家禽卵管の構造と機能

田 村 達 堂

広島大学水畜産学部，福山市 720

Structure and Function of the Domestic Fowl Oviduct

Tatsudo TAMURA

Faculty of Fisheries and Animal Husbandry,
Hiroshima University, Fukuyama-shi 720

はじめに

家禽の産卵現象および卵の構造についての知識は人間生活に密着したものであって、これらについての学問大系も長い歴史における日常的な一般的観察の蓄積を基礎として進展してきたといえる。

家禽の卵は、卵黄、卵白、卵殻の3部に大別され、卵巣で成熟した卵子を含む卵黄が排卵され、それが卵管に取りこまれ、約1日を要する卵管経過中に卵黄周囲に卵白が、その外側に卵殻膜を含む卵殻が形成され、完成卵として放卵される。すなわち、卵巣、卵管の別個な器官が臓器相関性の下に継続的に卵形成を行い、両臓器における卵形成過程は不分離のものではあるが、本稿では卵管について限定する。今日まで卵管ならびに卵の構造に関しては膨大な論文が報告され、それらの基本的構造は成書¹⁻⁴⁾にも記載されているように確立していると考ええる。ここでは卵形成の場としての卵管の観点から卵管の分泌と卵形成との関係、受精の場としての卵管の観点から卵管と精子の関係を中心に述べる。それらの研究は大多数がニワトリを対象になされたものであり、他の家禽種についても質的にはニワトリと共通するものが多い。明記しない限りニワトリおよびそれに共通するパターンの内容である。

1. 卵形成および卵管区分の概要

多数の報告に基づいて算定したニワトリ標準卵⁵⁾の重量は58gで、そのうち卵黄が19g、卵白が33.2g、卵殻膜・卵殻が5.8g（卵殻は約5g）を占め⁵⁾、卵管から卵に加わる物質は最低39gは必要となる。さらに卵白の89%

が水分、11%（3.8g）が固形分（蛋白が92%）で、卵殻の99%が固形分で、その98%がほとんどすべて炭酸カルシウム（カルサイト）である⁵⁾。したがって、卵管分泌物は量的には、水分、炭酸カルシウム、蛋白によって特長づけられ、それらに炭水化物、脂質、無機物が加わる。卵が卵管を下行するのに伴って、特異的部位から、かつ各卵に対してほとんど一定した量の分泌物が卵に付加され、卵内、外の複雑な機構によって卵の器質化が進行して完成卵となる。

鳥類卵管は左側のミュラー氏管から発生したものであり³⁾、哺乳類雌性生殖道と比較することは構造上、機能上困難である。家禽卵管は上位から漏斗部、膨大部、峡部、子宮部、陰部の5部に大別され、機能的特長から膨大部を卵白分泌部、峡部を卵殻膜分泌部、子宮部を卵殻分泌部または卵殻腺とも称する¹⁻⁴⁾。この機能的名称は、たとえば膨大部で形成される卵白量は完成卵卵白の半量に過ぎず、残余は峡部および子宮部で付加されるので、必ずしも厳密なものではない。ともあれ、卵管各部におけるマクロ的卵形成過程は、主として1930年代になされた各部での卵形成状態、各部の卵通過時間、卵管の部分的切除によって生じる卵形成の変化、などの一連の研究⁶⁻¹⁹⁾によって解明され、機能的名称も卵管各部の特長を示すものとして使用されるようになった。卵の通過時間は⁶⁾、漏斗部で0.25—0.5、膨大部で2—3、峡部で1.25、子宮部で18—20、全体で約25時間とされている。

卵管の組織学的研究はその古典的報告²⁰⁻²³⁾からすでに卵構成物質の由来に関心が集中し、分泌組織についての詳細な観察がなされ、卵形成と卵管分泌組織との関係

の集大成的論文²⁴⁾が報告されるに至った。現在卵管の分泌現象については、電子顕微鏡（電顕）的研究ならびに組織化学的研究によって漸次解明されつつあるが、上記の古典的な光学顕微鏡（光顕）的研究成果は、依然としてそれらの基礎的なものとして位置づけられている。

2. 卵管各部の卵形成

卵が通過する卵管腔に面する卵管粘膜上皮は、線毛細胞および非線毛の粘液細胞（杯細胞）の2種により構成されるが、漏斗部上位と腔部を除く各部では両細胞が交互に配列し、漏斗部上位と腔部では線毛細胞が多い^{3,24)}。各部の粘液細胞は粘液を分泌するが、線毛細胞で分泌が明瞭なものは子宮部のものである^{3,24)}。粘膜上皮下の粘膜固有層中には、上位を除く漏斗部、膨大部、峡部、子宮部、腔部上位の各部で管状腺が分布するが、腺細胞に分泌顆粒が出現して分泌が明瞭に認められるものは、漏斗部下位から膨大部に分布するもの、および峡部に分布するものであり^{3,24)}、前者は卵白形成に、後者は卵殻膜形成にそれぞれ関与することは疑いのないことであろう^{3,20-4)}。有形の有機物を分泌する各部の粘液細胞ならびに子宮部腺毛細胞については、卵構成有機成分の形成との関係から検討がなされ、それらの意義については解明されつつあるが、卵中の水分および無機物の卵管組織中の輸送経路ならびに卵への付加・沈着機転については、それらが有形物として捕えることができないため、組織および細胞構造との関係ではほとんど推測の域を脱していない現状である。

(1) 卵白形成と漏斗部および膨大部

完成卵卵白は、カラザ層、カラザ、内水様卵白、中濃厚卵白、外水様卵白の構造に分かれるが¹⁾、卵白33.1g中、中濃厚卵白が57、外水様卵白が23、内水様卵白が17、その他が3%（重量比）を占める⁹⁾。卵白各部の水分含有率には大差はなく¹⁾、蛋白組成についても濃厚卵白およびカラザにオボムチンが豊富であることを除いてほとんど近似である²⁵⁾。カラザには索状に、濃厚卵白には層状に細線維が配列し、それによって固いゲル状態が保たれるが^{8,11,16)}、この細線維はオボムチンと考えられる²⁵⁾。近年卵白の蛋白組成に関する研究が発展し、約20種の分画が得られ、その13種についてはアミノ酸組成も含めた定量的数値が明らかにされている²⁶⁾。卵白蛋白中量的に多いものはオボアルブミン（54%）、オボトランスフェリン（12-13%）、オボムコイド（11%）である²⁶⁾。

卵管中の卵白形成を要約すれば^{1,5,26,27)}、卵黄が漏斗部を通過する間に、卵黄周囲には卵白が付着し、膨大部ではそれに多量の卵白が沈着する。しかし、膨大部末端の卵の卵白量は完成卵卵白の半量で、蛋白濃度はその2倍

で、卵白の層分化、カラザ形成は認められない。峡部での卵殻膜形成中ならびに子宮部での卵殻形成の初期（約6—8時間）にカリウム、ナトリウム、グルコースなどを含む水分が卵白に付加され、卵白塊が膨化しつつ、それと平行してなされる卵の回転運動によって、カラザの形成ならびに卵白の層分化が進行すると考えられている。したがって、卵白の形成は卵白分泌部に限局するものではなく、卵管のほとんど全域の機能によってなされるものである。卵白の水分以外の主要成分である蛋白のほとんどが膨大部で産生されることから、この部が卵白分泌部と称される。

漏斗部中位から膨大部末端までは管状腺が連続的に分布するが³⁾、漏斗部中位（頸部）から下位に分布する漏斗部腺^{3,28,29)}、はカラザ腺²⁴⁾、スパームネスト³⁰⁾とも称され光顕的には分泌物が微量であるか^{24,28)}、または証明できない³¹⁾。電顕的には分泌性細胞が示唆され、かつ粘液分泌細胞に近い^{28,29)}。この腺がカラザ物質を分泌するという考え²⁴⁾を支持する証拠は分泌能力の程度と分泌物の性質からは得られていない。むしろ下記のように精子との関係がより強いと考えられる。

膨大部に分布する管状腺（膨大部腺²⁴⁾）には分泌顆粒が顕著で、すでに漏斗部下位で漏斗部腺に混在して出現し²⁴⁾、漏斗部と膨大部は移行関係を示す。膨大部腺は卵形成周期に平行して分泌物の著しい増減を示し、卵の通過時に多量の分泌物が放出され、その後、次卵の下行まで分泌物の形成と蓄積がなされることから、卵白物質の分泌を営むことが明白となった²⁴⁾。電顕的には、小器官の構造ならびに顆粒形成過程について典型的な蛋白分泌細胞であること、卵形成周期と平行した細胞生理相を有していることが明らかになった^{29,32)}。これらの諸像は、1個ごとの卵に必要な卵白物質を産生、放出し、長期間貯蔵するものでないことも示唆している。

漏斗部（上位の腹腔開口部付近を除く）粘膜上皮粘液細胞は一定の型のものであるが^{3,24)}、膨大部では上位から下位に進むに伴ってその粘液細胞は大型化し^{3,24)}、特に末端では著しく発達した粘液細胞が分布するため粘液領域²⁴⁾とも称される。漏斗部、膨大部の粘液細胞は活発な分泌を行い²⁴⁾、分泌物は硫酸酸性粘液多糖類に富む^{29,31,33-35)}。これらの粘液細胞の分泌活動が卵形成周期と同調することが光顕的にも²⁴⁾、電顕的にも^{29,32)}に示され、卵白形成に関与することは明らかと考えられる。

以上に述べたように、漏斗部中位から膨大部末端まで卵白物質の産生を連続的に行うと考えられるが、卵白構成蛋白それぞれの産生についての分泌細胞の特異性あるいは部位特異性などについては確証となる実験的事実に

乏しい。膨大部腺の分布が広く分泌量も多いことから、それが主要成分のオボアルブミンを分泌すると考えるのは自然である。最近、分泌物形成過程と分泌物の構造に基づいて膨大部腺細胞の種類が検討され、最も多数を占める型の細胞がオボアルブミン分泌細胞であることが示され^{29,32)}、また、免疫組織化学的にも同細胞が同定されつつある³⁶⁾。しかし、他の蛋白についてはリゾチーム(卵白蛋白中 3.5%)分泌細胞が推測される²⁹⁾程度である。粘液細胞については細線維状分泌物の形成³²⁾、粘液多糖類の性状^{29,32)}から、それがオボムチン(卵白蛋白中 1.5—2.9%)を分泌すると考えるのが妥当であろう。免疫組織化学的にも同細胞のアビジン(卵白蛋白中微量)分泌も示された³⁶⁾。

卵白は子宮部で完成されるが、そこでの水分、無機物の付加には種々の要因が作用し合うと考えられる³⁶⁾。水分、無機物の組織からの放出については直接的証明は全くない。ただ、子宮部の管状腺(子宮部腺)がイオン分泌型細胞^{37,38)}と考えられ、間接的にはこれが最も結びつきやすい。峽部と子宮部の移行部の管状腺がグリコーゲンに富み、それが卵白に付加されるグルコース源であることも示唆されている³⁹⁾。

(2) 卵殻膜形成と峽部

卵殻膜構造については古くから多くの研究がなされ、それらは詳細に整理されている¹⁾。卵殻膜の厚さは個々の卵、卵部位によっても変異が大きいが 60—125 μ であり⁴⁰⁾、外卵殻膜が厚く、内卵殻膜が薄く、1例では前者が 50 μ 、後者が 20 μ である⁴¹⁾。内、外卵殻膜はそれぞれ線維性網工の層板が重積して構成される。層板数は報告により差があり^{41—43)}、卵殻膜形成過程を考える上で興味があるが、部位などによる差か、標本作製の差かは不明である。

層板構成線維の配列、層板間の結合様式などについては電顕の研究が進み、特に走査電顕像はその立体構造を明瞭に示している^{41,44—48)}。線維は外卵殻膜で直径約 1 μ で、内卵殻膜ではそれより細いが、いずれも線維中心に芯が、その周囲に外套が存在する 2重構造である^{39,42,44—47)}。

内卵殻膜は外水様卵白を包み、卵の両端ではカラザと結合するが、卵白と卵殻膜内面との間には境界層^{41,44)}が介在するようである。外卵殻膜外面は卵殻基底と接するが、その基礎をなす乳頭は外卵殻膜の線維網工中に一部埋没して、卵殻膜と卵殻を結合する。

卵殻膜線維がシスチンに富むケラチンまたはケラチン様物質からなる蛋白であると考えた報告が多い^{42,49—55)}。他方、ハイドロキシプロリン、ハイドロキシリジンなどのアミノ酸組成から、コラーゲン線維の存在も示唆されて

いる^{44,47,54)}。卵殻膜は線維のみから成るものでなく、線維間には粘液などの介在物質が存在すると考えられ^{42,54)}、卵殻膜全体および線維の組成については今後の検討を必要とする。現在は線維の芯が蛋白で、外套が粘液多糖類と蛋白からなると考える報告が多い^{42,43,45,52,54,56)}。

卵殻膜が峽部で完成することについては論をまたないが、その形成過程の構造的諸像も明瞭にされつつある^{39,48,56)}。峽部は上位 2/3 と下位 1/3 では組織構造に差異があり、上位では粘膜固有層の管状腺に分泌物が豊富であるが、下位ではそれに分泌物が乏しいかまたは欠ける^{3,23,24)}。下位の腺の構造と分布については記載上微妙な差があり^{23,24,31,35,39)}、それを根拠にした峽部区分の範囲と名称にも相異を生じているが、ここでは単純に上位を峽部、下位を峽子宮移行部と称する。

峽部の管状腺(峽部腺)分泌物は卵形成周期に同調して増減し、卵の通過時に放出されるが、光顕的にも²⁴⁾、電顕的にも^{39,56)}、分泌物は腺維性の構造に変化しながら腺から卵管腔に放出される。卵管腔ではこの線維を芯として、その周囲に物質が付着し、2重構造の線維となる^{39,56)}。この線維は卵殻膜線維と構造的に一致する。峽部腺分泌物は組織化学的にシスチンを含むことが示され^{31,56)}、卵殻膜線維がケラチンを含むことと一致するが、分泌物の化学的組成の報告がなされていない。

粘膜上皮粘液細胞には分泌物が豊富であるが、分泌物の形成と卵形成周期の関係は、管状腺のように明瞭でない^{24,39,56)}。分泌物は中性粘液多糖類である^{31,33,35,39)}。卵殻膜線維の芯が腺分泌物によって形成されることはほぼ誤りがないようで、したがって粘液細胞分泌物と線維外套の関係は深いと考えられる。粘膜上皮線毛細胞に電顕的に分泌物が認められるが^{56,57)}、その意義は不明である。

(3) 卵殻形成と子宮部

卵殻は、広義には厚い石灰質の卵殻と薄い有機質のクチクラを含めた卵表層構造(厚さ 270—370 μ ⁵⁸⁾)を総称し、固形分 99%中、98%が無機物(ほとんどがカルサイト)、2%が有機物である⁵⁾。狭義にはクチクラを除く石灰質層を指す(以下の記述は狭義)。

卵殻は基底側(内側) 1/3—1/5 を占める乳頭層と、それより表層の柵状層(海綿層)に分けられ、前者では逆円錐状の乳頭が先端を外卵殻膜中に埋没して配列し、乳頭間には空隙が存在し、後者では乳頭から連続した小柱が柵状に配列する。乳頭および小柱の基質は有機物(卵殻有機基質)で、それにカルサイトが沈着する。乳頭層、柵状層の区分は、その構成単位の形状によるものであり、石灰質は乳頭から外側まで連続する^{48,53,59—62)}。外卵

殻膜に埋没する乳頭先端部の中には核（乳頭核）⁶³⁾が存在し、これが石灰沈着の起始部となる⁶⁴⁾。乳頭核は峽子宮移行部で外卵殻膜に附着して形成され^{38,39)}、粘液多糖類・蛋白複合体で^{55,63,65,66)}、脂質も含まれる⁶³⁾。

卵が約20時間子宮部に滞在する間に、乳頭核から外側に向って有機物が基質を形成し、それにカルサイトが沈着して卵殻の石灰化が進行する。乳頭核を除く乳頭および柵状層小柱の有機基質は細線維状で⁴¹⁾、酸性粘液多糖類・蛋白複合体から成り^{52,55,63,65-67)}、その粘液成分としてはコンドロイチン硫酸⁵²⁾、シアル酸⁶⁵⁻⁶⁷⁾の存在が示されているが、蛋白はコラーゲンと異なるとされている^{52,66)}。乳頭核と卵殻膜との間は細線維^{41,61)}が結合する。カルサイトは純粋に近い炭酸カルシウム結晶であるが^{70,71)}、微量のマグネシウム、リンを含み^{61,68,69)}、結晶が規則正しく堆積して乳頭および小柱が形成される。卵表に対して垂直に配列する柱構造の間隙は気孔となる。なお、卵殻の構造、卵形成過程の諸像と機序などについては多数の報告があり、それらは成書^{1,3,27)}、総説^{5,6,53,72,73)}に整理されており、卵殻形成の進行を明瞭に捕えた走査電顕像も示されている⁷⁴⁾。

卵殻表層のクチクラは卵の保存上重要な被膜で、鳥種により厚さが異なり¹⁾、大別して2層から成る¹⁾。これは多数の空隙性小胞を含み、物理的、化学的にも安定した種々の性質をもつ⁴¹⁾。成分としては蛋白を主とし、それに多糖類が加わる^{43,52,67)}。

有色卵のクチクラおよび卵殻にはポルフィリン色素⁷⁵⁾が分布するが、クチクラに多量で卵殻に少量であり^{76,77)}、白色卵でもそれが微量に含まれる⁷⁷⁾。

峽子宮移行部は峽部と子宮部に介在し、ここで卵殻乳頭の核が形成される^{38,39)}。粘膜固有層の管状腺は移行部腺²⁸⁾であるとされたが、峽部腺と子宮部腺が混在し、同時に両者の移行的な腺も存在し³¹⁾、単純でない。腺細胞にはグリコゲンの豊富なものも存在し、それによって卵白へのグルコース付加の源であることが示唆される³⁹⁾。

粘膜上皮粘液細胞は峽部に比較して大型で、中性粘液多糖類を分泌する^{31,39)}。子宮部に接近すると、この細胞の他に子宮部の粘液細胞も分布する³¹⁾。

移行部では粘膜上皮に接してまず卵殻乳頭核が形成され、次いでカルシウム沈着による乳頭成長の初期像がみられる³⁹⁾。上記のように乳頭核と乳頭基質の有機物組成が異なり、移行部粘液細胞分泌物と乳頭核の組織化学的性状が共通する^{31,51)}ことから、乳頭核の由来をこの粘液細胞に求めることは肯定的であろう。

子宮部粘膜固有層の管状腺（子宮部腺）には光顕的

に^{3,24)}分泌物が認められず、電顕では^{37,38,78)}分泌顆粒の形成像がなく、小空胞、ミトコンドリア、絨毛様突起の発達がみられ、水分および無機物の輸送を行うイオン分泌型細胞と推定されている。

粘膜上皮を構成する線毛細胞、粘液細胞の両者に光顕的分泌物が存在し²⁴⁾、これは卵管他部と異なる点である。粘液細胞分泌物には中性粘液多糖類^{33,35,78)}、酸性粘液多糖類^{31,79)}の両説があるが、酸性粘液としてもその酸性は弱い³¹⁾。この分泌物が卵殻形成中に放出され^{37,79)}、また、卵殻基質と粘液の組織化学的成績が共通すること^{31,55)}から、卵殻有機基質がこの分泌物に由来することが示唆される。

線毛細胞の機能については鳥種を考慮する必要がある。ウズラの線毛細胞^{76,79)}には、光顕的に色素顆粒（ポルフィン⁷⁶⁾）と、中性粘液多糖類・蛋白複合体顆粒の2種が出現し、両者とも卵殻形成中に充実し、その完成後に放出される。一方、クチクラとこの粘液・蛋白顆粒の組織化学的性状は共通する^{31,55)}。線毛細胞色素顆粒は有色卵産卵のニワトリでも認められるが、白色卵産卵のものでは稀である⁸⁰⁾。すなわち、線毛細胞はクチクラならびに色素の両物質を産生し、卵殻完成後に両者が放出されると考えられる。電顕的には^{37,38,78,81)}線毛細胞に蛋白性顆粒のみが認められ、その増減は光顕像と平行する。したがって、蛋白性物質の形成後、白色卵産卵のものではそのまま、有色卵産卵のものではそれに色素が加わって放出され、白色または有色のクチクラとして卵殻に附着すると考えられる。

以上に述べたように、卵殻物質の起源についてはごく少量の成分である有機物の証明が行われているに過ぎない。卵殻無機物の分泌と沈着、その間に平行して進行する卵白への水分、無機物の出入などについては種々の生理学的機序が論じられている^{1,5,26,27,64)}。組織構造的には、子宮部腺が有形分泌物を含まず、イオン分泌型のものであることが、それらに関係することの間接的証明と考えられる。峽部から子宮部にわたって粘膜上皮中にミトコンドリアに富む細胞^{38,39)}が分布するが、それも子宮部腺に近い機能を営むことが推測される。

完成卵の放卵に際しては、腔部を速やかに通過し、腔部には卵形成と関係する組織構造は存在しない^{3,24)}。

3. 精子と卵管

家禽においても受精の場合は卵管上位の漏斗部⁸²⁾であるが、卵管内に一度精子を注入（人工的または自然交尾）すると、その後長期間受精卵が産卵される。卵管内精子の貯蔵部位として、最初に漏斗部（スパームネスト³⁰⁾）が、次いで腔部の管状腺^{83,84)}が明らかにされた。スパー

ムネストは上記の漏斗部腺に一致する。

腔部の管状腺については、子宮腔移行部ないしは腔部上位と称される小領域の粘膜固有層に腺が分布する⁹¹⁾。したがって名称は子宮腔移行部腺⁸⁵⁻⁸⁹⁾または腔腺^{90,91)}であるが、前者が一般的で、また、精子貯蔵腺^{87,88)}とも称される。卵管上位および下位の精子貯蔵部中、腺に関する研究は主として下位のものについてなされている。また、卵管内精子の態度、特に貯蔵期間、受精能力、卵管中の移動、人工授精における注精時期と注精部位、などについて多数の研究がなされているが、家禽繁殖学の一分野である。

子宮腔移行部腺は、移行部を囲む括約筋の後位の狭い範囲に輪走状に分布する^{87,88)}。腺細胞は粘液多糖類を分泌しないが^{31,90)}、グリコーゲン⁸⁸⁾、脂質^{88,90)}が存在する。脂質についてはそれがコレステロールである⁹⁰⁾ともいわれたが、リン脂質の考え⁸⁸⁾が有力である。この脂質が精子生存上意義あるかどうかは不明である^{88,90)}。グリコーゲンについては、本細胞に酸ホスファターゼ活性が強いこと⁸⁸⁾から精子へのグルコース供給が示唆される。腺の粘膜面開口部付近にも、腺に共通した分泌物が出現することは、この腺が分化の低い段階にあることを示すものであろう⁸⁸⁾。

腺腔内精子は束状に配列し、頭部を腺底方向に向ける^{86,89,92)}。精子と腺細胞の関係は精子の生存上極めて関心を寄せる対象であるが、精子頭部と腺細胞絨毛様突起との接触も部分的には観察され⁹²⁾、その腺細胞にはグリコーゲンが認められる^{89,92)}。貯蔵中の精子の転出と腺構造の関係については、腺の精子収容能力と反転⁹³⁾、腺細胞の収縮⁸⁶⁾、神経支配⁸⁸⁾、などの研究があるがいずれも精子が腺から出る機序を説明し得るものでない。また、腺細胞は精子が進入することによって特別な反応を示すものではなく⁹²⁾、腺はエストロゲンによって発達する⁹⁴⁾ともいわれている。精子の腺への進入要因は全く不明である。漏斗部腺を含めて、精子貯蔵腺の組織生理的意義の解明は、今後の研究を待つのみである。

おわりに

家禽の卵形成が営まれる場としての卵管について、その分泌機能を中心に述べた。卵管分泌物が、直接に、また、単純に卵物質に置き変わるとは考えられないが、卵物質の定性的、定量的安定に対応しての卵管分泌物の同様な検討が、卵形成機序の解明の一助となると考える。その面での卵管研究は上記のようにいまだ遅れていることは明らかで、筆者を含めて形態学に関わる人の今後の課題であらう。

また、産卵は家禽の最も重要な機能で、卵巣および卵管という場の組織生理特異性を中心に、生体がここにエネルギーを集中して物質生産を営む。したがって、卵管は、血流を通じての物質の移動、神経・ホルモンの調節的支配下で、分泌機能、筋肉を中心とした運動などを営むが、それらはあまりにも広範囲のため、分泌機能に限定したことをつけ加える。

文 献

- 1) ROMANOFF, A. L., and A. J. ROMANOFF, The Avian Egg 1st ed. 113-252. John Wiley. New York. 1949.
- 2) BRADLEY, O. C., and T. GRAHAME, The Structure of the Fowl 4th ed. 59-71. Oliver and Boyd. Edinburgh. 1960.
- 3) HODGES, R. D., The Histology of the Fowl 1st ed. 326-417. Academic Press. New York. 1974.
- 4) KING, A. S., The Anatomy of the Domestic Animals ed. R. GETTY 5th ed. 1935-1959, Saunders. Philadelphia. 1975.
- 5) GILBERT, A. B., Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl eds. D. J. BELL and B. M. FREEMAN, 1379-1399. Academic Press. London. 1971.
- 6) WARREN, D. C., and H. M. SCOTT, Poult Sci 14: 195-207. 1935.
- 7) ASMUNDSON, V. S., and B. R. BURMESTER, Poult Sci 17: 126-130. 1938.
- 8) CONRAD, R. M., and R. E. PHILLIPS, Poult Sci 17: 143-146. 1938.
- 9) HEYWANG, B. W., Poult Sci 17: 240-247. 1938.
- 10) ASMUNDSON, V. S., J Exp Zool 82: 287-304. 1939.
- 11) BURMESTER, B. R. and L. E. CARD, Poult Sci 18: 138-145. 1939.
- 12) BURMESTER, B. R., H. M. SCOTT, and L. E. CARD, Proc VII World's Poult Congr 99. 1939.
- 13) SCOTT, H. M., and B. R. BURMESTER, Proc VII World's Poult Congr 102. 1939.
- 14) BURMESTER, B. R., J Exp Zool 84: 445-500. 1940.
- 15) BURMESTER, B. R., and L. E. CARD, Poult Sci 20: 224-226. 1941.
- 16) SCOTT, H. M., and W. HUANG, Poult Sci 20: 402-405. 1941.
- 17) WARREN, D. C., and R. M. CONRAD, Poult Sci 21: 515-520. 1942.
- 18) STURKIE, P. D., and D. POLIN, Poult Sci 33: 9-17. 1954.
- 19) WOODARD, A. E., and F. B. MATHER, Poult Sci 43: 1427-1432. 1964.
- 20) SURFACE, F. M., Maine Agr Expt Sta Bull 206: 395-430. 1912.
- 21) GIERBERG, H., Biol Zentr 41: 252-268. 1921.
- 22) GIERBERG, H., Z wiss Zool 120: 1-97. 1923.

- 23) BRADLEY, O. C., J Anat **62**: 339-345. 1928.
- 24) RICHARDSON, K. C., Phil Trans R Soc B **225**: 149-195. 1935.
- 25) SHENESTONE, F. S., Egg Quality: A Study of the Hen's Egg ed. T. C. CARTER, 26-58. Oliver and Boyd. Edinburgh. 1968.
- 26) GILBERT, A. B., Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl ed. D. J. BELL and B. M. FREEMAN, 1291-1329. Academic Press. London. 1971.
- 27) STURKIE, P. D., Avian Physiology 2nd ed. 447-514. Cornell Univ. Press. Ithaca. 1965.
- 28) AITKEN, R. N. C., and H. S. JOHNSTON, J Anat **97**: 87-99. 1963.
- 29) WYBURN, G. M., H. S. JOHNSTON, M. H. DRAPER, and M. F. DAVIDSON, Q J Exp Physiol **55**: 213-232. 1970.
- 30) VAN DRIMMELEN, G. C., J S Afr Vet Med Ass **17**: 42-52. 1946.
- 31) TAMURA, T. and S. FUJII, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ **6**: 373-393. 1966.
- 32) SANDOZ, D., E. ULRICH, and E. BRARD, J Microscopie **11**: 371-400. 1971.
- 33) FUJII, S., T. TAMURA, and H. KUNISAKI, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ **6**: 25-35. 1965.
- 34) AITKEN, R. N. C., Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl eds. D. J. BELL and B. M. FREEMAN, 1237-1289. Academic Press. London. 1971.
- 35) SOLOMON, S. E., Res Vet Sci **12**: 225-227. 1971.
- 36) KOHLER, P. O., P. M. GRIMLEY, and B. W. O'MALLEY, Science **160**: 86-87. 1968.
- 37) BREEN P. C., and P. P. H. DE BRUYN, J Morph **128**: 35-66. 1969.
- 38) WYBURN, G. M., H. S. JOHNSTON, M. H. DRAPER, and M. F. DAVIDSON, Q J Exp Physiol **58**: 143-151. 1973.
- 39) DRAPER, M. H., M. F. DAVIDSON, G. M. WYBURN, and H. S. JOHNSTON, Q J Exp Physiol **57**: 297-309. 1972.
- 40) BALCH, D. A., and C. TYLER, Br Poult Sci **5**: 201-215. 1964.
- 41) SIMONS, P. C. M., and G. WIERTZ, Z Zellforsch **59**: 555-567. 1963.
- 42) MORAN, T., and H. P. HALE, J Exp Biol **13**: 35-40. 1936.
- 43) SIMKISS, K., and C. TYLER, Q J Microsc Sci **99**: 5-13. 1958.
- 44) BELLAIRS, R. and A. BOYDE, Z Zellforsch **96**: 237-249. 1969.
- 45) MASSHOFF, W., and H. J. STOLPMANN, Z Zellforsch **55**: 818-832. 1961.
- 46) SKALINSKY, E. I., 6th Int Congr Electoron Microsc **579-580**. 1966.
- 47) CANDLISH, J. K., Br Poult Sci **11**: 341-344. 1970.
- 48) FUJII, S., T. TAMURA, and T. OKAMOTO, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ **9**: 139-150. 1970.
- 49) CALVERY, H. O., J Biol Chem **100**: 183-186. 1933.
- 50) MUNKS, B., A. ROBINSON, E. F. BEACH, and H. H. WILLIAMS, Poult Sci **24**: 459-464. 1945.
- 51) WOLKEN, J. J., Anat Rec **111**: 79-89. 1951.
- 52) BAKER, J. R., and D. A. BALCH, Biochem J **82**: 352-361. 1962.
- 53) SIMKISS, K., Egg Quality: A Study of the Hen's Egg ed. T. C. CARTER 3-25. Oliver and Boyd. Edinburgh. 1968.
- 54) BALCH, D. A., and R. A. COOKE, Ann Biol Anim Bioch Biophys **10**: 13-25. 1970.
- 55) TAMURA, T., J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ **10**: 129-137. 1971.
- 56) HOFFER, A. P., Am J Anat **131**: 253-288. 1971.
- 57) MAKITA, T., S. KIWAKI, and E. B. SANDBORN, Arch histol jap **35**: 209-224. 1973.
- 58) CARTER, T. C., Br Poult Sci **9**: 343-357. 1968.
- 59) TYLER, C., and K. SIMKISS, J Sci Fd Agric **9**: 375-380. 1958.
- 60) TYLER, C., and K. SIMKISS, Proc Zool Soc Lond **133**: 202-243. 1959.
- 61) TEREPAKA, A. R., Exp Cell Res **30**: 171-182. 1963.
- 62) TEREPAKA, A. R., Exp Cell Res **30**: 183-192. 1963.
- 63) SIMKISS, K. and C. TYLER, Q J Microsc Sci **98**: 19-28. 1957.
- 64) SIMKISS, K., and T. G. TAYLOR, Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl eds. D. J. BELL and B. M. FREEMAN 1231-1243. 1971.
- 65) ROBINSON, D. S., and N. R. KING, J R microsc Soc **88**: 13-22. 1967.
- 66) FRANK, F. R., R. E. BURGER, and M. H. SWANSON, Poult Sci **44**: 63-69. 1965.
- 67) COOKE, A. S., and D. A. BALCH, Br Poult Sci **11**: 345-352. 1970.
- 68) BROOKS, J., and H. P. HALE, Nature Lond **175**: 848-849. 1955.
- 69) ITOH, H., and I. HATANO, Poult Sci **43**: 77-80. 1964.
- 70) HEYN, A. N. J., J Ultrastruct Res **8**: 176-188. 1963.
- 71) CAIN, C. J., and A. N. J. HEYN, Biophys J **4**: 23-39. 1964.
- 72) GILBERT, A. B., Adv Reprod Physiol **2**: 111-180. 1967.
- 73) 田中耕作, 九大農学芸誌 **26**: 331-350. 1972.
- 74) FUJII, S., J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ **13**: 29-56. 1974.
- 75) FISCHER, H. und F. KÖGL, Z Physiol Chem **131**: 241-261. 1923.
- 76) TAMURA, T., S. FUJII, H. KUNISAKI, and M. YAMANE, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ

- 6: 37-57. 1965.
- 77) TAMURA, T., and S. FUJII, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ 7: 35-41. 1967.
- 78) JOHNSTON, H. S., R. N. C. AITKEN, and G. M. WYBURN, J Anat 97: 333-344. 1963.
- 79) TAMURA, T., and S. FUJII, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ 6: 357-371. 1966.
- 80) TAMURA, T., and S. FUJII, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ 7: 43-49. 1967.
- 81) 田村達堂・岡本敏一・藤井俊策, 日畜会報 46: 学会号. p. 145. 1975.
- 82) OLSEN, M. W., and B. H. NEHER, J Exp Zool 109: 355-366. 1948.
- 83) BOBR, L. W., F. W. LORENZ, and F. X. OGASAWARA, Poult Sci 41: 1628. 1962.
- 84) BOBR, L. W., F. W. LORENZ, and F. X. OGASAWARA, J Reprod Fert 8: 39-47. 1964.
- 85) 武田 晃, 家禽会誌 1: 19-31. 1964.
- 86) VAN KREY, H. P., F. X. OGASAWARA, and J. PANGBORN, Poult Sci 46: 69-78. 1967.
- 87) GILBERT, A. B., M. E. REYNOLDS, and F. W. LORENZ, J Reprod Fert 16: 433-444. 1968.
- 88) GILBERT, A. B., M. E. REYNOLDS, and F. W. LORENZ, J Reprod Fert 17: 305-310. 1968.
- 89) BURKE, W. H., F. X. OGASAWARA, and C. L. FUQUA, J Reprod Fert 29: 29-36. 1972.
- 90) FUJII, S., Arch histol jap 23: 447-459. 1963.
- 91) FUJII, S., and T. TAMURA, J Fac Fish Anim Husb Hiroshima Univ 5: 145-163. 1963.
- 92) TINGARI, M. D. and P. E. LAKE, J Reprod Fert 34: 423-431. 1973.
- 93) MERO, K. N., and F. X. OGASAWARA, Poult Sci 49: 1304-1308. 1970.
- 94) LORENZ, F. W., M. E. REYNOLDS, and D. L. HOWARD, Fedn Proc Fedn Am Socs Exp Biol 25: 190. 1966.