鶏血液型の遺伝学的研究と育種への応用

藤 尾 芳 久

名古屋大学農学部, 名古屋市 464

Genetical Aspects of the Utilization of Chicken Blood Groups in Breeding

Yoshihisa FUJIO

Laboratory of Animal Genetics, Faculty of Agriculture,
Nagoya University, Nagoya-shi 464

鶏の血液型に関する研究は、1946年以後アメリカの BRILES とイギリスの GILMOUR の2人が中心となって発展させた。彼らは同種免疫による抗血清を用いて血液型を分類した。現在、少なくとも常染色体上に位置する12の血液型システムが明らかにされている。鶏の血液型に関する総説はすでに多くあり、育種への利用についての可能性も示唆されている^{1,2,3,4,5,6,7,8,9)}。血液型の研究には免疫遺伝学そのものに対する興味から進められている免疫生物学的基礎研究と遺伝的標識として用いる集団遺伝学的研究および応用的な育種技術的研究とがある。血液型から育種技術を考えるとき、あまりにも血液型の利用に期待をかけ過ぎたように思われるが、現在ではそれに対する正しい利用のしかたが生まれつつあると思われる。

血液型の育種への応用には血液型が個体識別としての利用と免疫生物学的意味をともなう現象にもとづく利用が考えられる。前者には品種および系統の特徴の把握、系統の純粋性の検定、コマーシャルチェックの特徴の把握、連関している量的形質に関係する遺伝子の選抜などがあげられる。後者には実際に組合わせ検定をおこなわずに組合わせ能力をある程度推定しうること、組織適合性との関連性にもとづく経済形質、ウィルス・レセプターとしての血液型による抗病性の育種などがあげられる。この総説では血液型の遺伝学的研究と育種への応用とのつながりを中心として述べることにする。

1. 血液型システム

動物の赤血球がもっている抗原には種特異性と個体特

異性があり、血液型とは同種属内の赤血球の個体変異を示すもので赤血球がもっている抗原の有無を抗体によって分類した型である。この定義は狭義の血液型で、ここで紹介する血液型はすべてこの血液型を意味する。血液型の分類のためには、血液型抗原を検出できる特異性の高い多くの抗血清が必要であり、抗血清によって検出される血液型抗原の相互の遺伝的支配関係を明らかにすることが重要である。現在、世界各国で用いられている血液型の分類は BRILES の研究に基礎を置いている。表1に示すように、BRILESによって分類されたA, B, C, D, E システムと GILMOUR によって見いだされた L システムが一般に使用されている^{1,2)}。一般には使用されていないが、H, I, J, K, P システムが BRILES によって追加された³⁾。最近、BRILESによって新たにRシステムが追加された¹⁰⁾。システムというのは血液型抗原を支配する遺伝子が染色体上にしめる位置すなわち遺伝子座と同じ意味である。血液型システムの記号についてはすでに世界各国ではほぼ統一した記号が用いられているが、個々の抗原（あるいは遺伝子）の名称については必ずしも一定していない。OKADA ら^{11,12,13,14)}はF, G, Hの3つのシステムを分析したが、のちにGシステムはBRILESのBシステム、FとHシステムは同一システムでBRILESのAシステムに属することが明らかにされた。GILMOUR¹⁵⁾によって独立のシステムとして報告されたNシステムは、Cシステムと同一の可能性が高い⁴⁾。FUJIO ら^{16,17,18)}はA, B, D システムと他の異った4つのシステム（未同定）を分析したが、このうちのFシステムはBRILESのCシ

表 1. 鶏 の 血 液 型 シ ス テ ム

シ ス テ ム (他の記号)	対 立 遺伝子	抗原の存在	連 関	発 表 者	岡田・藤尾による 対 立 遺 伝 子	備 考
A	多数	RBC	E, J	BRILES, GILMOUR	F, H, P	組織適合性 組織適合性
B (G)	多数	RBC, WBC, TCC		BRILES, GILMOUR	A, B, C, E, G, I, K, L, M, BM, MO	
C (N) (F)	多数	RBC, WBC	P, 冠毛, 優性白	BRILES, GILMOUR	C, W	
D	多数	RBC	H	BRILES	Q, S	
E	多数	RBC	A	BRILES	U, R	
H	H1, H2	RBC	D	BRILES		
I	I1, I2	RBC		BRILES		
J	J1	RBC	A	BRILES		
K	K1	RBC		BRILES		
L	L1, L2	RBC		GILMOUR		
P	P1	RBC	C	BRILES		ラウス肉腫 B ウイルス・レ セプター
R	R1	RBC		BRILES		

RBC: 赤血球 WBC: 白血球 TCC: 組織培養細胞

テムに属することが明らかになった。

血液型の遺伝を考える上に重要な問題は、複対立遺伝子が多いということである。血液型抗原の遺伝について、2つ以上の遺伝子が同一の遺伝子座にある場合、たとえば A^1 , A^2 , a (A^1 と A^2 は a に対して優性、 A^1 と A^2 は優劣の関係がなく共優性) の3つの遺伝子座を考えると、 A^1/A^1 , A^1/A^2 , A^1/a , A^2/A^2 , A^2/a , a/a の6種の遺伝子型が生じ、表現型は A^1 , A^1A^2 , A^2 , a となる。このような関係にある遺伝子を複対立遺伝子という。抗血清を用いて血液型を分類することは精度の高い抗原抗体反応を用いるのであるから、血液型抗原を定める遺伝子には複対立遺伝子が多いのは当然のものと思われる。A, B, C, D, E システムは複対立遺伝子からなっている。B システムでは抗原間の交叉反応がみられ、少なくとも21の血液型因子に分けられるが、その各々が単一の遺伝子に対応するのでなく、遺伝子としては[5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14, 21]とか[1, 2, 3, 4, 9, 13, 14, 21]とか[4, 6, 11, 12, 13, 15, 17, 19, 20]などのようにグループをなしている。これらのグループは B^1 , B^2 , B^{13} 遺伝子で、このような血液型因子のグループを phenogroup という¹⁹⁾。牛のBシステムの血液型、ヒトのRh式血液型で phenogroup がみつけれられ、各々の血液型因子に対する抗血清が得られている。鶏では血液型因子に対する抗血清作成には成功していない。血液型因子が隣接して連関しているそれぞれの遺伝子座があって各々の遺伝子座に血液型因子の単一の遺伝子があると考えられる。この隣接した遺伝子座は組換えがまれにしかおきないから、普通の遺伝子分析では1つの遺伝子座のようにみえるが、実際にはこれらの血液型因子を定める遺伝子のすべての組合わせ

があることになる。すなわち、隣接した遺伝子座数(血液型因子数)を n とすれば、複対立遺伝子として認識される遺伝子数は 2^n で、血液型因子の数が増すごとに急激に複対立遺伝子数が増加することになる。したがって、血液型遺伝子が血液型因子のグループであることから複対立遺伝子数が多数であることが説明される。HとIシステムは2抗原2遺伝子よりなり牛のFVシステムのようにO型がなく、表現型と遺伝子型と一致する。J, K, R システムは1抗原で、L, P システムでは2抗原が見い出されている。

血液型遺伝子座の間に連関があるかどうか——同一染色体上にあるかどうかを明らかにしておくことは、血液型を標識遺伝子として用いるためには重要である。12の血液型システム(遺伝子座)のうち、A-E-J 遺伝子座、D-H 遺伝子座、C-P 遺伝子座では連関がみられている^{3, 20, 21)}。また、C 遺伝子座は毛冠(Cr) 遺伝子座と連関がみられ²⁰⁾、Cr 遺伝子座より優性白(I) 遺伝子座に近い連関を示した¹⁸⁾。故に、これらの血液型遺伝子によって鶏染色体の8本が標識されるといえる。最近では、12の血液型システムのほかに植物性血球凝集素(PHA)や組織血球凝集素(THA)によって検出される赤血球型²³⁾、アロタイプの検出²⁴⁾、電気泳動法による血清蛋白質およびアイソザイム²⁵⁾が多く検出され、それらの遺伝様式が明らかにされるに至り、鶏染色体数 $n \approx 39$ の2分の1以上がこれらの遺伝子によって標識されるといえる。

2. 遺伝的標識としての血液型

1) 品種および系統の特徴

血液型構成から、ある血液型遺伝子がある品種に特異的に見い出されるものと、普遍的にどの品種にも見い出

図 1. Bシステム血液型構成による品種間の遺伝的類似関係

されるものとがあることが知られている。たとえば、 B^A 遺伝子は卵用鶏に多く見い出されるが、 B^G 遺伝子は普遍的分布を示している^{14,26)}。また、一般に白色レグホーン (WL) は B^A 遺伝子をもち B^B 遺伝子をもたない。横斑ブリマスロック (BPR) は B^A , B^G , B^K 遺伝子を、ロード・アイランド・レッド (RIR) とニューハンプシャ (NH) は B^G , B^K 遺伝子を、名古屋 (NG) は B^B , B^G 遺伝子を、白色ブリマスロック (WPR) と白色コーニッシュ (WC) は B^G , B^M 遺伝子をもっている。用いた抗血清に反応しない O タイプが NH, WPR, WC でみられる^{28,27)}。このように B システムだけでも品種の特徴を明らかにすることができる。血液型構成をもとにして、品種間の類似度を推定するために各 2 品種間の遺伝的距離を求めてみると、BPR と RIR, WC と WPR の遺伝的距離は小さく、WL と NG, WC と NG の遺伝的距離は大きかった (図 1)²⁷⁾。これは BPR と RIR, WC と WPR とに高い類似度がみられることを意味している。

同一品種内における系統の特徴を血液型構成から明ら

図 2. Bシステム血液型構成による白色レグホーンの系統間の遺伝的類似関係 (50% の類似度すなわち遺伝的距離 0.5 で 4 グループに分けられる)

かにすることができる。たとえば、WL の系統は B システムの血液型構成から、 B^A と B^G 遺伝子の頻度が高い AG タイプ、 B^A と B^M 遺伝子の頻度が高い AM タイプ、 B^A と B^K 遺伝子の頻度が高い AK タイプとそれぞれのタイプが混合したもの 4 つのグループに分けられる²⁶⁾。このように B システムの血液型だけでも系統の特徴を明らかにすることができる。血液型構成をもとにして、遺伝子頻度から遺伝的距離を求め作成した枝分かれ図は系統の分化の程度を推定する手法である²⁸⁾。系統の分化が著しい品種とそうでない品種がある。たとえば、血液型調査によって得られた各々の系統の B システム血液型遺伝子頻度をもとにして作成された枝分かれ図から、WL では大きく 4 グループ、WPR では 3 グループに分けられたが、BPR, RIR, NH, NG, WC では系統の分化は著しくなかった。図 2 は WL の 24 系統についての枝分かれ図を示す。また、同一系統から分けられ、相反反復選抜法がおこなわれた 2 系統間の遺伝的距離は大きく、コマーシャルチック生産に用いられている父系と母系との間の遺伝的距離が大きかったことは遺伝的距離を求めることにより実際に組合わせ検定をおこなわずに組合わせ能力をある程度推定しうることを示唆している。

2) 系統の純粋性の検定

血液型は動物の個体識別のための遺伝的標識である。実際に、新しい識別技術として牛、馬の育種登録事業に利用されている。鶏では牛、馬のように個体の経済的価値が大家畜ほど大きくないために血統登録として利用されにくい。しかし、品種および系統の特徴が集団の血液型構成から把握できるのであるから、大家畜における個体識別を集団識別としての利用が考えられる。系統内集団の血液型構成を明らかにすることは系統の純粋性 (集団の遺伝的整一性) を知る上に重要である。特に、種鶏あるいは原種鶏の整一性はコマーシャルチックの整一性を得るために要求される。血液型遺伝子が量的形質に関係する遺伝子と関連しているとすれば、血液型遺伝子の整一性は量的形質の整一性を推定する手段となる。

鶏の育種事業において、1 つの種鶏場で多くの系統が保持され、しばしば同時期に多くの系統の維持選抜のために孵化育成がなされている。このような状況のもとでは系統の異なる個体が混入する危険性が高い。たとえば、誤った個体の混入率が 8.89% あったことが血液型調査によって明らかにされている²⁹⁾。一般に種鶏場において 12~15% 程度誤った個体が混入する危険性が推定される。これが種鶏あるいは原種鶏で起こったとするとコマーシャルチックの著しい不整一性をもたらすことに

なる。したがって系統維持のために系統集団内の血液型構成を指標としての血液型の利用が重要である。多価免疫抗血清（未吸着の免疫血清を多種類混合したもの）を用いて系統の同定や差異を見い出すことができるという報告もある^{30,31)}。

3) コマーシャルチックの特徴の把握

コマーシャルチックの血液型を知ることは銘柄による特徴を知る上に重要であり、その時代に要求された経済形質と血液型との関連性を推定しうる。たとえば、1968～1973年に市販されたコマーシャルチック（レイヤー）の血液型調査から、Bシステムの血液型構成はどの銘柄においても1つあるいは2つのヘテロ型で占められ、銘柄によって構成される遺伝子が異なっていた。また、同一銘柄においてマレック病多発にともない構成される遺伝子に変化がみられた³²⁾。

3. 血液型と経済形質との関連性

血液型が経済形質と関係があるのではないかという考え方はかなり古くからあった。最初は血液型と体質が考えられたが、その後具体的な形質について比較研究されるようになった。鶏においても血液型と経済形質（受精率、孵化率、育成率、産卵率など）との関連性についての報告が多くなされている。

血液型と経済形質との関連性には遺伝学的に次の3つの場合が考えられる。

- A) 血液型遺伝子のヘテロ効果——血液型遺伝子座がヘテロであると、適応度あるいは特定の形質のヘテロシスが現われる場合
- B) 血液型遺伝子の多面発現——血液型遺伝子が経済形質に直接または間接に関与している場合
- C) 血液型遺伝子座位と経済形質を支配する遺伝子座との連鎖

以上3つのうち、A)については血液型の集団遺伝学的特性として、B)については免疫生物学的意味をとまなう現象として説明することができるのであとで述べることにする。C)について考える場合、経済形質は産卵数、卵重、体重などとして把握され、常に「程度の差」として取り扱われる量的形質である。この形質は多くの量的遺伝子によって支配され、遺伝子間の相互作用および環境による影響の結果として発現する。この量的形質と血液型との関連性は実際に取り扱えるのは主遺伝子との対応をもって解析された時のみに明らかにされる。また、血液型遺伝子の多面発現によるのか連鎖によるのかを区別しにくいことが多い。しかし、育種に利用する場合には多面発現と連鎖とは区別して用いることが重要である。

ALLENとGILMOUR³³⁾は2つの対立遺伝子 B^{13} と B^{14} と

が比較できるような遺伝子型の組合わせで交配して、孵化率、成長期と成熟後の生存率、産卵率について調べた。孵化率を除いた生存率、産卵率では遺伝的に異なった系統すべてにおいて B^{14} が有意に良い成績を示したと報告している。OKADAら³⁴⁾はBシステムの対立遺伝子の効果を比較し、 B^4 が産卵率と卵重とに有意に相関していることを示した。JOHNSONら³⁵⁾は産卵率について選抜された系統で血液型をしらべ B^4 をもつ個体は高い産卵率であったが、 B^7 をもつ個体は低かったと報告している。PAPPら^{36,37)}は産卵数と卵重に対する血液型遺伝子の効果をしらべ、卵重については有意な効果がみられなかったが、産卵数について A^1 と B^4 が優れ、 B^{13} は産卵数を低める傾向があると報告し、さらに研究を続け、 A^2 、 A^6 、 B^5 は高い産卵性と関連しており、 A^2 と B^4 をもつ個体は重い卵重を示したと報告している。BRILES³⁸⁾は D^1/D^1 の卵重が D^2/D^2 より2.3 g重く、 D^3/D^3 より1.1 g重いという結果を報告している。MURAVIEVら³⁹⁾は B^X が含まれる遺伝子型のものは高い産卵率を示し、この結果が系統によって強かったり弱かったりと報告している。一方、ALIEN⁴⁰⁾は産卵能力に関してH6系では B^7 が B^6 より良い成績を示したがH13系では逆に B^6 が良い成績を示したと報告している。McDERMID^{41,42)}はBシステムの遺伝子型が1:1:1:1の比に分離する交配形式を用いて産卵数、体重などの経済形質との比較をおこなった。遺伝子型間に有意な差が存在するものが見い出されたが、その効果は交配形式によって変化した、また母体効果による部分もかなりあると推測している。さらに研究を続けて、見い出される有意な差は必ずしも一定の傾向がみられないと結論している。以上の結果を総括してみると、Bシステムが産卵性に関連している可能性があり、系統によってその効果が変わる事実から、B血液型遺伝子座に近接した産卵性に関与する主遺伝子の存在が考えられる。これに関連して、BRILES³⁸⁾はD遺伝子座に近接した卵の大きさを支配する主遺伝子の存在を示唆している。最近、NORDSKOGら⁴³⁾は B^1/B^1 血液型が成鶏の高い死亡率をもたらすことをみつけ、Bシステムの遺伝子型が4つのホモ型と6つのヘテロ型が分離するWLの集団において、血液型と成鶏の死亡率および産卵との関連性をしらべた。 B^1/B^1 血液型が産卵率が低く(40.4%)死亡率も高かった(54.0%)ことから、B血液型遺伝子座に適応遺伝子座が連鎖していると説明している。

4. 血液型の集団遺伝学的特性

血液型遺伝子頻度が品種または系統によって差のあることは明らかで、これを用いて集団の構造分析などがおこなわれ、鶏においても血液型の多型現象が知られてい

る。鶏の近交系をしらべると、かなり高度に近交された系統においても必ずといってよいほど血液型遺伝子の分離が見い出される^{15,44)}。FUJIO と KONDO は WL の閉鎖集団として維持されている 24 系統の B システム 血液型をしらべ、各系統は 2 つあるいは 3 つの対立遺伝子の組合わせで構成され維持されていることを明らかにした。なおこれらの集団内ではヘテロ個体が理論値より多いことを報告している。OKADA と MATSUMOTO⁴⁵⁾ は相反反復選抜法によって育種されている 2 系統について 3 世代にわたって B システム血液型の遺伝子型の推移を追跡し、ヘテロ個体の頻度がその期待値よりも明らかに高く、それをさらに産卵性について選抜をおこなうとヘテロの頻度が一層高まることを報告している。このようなことから、B システムの血液型はヘテロの適応度が高いことによって維持されている平衡多型であると考えられている。

B システムにおいてヘテロ効果が孵化率、生存率、産卵率において見い出されている。BRILES⁴⁶⁾ は後代の B システム血液型のヘテロ個体が 0, 50, 75, および 100% になるような交配形式において、孵化率がそれぞれ 46, 62, 71, および 78% となり、ヘテロの割合が多い組合わせほど高い孵化率を示したと報告している。成長期と成熟後の生存率について、BRILES と ALLEN⁴⁷⁾ は B システム血液型がヘテロのものがホモのものに比べて優れていることを示した。しかし、ホモの遺伝子型によって生存率の順位が成長期と成熟後では逆転することから、彼らは遺伝子の優位性の時期による交替がヘテロシスの一因であるかも知れないと示唆している。ALLEN と GILMOUR³³⁾ は生存率や産卵能力に B システムの血液型遺伝子組合わせが有効な効果をもつことを示した。MORTON ら⁴⁸⁾ は B システムの遺伝子型と孵卵中の死亡率との間には非常に高い関係があり、そのヘテロ効果は超優性によるものとした。FUJIO^{49,50,51)} は血液型の固定した近交系間交雑を用いて B システムの血液型と他のシステムの血液型および形態的形質(羽装, 冠形など)のヘテロ効果をしらべ、ヘテロの遺伝子型が有利と考えられる遺伝子座の 1 つが B システムの血液型であることを明らかにした。ヘテロ個体の優位性は孵化時にみられ、遺伝子型と孵化率との関係によった。すなわち、ホモ個体の孵化率がヘテロ個体に比べて低く、ホモ個体の孵化率の低下は孵卵 16~21 日目における死亡に起因した。

以上の研究を総合して考えてみると、A システムと産卵数⁵²⁾、L システムと受精率^{2,53)}などの 2, 3 の報告があるが、鶏の B システムは適応度と何らかの形で関連していることは明らかで、ヘテロ個体はホモ個体より高い適応度をもっている。特に、孵化率および生存率に関連性

がみられる。組合わせ能力を考える上に、系統間の B システムの血液型構成がお互に異なるように組合わせをすることが孵化率および生存率に有効と考えられる。

5. 血液型と組織適合性

1) 血液型と移植

鶏の血液型が組織適応性に関与していることを見出したのは SCHIERMAN と NORDSKOG⁵⁴⁾ である。彼らは血液型遺伝子のわかった系統を用いて、孵化後 16 日令の雛で皮膚移植をおこなった。B システムの血液型がお互に異なっている雛の間で移植をおこなうと、移植された皮膚は手術後 12 日目に拒絶反応を示し脱落した(B システムについて不適合のもの)。しかし、B システムの血液型がお互に同じである雛の間では A, H, L システムが異なっているにもかかわらず、手術後 40 日目においても生着していた(B システムについて適合のもの)。B システムが移植に関与していることはその後多くの研究者によって確認された^{55,56,57)}。C システムについては CRITTENDEN ら⁵⁸⁾ は否定的な結果を報告したが、SCHIERMAN と NORDSKOG⁵⁹⁾ は B システムほど強くないが組織適合性座であることを見出ししている。B および C システムの抗原は他のシステムと異って赤血球のみならず白血球と組織細胞にも存在するという事実からも組織適合性に関与することが傍証される^{60,61)}。

成鶏の血液(白血球)を孵卵中の胚または漿尿膜上に注入すると、その胚の脾臓が肥大したり、漿尿膜上にホーカスが生じる現象がみられる。これは通常組織移植と逆の関係になっている免疫反応で、移植組織対宿主反応(GVH 反応)という。B システムが組織適合性座であることは、この GVH 反応においても確認された^{62,63,64,65)}。C システムについては GVH 反応に関与している可能性がある⁶³⁾。GVH 反応を用いて近交系の純粋性を検定することが容易であるという報告がある⁶⁶⁾。

2) 血液型と受精

受精現象には免疫(組織適合性に類似した現象として)が関与していることが考えられる。たとえば、ウニの卵と精子の表面には特異な反応物質が存在し、これらの物質が抗原抗体反応の形で互に作用し、卵と精子の融合が生じ精子が卵膜内にとりこまれることが知られている。マウスにおいて精子および卵子に組織適合性抗原(H-2)が存在することが報告されている^{67,68,69)}。鶏では精子に B および C システムの抗原が存在していることが示されている⁷⁰⁾。

血液型と受精率との関連性については L システムがあげられ、これはヘテロ効果によると結論されている^{2,53)}。最近、B システムの血液型と受精率との関連性について

の研究が、MORTON と GILMOUR⁷¹⁾ によってなされた。彼らは雄の遺伝子型と同じ遺伝子型をもつ雌に交配した場合より異った遺伝子型をもつ雌に交配した場合の方が受精率が高いことを示し、これは組織適合性と同じ現象として説明している。血液型と受精率についての研究は今後組織適合性に注目してなされるべきであろう。

3) 血液型と抗体産生

最近の抗体産生の遺伝に関する研究の結果、マウスで免疫応答を支配する Ir (Immune response) 遺伝子の存在が知られるようになり、この遺伝子は H-2 遺伝子座の中に存在することがわかり、Ir-1 遺伝子といわれている⁷²⁾。鶏では B システムの血液型と抗体産生との関連性が報告されている。PEVZNER ら⁷³⁾は B^1/B^1 、 B^1/B^2 、および B^1/B^9 の成鶏にサルモネラ菌と牛血清アルブミンの混合物を投与して、これらの抗体産生をしらべ、抗サルモネラ抗体において B^1/B^2 は B^1/B^1 より高い抗体価を示したと報告している。彼らは B^1 ヘテロ個体が B^1 ホモ個体より抗体産生がよいことは成鶏の生存性が高いことによると説明している。藤尾と安藤⁷⁴⁾は同種免疫による免疫応答の遺伝的解析を試みた。静注した血球に対する抗体産生の程度に系統差がみられ、その系統差は donor-recipient 間の血液型遺伝子の異なる程度によって生ずるのではなく recipient の遺伝的要因によった (図 3)。さらに、これらの 2 系統の F_2 分離個体間で免疫して抗体産生の程度をしらべ、B システムの血液型と抗体産生の程度が関連していた。これはマウスの Ir-1 遺伝子と同じ Ir 遺伝子の存在を示している。また、異種免疫においても同じ傾向が示されている⁷⁵⁾。免疫応答の解析は抗病性

育種の 1 つの手がかりとなろうし、この方面の研究は将来に期待される。

6. 血液型と抗病性

血液型と抗病性との関連性がみられた研究は白血病とマレック病で報告されている^{76,77,78,79)}。HASEN ら⁷⁶⁾は B システムの血液型が B^{19}/B^{19} 、 B^{19}/B^{21} 、 B^{21}/B^{21} に分離するような交配形式を用いて、孵化直後の雛にマレック病原を接種して 8~12 週令までの死亡率をしらべ、 B^{19} をもつ個体は 29.0%、 B^{21} をもつ個体では 16.0% の結果を得た。さらに、野外での自然感染による調査においてもマレック病による死亡率が B^{21} をもつ個体より B^{19} をもつ個体の方が高い結果を得て、彼らは B^{21} をもつ個体より B^{19} をもつ個体がマレック病にかかりやすいと結論した。NISHIMURA ら⁷⁸⁾は自然感染において内臓型白血病とマレック病による死亡率が B^A をもつ個体がもたない個体より低いことを報告している。最近、JOHNSON⁷⁹⁾は B^2 と B^5 が 50% づつ分離する WL R ラインにおいて 1963 年の調査で B^5/B^5 が B^2/B^2 と B^2/B^5 よりライフスパンが短いことをみつけ、 B^5/B^5 がコレック病に対して感受性が高いことによるとした。また、1965 年の調査で同じ傾向を認めたが、新しい血液型遺伝子 B^X の存在をみつけ、 B^5/B^X が B^2/B^5 と同じライフスパンであったので、 B^X は B^5 より突然変異によって生じたとした。彼は B^X 抗原が B_5 抗原物質の一部が変化してマレック病に対する抵抗性を獲得したと考えた。

これらの研究を総合してみると、少なくとも B システムの血液型が何らかの形で白血病、マレック病に対する抵抗性と関連していると考えられる。この関連性は免疫

図 3. 同種免疫による抗体産生の系統差 (▲抗原注入)

表 2. tvb I^e 遺伝子座と R1, gs 抗原との関係

遺伝子座		感受性		抗原	
tvb	Inhibitor	B ウィルス	E ウィルス	R1	gs
<i>b^{s1}/-</i>	<i>I^e/-</i>	S	S	+	+
<i>b^{s2}/-</i>	<i>I^e/-</i>	S	R	-	+
<i>b^r/b^r</i>	<i>I^e/-</i>	R	R	-	+
<i>b^{s1}/-</i>	<i>i^e/i^e</i>	S	S	+	+
<i>b^{s2}/-</i>	<i>i^e/i^e</i>	S	S	-	-
<i>b^r/b^r</i>	<i>i^e/i^e</i>	R	R	-	-

応答の違いによるのかまたは血液型抗原がウィルスが細胞に吸着侵入することができるか否かを決定するそのウィルスに特異的なレセプターであるという2つの仮説が考えられる。

最近、ラウス肉腫ウィルスの感受性に関する研究でRシステムの血液型抗原がレセプターであることが明らかにされた⁸⁰⁾。ラウス肉腫ウィルスのサブグループA, B, CおよびEウィルスに対する宿主細胞の感受性と抵抗性を支配する遺伝子座 (tv) がみつけれ、それぞれ tva (*a^s, a^r*), tvb (*b^s, b^r*), ……と記載された^{81,82,83,84,85)}。宿主細胞のそれぞれの tv 座の感受性遺伝子 s は抵抗性遺伝子 r に対して完全あるいは不完全優性であり、培養された細胞あるいは生体内細胞のウィルス・レセプターを支配している。tvb 座と tve 座は同一である^{86,87)}。CRITTENDEN^{86,87)}はAとBウィルスの感受性を支配する tva と tvb 座の遺伝子が分離している RPRL ライン 100 においてRシステムの血液型とBウィルスの感受性との関連を明らかにした。すなわち、R1 抗原をもつものはBウィルスに対して感受性があり、もたないものは抵抗性であった。しかし、Dekalb ライン 2 においては R1 抗原をもつ個体は感受性であるが、もたない個体に感受性のものと抵抗性のものとが分離していた。彼らはBウィルスに対する感受性遺伝子 tvb^s が2つに分けられるとし R1 抗原の存在による感受性遺伝子 tvb^{s1} と R1 抗原をもたない感受性遺伝子 tvb^{s2} とした。

E ウィルスの感受性は tve (tvb) 遺伝子座と感受性を抑制する I^e 遺伝子座の2つの遺伝子によって支配されている⁸⁶⁾。I^e 遺伝子は鳥類のRNA腫瘍ウィルス群の感染に関連した抗原複合体である gs (Group-specific) 抗原を支配する gs⁺ 遺伝子と同一であり、また、R1 抗原が I^e 遺伝子の存在なしに gs 抗原の出現に関与していることが明らかにされた⁸⁷⁾。tvb, I^e 遺伝子座と R1, gs 抗原との関係を表3に要約する。

ラウス肉腫ウィルスの例のように、血液型と抗病性と

の関連性において血液型抗原がウィルス・レセプターであるという観点にたつて抗病性の育種を考える必要がある。

遺伝学が育種の基礎学であるということは、すでに常識となっていることであるが、遺伝学と育種とのつながりには大きな空間がみられる。鶏の血液型についても例外ではない。血液型の研究は遺伝現象の1つ1つについてかなりの研究がなされているが、育種への応用のためにはこれらの1つ1つの遺伝現象をいかにして総合するかということが将来に残された大きな課題である。

文 献

- 1) BRILES, W. E., World's Poultry Sci J 16: 223-242. 1960.
- 2) GILMOUR, D. G., Brit Poultry Sci 1: 75-100. 1960.
- 3) BRILES, W. E., Ann NY Acad Sci 97: 173-183. 1962.
- 4) GILMOUR, D. G., Ann NY Acad Sci 97: 166-172. 1962.
- 5) 岡田育穂, 日畜会報 34: 85-93. 1963.
- 6) McDERMID, E. M., Vox Sang 9: 249-267. 1964.
- 7) NORDSKOG, A. W., World's Poultry Sci J 20: 183-192. 1964.
- 8) GILMOUR, D. G., Agricultural Science Review 7: 13-22. 1969.
- 9) 光木孝次, 家禽会誌 6: 59-67. 1969.
- 10) BRILES, W. E., and L. B. CRITTENDEN, Poultry Sci 50: 1558. 1971.
- 11) MATSUMOTO, K., and I. OKADA, Japan J Genet 36: 257-267. 1961.
- 12) OKADA, I., S. TAKAGI, and K. MATSUMOTO, Japan J Genet 37: 102-109. 1962.
- 13) 岡田育穂, 北大農場報告 15: 1-8. 1967.
- 14) OKADA, I., and E. M. McDERMID, Jap J Zootech Sci 41: 319-325. 1970.
- 15) GILMOUR, D. G., Genetics 44: 14-33. 1959.
- 16) FUJIO, Y., K. KANO, and K. KONDO, Japan J Genet 45: 23-33. 1970.
- 17) FUJIO, Y., and Z. A. EZZELDIN, Jap J Zootech Sci

- 45: 412-418. 1974.
- 18) FUJIO, Y., ABRI 3: 26-28. 1974.
- 19) HÁLA, K., and F. KNÍŽETOVÁ, XIIth Europ Conf Anim Blood Grps Biochem Polymorph 385-387. Warsaw. 1968.
- 20) BRILES, W. E., Poultry Sci 37: 1189. 1958.
- 21) BRILES, C. O., and C. P. SEET, Proc XII Inter Congr Genet 1: 278. Tokyo. 1968.
- 22) BRILES, C. O., W. E. BRILES, and J. H. QUISENBERRY, Poultry Sci 29: 750. 1950.
- 23) 藤尾芳久, SABCO J 1: 21-27. 1965.
- 24) SAKALBA, D., Arch Immun Ther Exp 16: 1-11. 1968.
- 25) 岡田育穂, 家禽会誌 9: 59-69. 1972.
- 26) FUJIO, Y., and K. KONDO, Jap J Zootech Sci 41: 593-600. 1970.
- 27) NATSUME, N., Y. FUJIO, and K. KONDO, Jap J Zootech Sci 43: 712-718. 1972.
- 28) FUJIO, Y., Jap J Zootech Sci 44: 174-180. 1973.
- 29) PAPP, M., XIth Europ Conf Anim Blood Grps Biochem Polymorph 455-458. Budapest. 1970.
- 30) MITSUMOTO, T., and Y. YAMADA, Poultry Sci 40: 1701-1704. 1961.
- 31) BRILES, W. E., World's Poultry Sci J 27: 120-131. 1971.
- 32) FUJIO, Y., ABRI 2: 18-19. 1973.
- 33) ALLEN, C. P., and D. G. GILMOUR, Genetics 47: 1711-1718. 1962.
- 34) OKADA, I., T. HASEGAWA, S. SEKIDERA, H. SHIMIZU, and Y. HACHINOHE, Jap J Zootech Sci 37: 302-311. 1966.
- 35) JOHNSON, L. W., C. H. MOORE, and G. J. COTTIER, Poultry Sci 48: 1827. 1969.
- 36) PAPP, M., Magy Ao Lapja 23: 580-583. 1968.
- 37) PAPP, M., L. SZAJKÓ, and J. SCHMIDT, XIIth Europ Conf Blood Grps Biochem Polymorph 491-498. Budapest. 1972.
- 38) BRILES, W. E., Poultry Sci 51: 1788. 1972.
- 39) MURAVIEV, V. I., S. SAMODELKINA, and I. SOVETOVA, XIIth Europ Conf Blood Grps Biochem Polymorph 499-500. Budapest. 1972.
- 40) ALLEN, C. P., Ann NY Acad Sci 97: 184-193. 1962.
- 41) McDERMID, E. M., Blood Groups of Animals 173-178. 1965.
- 42) McDERMID, E. M., Polymorphisms Biochimiques des Animaux 223-230. 1966.
- 43) NORDSKOG, A. W., W. A. RISHILL, and D. M. BIGGS, Genetics 75: 181-189. 1973.
- 44) BRILES, W. E., C. P. ALLEN, and T. W. MILLEN, Genetics 42: 631-648. 1957.
- 45) OKADA, I., and K. MATSUMOTO, Japan J Genet 37: 267-275. 1962.
- 46) BRILES, W. E., Genetics 39: 961-962. 1954.
- 47) BRILES, W. E., and C. P. ALLEN, Genetics 46: 1273-1293. 1961.
- 48) MORTON, J. R., D. G. GILMOUR, E. M. McDERMID, and A. L. OGDEN, Genetics 51: 97-107. 1965.
- 49) FUJIO, Y., Japan J Genet 46: 181-189. 1971.
- 50) 藤尾芳久, 「実験動物の開発・改良」シンポジウム講演集 44-53. 1972.
- 51) 藤尾芳久, 日畜会報 44 (別号): 49. 1973.
- 52) SHULTZ, F. T., and W. E. BRILES, Genetics 38: 34-54. 1953.
- 53) DeSILVA, P. L. G., Genetics 51: 41-48. 1965.
- 54) SCHIERMAN, L. W., and A. W. NORDSKOG, Science 134: 1009-1009. 1961.
- 55) CRAIG, J. V., E. M. McDERMID, Transplantation 1: 191-200. 1963.
- 56) GILMOUR, D. G., Heredity 18: 123-124. 1963.
- 57) GLEASON, R. E., and R. C. FANGUY, Transplantation 2: 509-514. 1964.
- 58) CRITTENDEN, L. B., L. W. JOHNSON, and W. OKAZAKI, Transplantation 2: 362-374. 1964.
- 59) SCHIERMAN, L. W., and A. W. NORDSKOG, Transplantation 3: 44-48. 1965.
- 60) SCHIERMAN, L. W., and A. W. NORDSKOG, Science 137: 620-621. 1962.
- 61) BENDA, V., K. HÁLA, and I. HLOZÁNEK, XIIth Europ Conf Blood Grps Biochem Polymorph 437-440. Budapest. 1972.
- 62) JAFFE, W. P., and E. M. McDERMID, Science 137: 984. 1962.
- 63) FUJIO, Y., Japan J Genet 45: 225-232. 1970.
- 64) FUJIO, Y., Symposium on Immunobiology 4: 43-45. 1970.
- 65) SCHIERMAN, L. W., World's Poultry Sci J 21: 6-11. 1965.
- 66) SHARON, R., Poultry Sci 44: 1612-1614. 1965.
- 67) VOJTISKOVÁ, M., Nature 222: 1293-1294. 1969.
- 68) GOLDBERG, E. H., T. AOKI, E. A. BOYSE, and D. BENNETT, Nature 228: 570-572. 1970.
- 69) SIMMONS, R. L., and P. S. RUSSEL, Ann NY Acad Sci 129: 35-45. 1966.
- 70) 光本孝次, 家禽学会春季大会要旨 23-24. 1965.
- 71) MORTON, J. R., and D. G. GILMOUR, Theoretical and Applied Genetics 42: 111-118. 1972.
- 72) McDEVITT, H. O., and M. LANDY, Genetic Control of Immune Responsiveness 1-131. Academic Press. NY. 1972.
- 73) PEVZNER, I., M. L. KAEERLE, and A. W. NORDSKOG, Poultry Sci 52: 2073. 1973.
- 74) 藤尾芳久・安藤忠司, 遺伝学雑誌 49: 288-289. 1974.
- 75) 佐藤孝二, 未発表
- 76) HASEN, M. P., J. N. VAN ZANDT, and G. R. J. LAW, Poultry Sci 46: 1268. 1967.
- 77) BREWER, R. N., C. M. MOORE, and L. W. JOHNSON, Poultry Sci 48: 1790. 1969.
- 78) 西村一三・鎌田浩一・長谷川 保・藤尾芳久, 日畜会報 42: (別号): 105. 1971.
- 79) JOHNSON, L. W., Poultry Sci 52: 2045. 1973.

- 80) CRITTENDEN, L. B., W. E. BRILES, and H. A. STONE, Science **169**: 1324-1325. 1970.
- 81) CRITTENDEN, L. B., W. OKAZAKI, and R. H. REAMER, Nat Cancer Inst Monogr **17**: 161-177. 1964.
- 82) PAYNE, L. N., and P. M. BIGGS, Virology **29**: 190-198. 1966.
- 83) RUBIN, H., Virology **26**: 270-276. 1965.
- 84) PAYNE, L. N., and P. M. BIGGS, J Gen Virol **7**: 177-185. 1970.
- 85) PAYNE, L. N., and P. K. PANI, J Gen Virol **13**: 253-259. 1971.
- 86) PAYNE, L. N., P. K. PANI, and R. A. WEISS, J Gen Virol **13**: 455-462. 1971.
- 87) CRITTENDEN, L. B., E. J. WENDEL, and J. V. MOTTA, Virology **52**: 373-384. 1973.