797~805, 1962.
- 34) STORMONT, C., W. J. MILLER & Y. SUZUKI Genetics, 55: 1013, 1960.
- 35) IRWIN, M.R. 7th Int. Congr. Anim. Husb. (Madr.), 2: 7~41, 1956.
- 36) MILLER, W.J. Genetics, 46: 883, 1961.
- 37) MORTON, N. E., W. H. STONE & M. R. IRWIN Genetics, 41: 655, 1956.
- 38) 佐々木清綱・松本久喜・西田周作・細田達雄・茂木一重 日畜会報, 27: 73~76, 1956.
- 39) 熊崎一雄・木原靖博・三代伍朗・森 純一 中国農試報告, 3: 534~555, 1957.
- 40) 熊崎一雄・木原靖博・森 純一・三代伍朗 中国農試報告, 4: 39~49, 1959.
- 41) 熊崎一雄・木原靖博・森 純一・三代伍朗 中国農試報告, 4: 477~483, 1960.
- 42) 熊崎一雄・木原靖博・森 純一・石倉文夫 中国農試報告, B, No. 9, 97~110, 1962.
- 43) BIALOUSUKNIA, W. & A. KACZKOWSKI 45) YCAS より引用.
- 44) ANDERSEN, T. 45) YCAS より引用.
- 45) YCAS, M.K.W. J. Immunol., 61: 327~347, 1949.
- 46) STORMONT, C. Genetics, 36: 577~578, 1951.
- 47) RENDEL, J., A. NEIMANN-SØRENSEN & M. R. IRWIN Genetics, 39: 398~408, 1954.
- 48) ——— Acta Agr. Scand., 7: 224~259, 1957.
- 49) 稲場辰雄・阿部 登 日畜北海道支部報, No. 3, 5~6, 1960.
- 50) RASMUSEN, B.A. Genetics, 43: 814~821, 1958.
- 51) ——— Genetics, 45: 1405~1417, 1960.
- 52) ———, C. STORMONT & Y. SUZUKI Genetics, 45: 1595~1603, 1960.
- 53) EHRLICH, P. & J. MORGENROTH Berl. klin. Wschr., 37: 453~458, 1900.
- 54) 王金泉 遺伝雑, 25: 47, 1950.
- 55) 鈴木正三・茂木一重・細田達雄 日畜会報, 27: 115~119, 1956.
- 56) SUZUKI, S., K. TANAKA & S. WATANABE Z. Tierz. Züchtbiol., 74: 236~247, 1960.
- 57) SZYMANOWSKI, Z., S. STETKIEWICZ & B. WACHLER 61) ANDRESEN より引用.
- 58) 水美登利 十全会誌, 36: 876~902, 1931.
- 59) 水谷栄夫 社会医誌, 537: 727~735, 1931.
- 60) SZENT-IVANYI, T. & S. SZABO 61) より引用
- 61) ANDRESEN, E. Nord. Vet.—Med., 9: 274~284, 1957.
- 62) ——— & M. R. IRWIN Nord. Vet.—Med., 11: 540~547, 1959.
- 63) ——— & ——— Acta Agr. Scand., 9: 253~260, 1959.
- 64) SAISON, R. J. Immunol., 80: 463~467, 1958.
- 65) JOYSEY, V. C., R. F. W. GOODWIN & R. R. A. COOMBS J. Comp. Path., 69: 29~44, 1959.

- 66) ANDRESEN, E. Ann. New York Acad. Sci., 97: 205~225, 1962.
- 67) LANDSTEINER, K. & C.P. MILLER Proc. Soc. Exp. Biol. & Med., 22: 100~102, 1924.
- 68) TODD, C. Proc. Roy. Soc. London, B, 107: 197~205, 1931.
- 69) KOZELKA, A.W. J. Immunol., 24: 519~530, 1933.
- 70) THOMSEN, O. Hereditas, 19: 243~258, 1934.
- 71) ——— Hereditas, 22: 129~144, 1936.
- 72) BOYD, W. C. & O. E. ALLEY J. Hered., 31: 135~136, 1940.
- 73) 林田 蕃 犯罪雑, 16: 266~277, 1942.
- 74) 鈴木正三・渡辺誠喜 農学集報, 4: 276~287, 1958.
- 75) SUZUKI, S. & S. WATANABE J. Agr. Sci. Tokyo Nogyo Daigaku, 4: 374~383, 1959.
- 76) BRILES, W. E., W. H. MCGIBBON & M. R. IRWIN Genetics, 35: 633~652, 1950.
- 77) ———, C. O. BRILES & J. H. QUISENBERRY Poult. Sci., 29: 750, 1950.
- 78) ——— Poult. Sci., 30: 907~908, 1951.
- 79) ——— Poult. Sci., 37: 1189, 1958.
- 80) BRILES, C. O., W. H. MCGIBBON & M. R. IRWIN Genetics, 44: 955~965, 1959.
- 81) SCHEINBERG, S. L. Genetics, 41: 834~844, 1956.
- 82) GILMOUR, D. G. Genetics, 44: 14~33, 1959.
- 83) MATSUMOTO, K. & I. OKADA Jap. J. Genet., 36: 257~267, 1961.
- 84) OKADA, I., S. TAKAGI & K. MATSUMOTO Jap. J. Genet., 37: 102~109, 1962.
- 85) BRILES, W. E. Ann. New York Acad. Sci., 97: 173~182, 1962.
- 86) NEIMANN-SØRENSEN, A. Acta Agr. Scand., 6: 115~137, 1956.
- 87) RENDEL, J. Acta Agr. Scand., 8: 191~215, 1958.
- 88) ——— Acta Agr. scand., 8: 131~161, 1958.
- 89) ——— & B. GAHNE Anim. Prod., 3: 307~314, 1961.
- 90) HUMBLE, R. J. 29) RENDEL より引用.
- 91) 細田達雄 ホルスタイン会報, 13: (2), 7~11, 1961.
- 92) OWEN, R. D. Science, 102: 400~401, 1945.
- 93) STONE, W. H. & J. E. PALM Genetics, 37: 630, 1952.
- 94) ———, D. T. BERMAN, W. J. TYLER & M. R. IRWIN J. Hered., 51: 136~140, 1960.
- 95) STORMONT, C., W. C. WEIR & L. L. LANE Science, 118: 695~696, 1953.
- 96) RENDEL, J. Acta Agr. Scand., 8: 162~190, 1958.
- 97) BRANNANG, E. & J. RENDEL Z. Tierz. Züchtbiol., 71: 299~314, 1958.
- 98) BRUNER, D. W., F. E. HULL, P. R. EDWARDS & E. R. DOLL J. Am. Vet. Med. Ass., 112: 440~441, 1948.
- 99) ———, ——— & E. R. DOLL Am. J. Vet. Res., 9: 237~242, 1948.
- 100) ———, E. R. EDWARDS & E. R. DOLL Cornell Vet., 38: 363~366, 1948.
- 101) ———, E. R. DOLL, F. E. HULL & A. S. KINKAID Am. J. Vet. Res., 11: 22~25, 1950.
- 102) 細田達雄・茂木一重・金子忠恒 農技研報告, G, 18: 223~228, 1959.
- 103) ———・————・———— 農技研報告, G, 19: 109~115, 1960.
- 104) BRUNER, D. W., R. G. BROWN, F. E. HULL & A. S. KINKAID J. Amer. Vet. Med. Ass., 115: 94~96, 1949.
- 105) GOODWIN, R. F. W., R. SAISON & R. R. A. COOMBS J. Comp. Path., 65: 79~92, 1955.
- 106) ——— & R. R. A. COOMBS J. Comp. Path., 66: 317~331, 1956.
- 107) BRILES, W. E. Genetics, 33: 96~97, 1948.
- 108) OWEN, R. D., C. STORMONT & M. R. IRWIN Genetics, 32: 64~74, 1942.
- 109) 熊崎一雄・森 純一・木原靖博・三代伍朗 中国農試報告, 4: 31~38, 1959.
- 110) NEIMANN-SØRENSEN, A. & A. SPRYSZAK Anim. Prod., 1: 179~188, 1959.
- 111) BOUW, J. Z. Tierz. Züchtbiol., 74: 248~266, 1960.
- 112) BRILES, W. E. & W. H. MCGIBBON Genetics, 33: 605, 1948.
- 113) ——— Poult. Sci., 28: 759, 1949.

- 114) ——— Genetics, 35: 656~657, 1950.
- 115) SHULTZ, F.T. & W.E. BRILES Genetics, 38: 34~50, 1953.
- 116) BRILES, W. E., C. P. ALLEN & T. W. MILLEN Genetics, 42: 631~648, 1957.
- 117) OKADA, I. & K. MATSUMOTO Jap. J. Genet., 37: 267~275, 1962.
- 118) DUNLOP, A.A. J. Dairy Sci., 24: 154~166, 1951.
- 119) NAIR, P. G., T. M. LUDWICH, E. J. LAZEAR & L.C. FERGUSON J. Dairy Sci., 38: 615~616, 1955.
- 120) McCLURE, T.J. Nature, 170: 327, 1952.
- 121) MITSHERLICH, E., A. TOLLE & E. WALTER Z. Tierz. Züchtbiol., 72: 289~301, 1959.
- 122) TREECE, J.M., L.O. GILMORE, R.G. WASHBURN & N.S. FECHHEIMER J. Dairy Sci., 42: 922~923, 1959.
- 123) RENDEL J. Rept. VI Int. Bloodgroup Congr. Munich, 8~23, 1959.
- 124) NEIMANN-SØRENSEN, A. & A. ROBERTSON Acta Agr. Scand., 11: 163~196, 1961.
- 125) BRILES, W.E. & C.P. ALLEN Genetics, 46: 1273~1293, 1961.
- 126) ——— Proc. Ass. South. Agr. Work., 167, 1954.
- 127) ———, L. W. JOHNSON & M.J. GARBER Poult. Sci., 32: 890, 1953.
- 128) ——— Poult. Sci., 36: 1106, 1957.
- 129) 岡田育穂 日畜会報, 34: (別), 12, 1963.
- 130) 渡辺誠喜・近藤敬一・鈴木正三 日畜会報, 32: (別), 31, 1961.