《総 説》

ウズラの蛋白質多型について

木 村 正 雄

岐阜大学農学部 各務原市

畜産学の研究分野における蛋白質多型に関する研究としては、初期の研究では所有している動物集団内における個体変異の検出、交雑実験による遺伝支配様式の確立、および形質発現におよぼす諸要因に関する調査がさかんにおこなわれた。その結果、多数の蛋白質座位が明らかにされた。これにつづいて、現在ではこの蛋白質多型現象を利用して、品種や系統の特徴づけを行なおうとする試みがなされている。このように蛋白質多型に関する研究内容が変ってきていることは研究の発展として認めるべきことである。現状では遺伝学的な内容のものが依然として多いが、やがてはその成果が育種改良、繁殖、あるいは管理面において利用できるのではないかと考えられる。

この報告では、これ迄にウズラにおいて突然変異型の遺伝子の存在が認められた蛋白質座位の詳細について述べる。その他に蛋白質座位の利用に関する報告もいくつかなされているので、その概略についてもふれる。

1. ウズラの蛋白質座位

1) 卵白および卵黄の蛋白質

卵白プレアルブミン：BAKER と MANWELL¹⁾ はプレアルブミンが澱粉ゲル電気泳動法により4成分に分け得ること、そしてその内の1成分の存在の有無に関して個体変異がみられることを発見したが、至適の泳動条件を設定することができなかった。その後、田名部²⁾ は水平式ポリアクリルアミドゲル電気泳動法を用いて、プレアルブミンが4域にわけられ、その内の1域において易動度の差に基づく個体変異がみられると報告した。

卵白リボフラビン結合蛋白質：濃度の差に基づく個体変異が LUCOTTE と KAMINSKI³⁾ により報告されている。

オボアルブミン：ニワトリの場合と同様に A₁, A₂ および A₃ の3成分から成る。BAKER と MANWELL¹⁾ が A₃ (易動度が最も遅い) 成分の濃度に相対的な個体差のみ

られることを報告した。存在する場合の濃淡の2通りと、不在の場合の合計3通りある。つづいて LUCOTTE と KAMINSKI³⁾ は A₃ 成分の濃度を F, m, および f の3型に分類した。これらに対して、ニワトリのオボアルブミンの場合⁵⁾ と同様な変異、すなわち3成分 (A₁, A₂ および A₃) がセットになっていてそのセットの易動度の差に基づいた個体変異が CSUKA と NOVY⁶⁾ および GARCIA ら⁷⁾ により報告された。共優性の2対立遺伝子により支配されるとしている。我々もこれら東欧の研究者グループの報告したそれとよく似た個体変異を発見したが、ニワトリの場合と同様な遺伝様式のものであるのかどうかははっきりとさせ得なかった⁸⁾。これらとは異なり、田名部²⁾ は A₁ (易動度が最も早い) 成分がさらに2成分に分割され、分割された2つの成分の存在に関して個体変異がみられると報告している。なお、CSUKA と NOVY⁶⁾ は、彼らのオボアルブミンの表現型の1つであるA型のA₃ 成分に ASN と ASW の2通りがあるが、これは遺伝的なものであるのか生理的なものかは不明であると述べている。分析方法、得られた電気泳動像の解釈、そして交雑実験による遺伝様式などの確立が望まれる。

卵白ポストアルブミン：BAKER と MANWELL¹⁾ によると、アルカリ性緩衝液ではこの蛋白質はオボアルブミンの易動度の最も遅い成分と重複しているが、酸性緩衝液でははっきりと分離することができる。この成分は F と S の2つの対立遺伝子による遺伝支配を受ける。

オボグロブリン G₂ と G₃：オボアルブミン域とコンアルブミン域の中間に存在する蛋白質としては G₂ と G₃ グロブリンがある。LUCOTTE と KAMINSKI³⁾ はこの2つの蛋白質のいずれにも個体変異がみられ、それぞれが F と S の2つの対立遺伝子による支配を受けると報告した。さらに田名部²⁾ は G₂ が複対立遺伝子 (A, B および C) により支配されると報告した。

コンアルブミン (トランスフェリン)：多数のウズラ集団において卵白蛋白質の電気泳動像が調べられている。しかし現在のところ、我々の研究室で維持されている集団 (岐阜大学集団) と、我々が調査した岐阜県の F 養鶏場のウズラ集団においてのみコンアルブミンの個体

昭和57年2月17日受付

Polymorphic Proteins and Enzymes in Japanese Quail—a Review, Masao KIMURA Faculty of Agriculture, Gifu University, Kakamigahara 504.

変異が発見されている⁹⁾。複対立遺伝子支配が考えられている。一般に Tf^B の頻度が高いが、我々の研究室では発見された Tf^C の保存に努め、集団の Tf^C の頻度を約 0.60 迄に高めた (未発表)。ごく稀な遺伝子 Tf^A は、

さきにその存在が認められた F 養鶏場の集団からあらためて採取した約 5,000 個の卵について調べたが、再度発見することは出来なかった (未発表)。ところが田名部²⁾ は我々の研究室で維持しているウズラ集団で Tf^A /

表 1 ウズラの蛋白質座位

蛋白質名	存在場所	座位記号	対立遺伝子	報告者	文献
プレアルブミン	卵 白	<i>Pa</i>	<i>A, B</i>	田名部, 1980	(2)
リボフラビン結合蛋白質	卵 白		(F, m, f)***	LUCOTTE & KAMINSKI, 1977	(3)
オボアルブミン	卵 白		(A, AB, B)***	CSUKA & NOVY, 1974	(6)
				GARCIA <i>et al.</i> , 1977	(7)
オボアルブミン A ₁	卵 白	<i>Ov-1</i>	<i>A, B</i>	田名部, 1980	(2)
オボアルブミン A ₃	卵 白		(F, m, f)***	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
ポストアルブミン	卵 白		<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
オボグロブリン G ₁	卵 白	<i>G₁</i>	<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
オボグロブリン G ₂	卵 白	<i>G₂</i> ****	<i>F, S</i> <i>A, B, C</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
				田名部, 1980	(2)
オボグロブリン G ₃	卵 白	<i>G₃</i>	<i>F, S</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
コンアルブミン (=トランスフェリン)	卵 白	<i>Tf</i>	<i>A, B, C</i>	KIMURA <i>et al.</i> , 1977	(9)
オボマクログロブリン	卵 白		<i>F, M, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
オボマクログロブリン	卵 白		(F, m, f)***	LUCOTTE & KAMINSKI, 1977	(3)
プロティン X	卵 白		<i>F, M, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
プロティン Y	卵 白		<i>F, M, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
(=オボムコイド)					
オボムコイド	卵 白		<i>S, G</i>	BOGARD, JR., <i>et al.</i> , 1980	(14)
リベチン主成分	卵 黄			BAKER & MANWELL, 1967	(1)
リベチン副成分	卵 黄			BAKER & MANWELL, 1967	(1)
プレアルブミン-2	卵黄, 血漿	<i>Pa-2</i>	<i>A, B</i>	田名部・小川, 1981	(15)
プレアルブミン-3	卵黄, 血漿	<i>Pa-3</i>	<i>A, B, C, D</i>	田名部ら, 1981	(12)
プレアルブミン-4	卵 黄	<i>Pa-4</i>	<i>A, B</i>	田名部ら, 1981	(12)
ポストアルブミン	卵 黄	<i>Poa-1</i>	<i>A, B</i>	田名部ら, 1981	(12)
プレトランスフェリン	卵 黄	<i>Ptf</i>	<i>A, B</i>	田名部ら, 1981	(12)
ヘモグロビン副成分鎖	赤 血 球****	<i>Hb-1</i>	<i>m₁, m₂</i> <i>A, B</i>	WASHBURN, 1968	(18)
				MAEDA <i>et al.</i> , 1975	(19)
プレアルブミン-2	血 清		<i>F, S</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
アルブミン	血清, 卵黄	<i>Alb</i>	<i>Q₁, Q₂</i>	HALEY, 1965	(21)
アルブミン	血 清		(F, m, f)***	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
プレトランスフェリン	血 清		<i>F, S</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
トランスフェリン	血 清	(コンアルブミンを参照せよ)			
スロー・アルファ・グロブリン	血 清		<i>F, S</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
筋肉蛋白質	骨 格 筋			WOHNUS <i>et al.</i> , 1969	(23)
アルコール DH	肝 臓	<i>ADH</i>	<i>A, B, C</i>	CASTRO-SIERRA & OHNO, 1968	(24)
アルコール DH	血 清		<i>1, 2</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
α グリセリン酸 DH	肝 臓*	<i>αGPDH</i>	<i>A, B</i>	木村, 未発表	
α グリセリン酸 DH	肝 臓**		<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1975	(20)
ソルビトール DH	肝 臓	<i>SDH</i>	<i>A, B</i>	木村ら, 1980	(8)
乳酸 DH	赤 血 球		<i>F, S</i>	MANWELL & BAKER, 1969	(26)
リンゴ酸 DH (NADP)	肝臓, 浅胸筋	<i>ME-1</i>	<i>A, B</i>	木村ら, 1980	(8)

蛋白質名	存在場所	座位記号	対立遺伝子	報告者	文献
イソクエン酸 DH (NADP)	肝 臓*	<i>ICDH-I</i>	<i>A, B</i>	木村, 未発表	
イソクエン酸 DH (NADP)	肝 臓*	<i>ICDH-II</i>	<i>A, B</i>	木村, 未発表	
ホスホグルコン酸 DH	赤血球, 他	<i>6 PGD</i>	<i>A, B, C, D</i> <i>D', A'</i>	OHNO, <i>et al.</i> , 1968	(28)
				OHNO, <i>et al.</i> , 1969	(29)
グルコース・6・リン酸 DH	赤血球	****	$\begin{cases} F, S \\ I, 2 \end{cases}$	MANWELL & BAKER, 1969	(26)
				LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
グルタミン酸 DH	肝 臓	<i>GDH</i>	<i>A, B</i>	木村ら, 1980	(8)
カタラーゼ	肝 臓	<i>Ct</i>	<i>F, S</i>	木村ら, 1978	(31)
カタラーゼ	卵 白	<i>Oct</i>	<i>H, L</i>	LUSH, 1966	(62)
ホスホグルコムターゼ	赤血球**		<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1975	(20)
ホスホグルコムターゼ	肝 臓*	<i>PGM</i>	<i>A, B</i>	木村, 未発表	
エステラーゼ	卵 黄			BAKER & MANWELL, 1967	(1)
エステラーゼ	赤血球	<i>I</i>	<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
エステラーゼ	赤血球	<i>II</i>	<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
エステラーゼ	赤血球	<i>III</i>	<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1967	(1)
エステラーゼ	肝 臓	<i>Es</i>	<i>F, S</i>	木村ら, 1971	(32)
エステラーゼ	大 脳	<i>Es-II</i>	<i>A, B</i>	江村ら, 1974	(33)
エステラーゼ	大 脳, 他	<i>Es-III</i>	<i>A>O</i>	木村ら, 1978	(34)
エステラーゼ	血 清	<i>II</i>	<i>1, 2</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
エステラーゼ	血 清	<i>IV</i>	<i>F, S</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
エステラーゼ	血 清	<i>V</i>	<i>F, S</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
エステラーゼ	血 清	<i>Es-D****</i>	$\begin{cases} F, S \\ F_1, F_2, S \end{cases}$	渡辺ら, 1977	(35)
				木村ら, 1980	(8)
エステラーゼ	肝 臓	<i>Es-2</i>	<i>A, B, C</i>	HASHIGUCHI, <i>et al.</i> , 1978	(36)
エステラーゼ	脾 臓	<i>Es-4</i>	<i>A, B</i>	HASHIGUCHI, <i>et al.</i> , 1976	(37)
エステラーゼ	血 清	<i>Es-5</i>	<i>A>O</i>	橋口ら, 1981	(38)
エステラーゼ	血 清	<i>Es-6</i>	<i>A>O</i>	橋口ら, 1981	(38)
エステラーゼ	血 清	<i>Es-7</i>	<i>A>O</i>	橋口ら, 1981	(38)
エステラーゼ	赤血球	<i>Es-8</i>	<i>A, B</i>	橋口ら, 1980	(39)
アルカリ性ホスファターゼ	血 清	<i>Akp</i>	<i>90>89</i>	SAVAGE, <i>et al.</i> , 1971	(40)
アルカリ性ホスファターゼ	血 清	<i>Akp-2</i>	<i>A, B, C</i>	MAEDA, <i>et al.</i> , 1972	(41)
アルカリ性ホスファターゼ	血 清		<i>1, 2</i>	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	(4)
酸性ホスファターゼ	肝 臓, 他	<i>Acp-2</i>	<i>A, B</i>	MAEDA, <i>et al.</i> , 1976	(42)
アミラーゼ	血 清	<i>Amy-1</i>	<i>A, B</i>	渡辺ら, 1975	(43)
アミラーゼ	脾 臓	<i>Amy-1</i>	<i>a, b</i>	WATANABE & WAKASUGI, 1978	(45)
アミラーゼ	卵 白		<i>A, B</i>	CSUKA & NOVY, 1974	(6)
リゾチーム	(卵白のグロブリン G_1 を参照せよ)				
ペプチダーゼ	赤血球**		<i>F, S</i>	BAKER & MANWELL, 1975	(20)
マンノース・ホスヘート・イソメラーゼ	浅胸筋, 他	<i>MPI-I</i>	<i>A, B</i>	木村ら, 1980	(8)
マンノース・ホスヘート・イソメラーゼ	肝 臓*	<i>MPI-I</i>	<i>C, D</i>	木村, 未発表	
グルコース・ホスヘート・イソメラーゼ	赤血球, 他	<i>GPI****</i>	$\begin{cases} F, S \\ F, S_1, S_2 \end{cases}$	JUNEJA, <i>et al.</i> , 1975	(46)
				KIMURA, <i>et al.</i> , 1978	(47)

注) 存在場所の右肩につけた米印は, * 野生ウズラ, ** *C. pectoralis* のそれを意味する。*** 括弧内は表現型, **** 同一と考えられる変異に対して異なった記号を用いたり, あるいは対立遺伝子を追加したことを意味する。

その他, 遺伝子記号の欄の不等記号は対立遺伝子間の優劣関係を, また蛋白質名の欄の略号 DH は脱水素酵素を意味する。蛋白質座位はウズラの場合にはすべて常染色体に所属し, 特記しない場合はすべて共優性対立遺伝子である。

Tf^B と考えられる個体を発見している。ニワトリの場合¹⁰⁾と同様に、コンアルブミンとトランスフェリンは同一座位の支配下にあることがわかっている¹¹⁾。卵黄を用いてもトランスフェリン型が分類できる¹²⁾。

オボマクログロブリン (ポストコンアルブミン, スロー・アルファライク・プロテイン, アルファグロブリン): MILLER と FEENEY¹³⁾ は日本ウズラでは, 系統により, この蛋白質を欠くものがあることを観察している。BAKER と MANWELL¹⁾ は, この成分を欠く個体はないが, ゲル上に検出される成分数と易動度に関する個体変異を発見した。この変異は 3 複対立遺伝子支配を受けることを報告した。

プロティン X および Y: ニワトリのいずれの蛋白質とも類似性がみられないので, 仮に X と名付けられた蛋白質で, F, M および S と命名された複対立遺伝子による支配を受ける^{1,3)}。Y と名付けられた蛋白質はオボムコイドの性質を持っている。ニワトリや他の鳥の卵白からオボムコイドを精製する方法を用いてこの蛋白質が得られる。また強い trypsin inhibiting activity をもっている¹⁾。X 蛋白質と同様に 複対立遺伝子による支配が報告されている¹⁾。

オボムコイド: この報告で引用している個体変異とは検出方法が異なり別種のものであるが, ウズラのオボムコイドの構造遺伝子における突然変異についての報告がある。BOGARD, JR. ら¹⁴⁾ はウズラの卵から単離されるオボムコイド分子の 162 番目の位置にセリンかグリシンのいずれが入るかという個体変異について述べている。常染色体座位の対立遺伝子 (記号は S と G) により支配される。

リゾチーム (オボグロブリン G₁): ウズラの卵白蛋白質の泳動像において, 最も陰極寄りに位置する蛋白質で, 易動度の異なる 2 種類の成分の存在が BAKER と MANWELL¹⁾ の分析したウズラ集団で発見されている。酢酸緩衝液 ($\mu=0.2$, pH 5.7) でこの個体変異が検出可能である。スロットから陰極方向へより早く移動するのが成分 F である。リン酸緩衝液 (pH 6.0) ではこれら 2 成分のゲル上の位置関係が逆になり, 各成分は拡散し, 且つ位置が相互に接近して型分けが難しくなるといわれる。

卵黄リベチン: BAKER と MANWELL¹⁾ は卵黄のリベチン主成分と副成分がそれぞれ 2 つの対立遺伝子による多型をしめすことを報告している。

卵黄プレアルブミン, 卵黄ポストアルブミンおよび卵黄プレトランスフェリン: 田名部¹²⁾ および 田名部と小川¹⁵⁾ はウズラの卵黄蛋白質を水平式ポリアクリルアミドゲル電気泳動法で詳細に分析している。合計 15 の泳

動域に分けられるが, そのうちの 5 つの域で個体変異を発見している。卵黄プレアルブミン Pa-4, 卵黄ポストアルブミン Poa-1 そして卵黄プレトランスフェリン Ptf であり, これらはそれぞれ共優性の対立遺伝子 A と B による支配を受けるとしている, さらに血漿においても平行した変異をみることのできる, 卵黄プレアルブミン Pa-2 と Pa-3 である。Pa-3 は 5 複対立遺伝子による支配を受けること, またこの蛋白質がホスピチンであることを推定している。Pa-2 は 2 つの対立遺伝子による支配を受ける。

2) 血液および組織の蛋白質

ヘモグロビン: BAKER と MANWELL¹⁾ が日本ウズラ集団とコマーシャルのウズラ集団 (日本ウズラかヨーロッパウズラか不明) について調べ, 後者においてヘモグロビンの個体変異を発見している。彼らはヘモグロビン座位を *minor adult Hb unique chain*, *major adult Hb unique chain* および *common adult Hb chain* の 3 つにわけているが, これらの座位はニワトリ¹⁶⁾やアヒル¹⁷⁾の場合のそれぞれ α^D , α^A および β 座位に相当するものではないかと考えられる。適切な和名はみつからぬが, 仮にこれらの座位をヘモグロビン副成分鎖座位, 主成分鎖座位および共通鎖座位と訳しておく。WASHBURN ら¹⁸⁾ も日本ウズラにおいてヘモグロビン副成分に個体変異を発見し, 野生型の副成分を m₁, 突然変異型のそれに m₂ という記号をつけている。ウズラのヘモグロビン変異はニワトリの場合とは異なり比較的に多くの集団においてみることができ。

血清プレアルブミン: LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾ はプレアルブミンが 4 域に分けられ, そのうちの 1 域において個体変異がみられると報告した。F と S の共優性対立遺伝子による支配を提案した。卵黄蛋白質の項で述べたように, 田名部ら^{12,15)} は卵黄プレアルブミンを 6 域に大別できた。そのうちの Pa-1, Pa-2 および Pa-3 は血漿由来のものであることをあきらかにし, Pa-2 と Pa-3 について個体変異を発見している。これら 2 つのプレアルブミンと LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾ のそれとの関連性は不明である。C. *pectoralis* では 2 内至 3 成分の存在が, また個体変異が認められるが, 遺伝的な説明は不可能であった²⁰⁾。

血清アルブミン: HALEY²¹⁾ はウズラのアルブミンが Q₁ と Q₂ の 2 つの対立遺伝子により支配されると報告した。LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾ がアルブミンが 2 成分にわけられ, そのうちの易動度の早い方の成分に量的な個体差がみられると報告した。表現型としては, F, m および f の 3 つがある。各種の動物において, アルブミン型は血清の他に卵黄あるいは精漿などを試料として分析で

きることが明らかにされている。ウズラでは卵黄アルブミンが血清アルブミンと平行した変異をしめすことが報告されている²²⁾。*C. pectoralis* においても多型をしめすことと、2対立遺伝子により支配を受けることが報告された²⁰⁾。

血清プレトランスフェリン：LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾ は血清プレトランスフェリンがFとSの2つの対立遺伝子により支配されることを報告した。先述のように田名部ら¹²⁾が卵黄プレトランスフェリンの個体変異を発見しているが、これら2つの蛋白質の関連性については不明である。

血清トランスフェリン：卵白のコンアルブミンの項を参照のこと。

血清スローアルファグロブリン：血清で個体変異が発見され、3通りの表現型の存在することが報告されている⁴⁾。

骨格筋蛋白質：WOHNUS ら²³⁾が骨格筋の水溶性蛋白質のうちで最も陽極側の域に存在する蛋白質成分が個体変異をしめすことと、さらにこの蛋白質がダイマー構成のものであることをしめた。

3) 卵、血液および組織の酵素

アルコール脱水素酵素：CASTRO-SIERRA と OHNO²⁴⁾により肝臓のアルコール脱水素酵素がダイマー構成のものであり、複対立遺伝子により支配されることが報告された。肝臓と腎臓だけに活性が検出される。のちに LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾はウズラの血清において個体変異を発見した。彼らの報告ではヘテロ個体は2本の成分をもつ。赤血球や卵管では活性はみられない²⁰⁾。

アルファグリセロリン酸脱水素酵素：ダイマー構成の酵素であり、*C. pectoralis*の肝臓のこの酵素がFとSの対立遺伝子による支配を受けることが報告されている²⁰⁾。家禽化ウズラでは個体変異は発見できなかったが⁸⁾、野生ウズラで個体変異が発見された（未発表）。

ソルビトール脱水素酵素：肝臓のこの酵素が個体変異をしめすことが報告されている⁸⁾。すべての個体が1本の成分を持ち、易動度の差に基づいた3通りの表現型が認められる。中間の易動度の成分を持つのはヘテロ個体のものであることが交配実験の結果からわかった。現象的には不完全優性の遺伝子によるものとすべきかもしれないが、ここでは共優性遺伝子により支配されるとしておく。ヘテロ個体が中間の易動度の成分を持つことは、その蛋白質成分がポリマー構成のものである場合には、よくある事である。カタラーゼなどがその例である²⁵⁾。

乳酸脱水素酵素：MANWELL と BAKER²⁶⁾は赤血球の乳酸脱水素酵素の電気泳動像に個体変異がみられることを

発見した。この酵素が独立の2つ以上の座位により複雑な支配を受けること、また比較的に不安定な酵素であり泳動用の試料調整や保存に関して難しい問題があることが知られている。彼らは、そのような点に関しては無視して、とにかく赤血球の乳酸脱水素酵素に個体変異がみられそれがF、FSおよびSの3つの型に分類できることから、FとSの2つの対立遺伝子により支配されるとした。我々もウズラの浅胸筋と肝臓について分析した⁸⁾。浅胸筋の例では個体変異はみられなかったが、肝臓の乳酸脱水素酵素の泳動像には複雑な個体変異が認められた。このことはウズラのいわゆるH座位における突然変異の存在を暗示している。

NADP 依存性リンゴ酸脱水素酵素：スロットから陽極方向へ移動するいわゆるミトコンドリア分画の成分(ME-1)と陰極側に位置する上澄分画の成分(ME-2)の2つに大別される。木村ら⁸⁾は肝臓のME-1に個体変異を発見した。2つの対立遺伝子により支配される。ポリマー構成の蛋白質であり、他の動物の場合と同様に、ME-1はヘテロ個体では1本の幅の広い成分として現われ、その易動度は2種のホモ個体のもつ成分のその中間のものである。なお、上澄分画に含まれるME-2はヘテロ個体では代表的なテトラマー構成を意味する5本成分型の泳動像をしめすといわれている（例えば Shows ら²⁷⁾のマウスの例がある）。

*C. pectoralis*の肝臓と卵管の場合にはそれぞれ2成分の存在がみられるが、そのうちの1成分の易動度は2つの場合で同じである。しかし他の1成分の易動度は臓器により異なる。このことからBAKER と MANWELL²⁰⁾はこのウズラのリンゴ酸脱水素酵素は合計で3つの座位により支配されるとした。日本ウズラの肝臓と浅胸筋の場合にはまったく同一の泳動像がみられた⁸⁾。

NADP 依存性イソクエン酸脱水素酵素：電気泳動によりこの酵素の活性が2域にわたって存在することが認められる。第I域は第II域の陽極側にあり、1本の主成分と2本の副成分よりなる。第II域は1成分よりなり、ニワトリのそれとは異なり、尿素添加したゲルで泳動した場合にはその活性は検出されない。家禽化ウズラではまだ個体変異は報告されていないが、野生ウズラの肝臓において2つの域のいずれにも変異が発見されている（未発表）。第I域において易動度が明らかに異なった主成分と副成分をもつ個体が発見された。また第II域において、代表的なダイマー構成の蛋白質であることをしめす、3本型の泳動像が得られている。

6ホスホグルコン酸脱水素酵素：BAKER と MANWELL¹⁾が4つの、また OHNO ら^{28,29)}は6つの複対立遺伝子の存在を報告している。ダイマー構成の蛋白質であり、同一

個体ならば、どの組織について調べても同じ泳動像が得られる。*C. pectoralis*でも4複対立遺伝子による支配が報告された²⁰⁾。

グルコース 6 リン酸脱水素酵素：ウズラの赤血球では *F* と *S* の2つの対立遺伝子により支配される個体変異が報告されている²⁶⁾。各遺伝子は3本のアイソザイムの存在をきめ、ヘテロ個体では雑種蛋白質が形成されるので、複雑な泳動像が得られる。ニワトリの場合でも3成分型の泳動像が得られる³⁰⁾。ニワトリの場合には個体変異は見されていない。

NAD 依存性グルタミン酸脱水素酵素：木村ら⁸⁾により澱粉ゲルを使用してウズラの肝臓のグルタミン酸脱水素酵素に電気泳動変異が発見された。すべての個体が1本の成分をもつ。ごくわずかの易動度の差に基づいた3通りの表現型がみられる。中間の易動度の成分をもつ個体はヘテロのものであることが交配結果からわかった。*A* と *B* の2つの共優性対立遺伝子による支配が考えられる。遺伝子型と表現型との関係は先述したソルビトール脱水素酵素の場合と似ている。

カタラーゼ：BAKER と MANWELL¹⁾ は卵白を pH 6 のリン酸緩衝液で分析し、オボアルブミン域、コンアルブミン域およびスロットの陰極側の域の合計3ヶ所にカタラーゼ活性が検出されるのを観察した。阻害実験の結果から、スロットの陰極側の域に存在するのが真正カタラーゼであり、他は人為産物であるとした。染色時における反応の強さの点で個体差がみられると述べているが、易動度の点での個体変異は見られなかった。

木村ら³¹⁾はウズラ肝臓カタラーゼの電気泳動像が *F*, *M* および *S* の3型に分類できることを発見し、交配実験の結果からカタラーゼが *F* と *S* の2つの対立遺伝子により支配されることと、*M* 型がヘテロ個体のものであることを明らかにした。電気泳動変異ではないが、ウズラの卵白カタラーゼの含量が常染色体のオボカタラーゼ座位 *Oct* の *H* と *L* の2つの対立遺伝子による支配を受けることを LUSH⁶²⁾ が報告している。ヘテロ個体では活性は中間の値をしめす。

ホスホグルコムターゼ：家禽化ウズラではこの酵素の個体変異は見されていないが^{4,8)}、野生ウズラにおいて電気泳動変異が発見された(未発表)。*C. pectoralis* の赤血球のホスホグルコムターゼが2つの対立遺伝子により支配されることが報告された²⁰⁾。

エステラーゼ：卵白エステラーゼについては BAKER と MANWELL¹⁾ が分析している。コンアルブミン域に1本の主成分と、その前方に1本の副成分がみられる。またポストアルブミン域に1本の弱い活性の存在が認められる。いずれの域についても個体変異の存在ははっきり

していない。

卵黄エステラーゼも彼ら¹⁾により分析された。卵黄では2つの域において活性が検出される。そのうちの1つで *slow esterase* と命名されたものは血清由来の偽コリンエステラーゼであり、個体変異はみられない。他の1つの *fast esterase* について個体変異が発見されている。

赤血球エステラーゼも BAKER と MANWELL¹⁾により分析された。3つの域において活性が検出される。彼らはコマーシャルのウズラ集団(日本ウズラかヨーロッパウズラか不明)と日本ウズラ集団について調べ、前者においては3域のすべてが、後者においては2つの域が多型をしめすことを発見した。

血清エステラーゼについては LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾が調べている。それによると血清エステラーゼは5つの域において認められ、これらすべての域において個体変異が存在する。そのうちの2つの域における変異に対しては遺伝的な説明は不可能であった。結局、II, IV および V の3つのエステラーゼシステムが提案された。橋口ら³⁸⁾も *Es-5*, *Es-6* および *Es-7* の3つの血清エステラーゼシステムを報告している。

その他に多数のエステラーゼ遺伝変異が報告されている。大脳エステラーゼ *Es-III* は、血漿には含まれないが、赤血球も含めた他の11の臓器においても認めることができる²²⁾。エステラーゼ *D* はダイマー構成の蛋白質であり³⁵⁾、のちに複対立遺伝子により支配されることが明らかにされている⁸⁾。このエステラーゼ *D* の個体変異は他の臓器においても認めることができる。

アルカリ性ホスファターゼ：SAVAGE ら⁴⁰⁾はディスク電気泳動法で血清アルカリ性ホスファターゼが易動度の異なった7つの成分に分けられるのをみた。そのうちの4成分の存在は生理的要因に影響されやすいものであり、これに対して他の1成分、*Akp 123*(数字は易動度を意味する)、はすべての個体が常に持っているいわゆる *constazyme* である。残る2成分(*Akp 90* と *Akp 89*)は対立形質であり、いずれの個体もいずれかの成分をもつ。前者が優性形質であると報告した。のちに MAEDA ら⁴¹⁾は寒天ゲルを使用して、ウズラの血清アルカリ性ホスファターゼが2つの域において存在すること、およびそのうちの1域(*Akp-2*)において個体変異がみられることを観察した。交配実験を行ない、この変異が共優性の複対立遺伝子により支配されると報告した。彼ら⁴¹⁾は他の域(*Akp-1*)においても個体変異がみられることを暗示した。LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾も血清アルカリ性ホスファターゼが2つの域において存在し、そのうちの1域において遺伝変異がみられると報告した。これらの研究者の報告した各システムの相互の関連性については

不明である。

酸性ホスファターゼ：MAEDA ら⁴²⁾は肝臓の酸性ホスファターゼが2つの域において存在し、そのうちの Acp-2と命名した域に個体変異が存在すると報告した。共優性の A と B の2対立遺伝子による支配を受ける。ダイマー構成の蛋白質なので、ヘテロ個体では雑種蛋白質がつくられ、合計3本の成分の存在がみられる。腎臓、脾臓、精巣あるいは卵巣の酸性ホスファターゼも肝臓のそれと同じ泳動像をしめす。

アミラーゼ：卵白アミラーゼは CSUKA と NOVY⁶⁾により分析された。オボアルブミン域に活性が検出され、3通りの表現型が認められる。コンアルブミン域にも活性が検出される。血清アミラーゼについては渡辺ら⁴³⁾が澱粉ゲルを用いて分析している。3つの域に活性が検出されるが、中間の易動度をもち、血清トランスフェリン域に相当する域に検出されるアミラーゼが個体変異をしめすと報告した。共優性の対立遺伝子により支配され、ヘテロ個体では2成分の存在がみられる。MAEDA ら⁴⁴⁾はポリアクリルアミドゲルで血清アミラーゼを分析した。トランスフェリン域に活性がみられ、4種類の易動度の異なる成分が発見され、これらの成分の存在不在に関して個体変異がみられる。合計9つの型に分類したが、遺伝様式の分析はしていない。

脾臓アミラーゼの電気泳動変異を WATANABE と WAKASUGI⁴⁵⁾が発見し、2つの共優性対立遺伝子により支配されると報告した。彼らの調査した9つのウズラ系統のうちの1つにおいてのみ突然変異型遺伝子 *b* が存在した。我々の岐阜大学のウズラ集団では、やはり野生型の *a* の頻度の方が高い。*b* の頻度は 0.071 であった⁸⁾。

リゾチーム：オボグロブミン *G*₁ を参照せよ。

ペプチダーゼ：血漿ロイシン・アミノペプチダーゼについて木村ら⁸⁾が分析している。副成分の活性の強さに関して個体変異を発見しているが、遺伝的な説明をすることは出来なかった。LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁾もこの酵素について調べているが個体変異は認めていない。

C. pectoralis の赤血球において、phenylalanyl-leucine を基質として用いた時に検出されるペプチダーゼが2つの座位により支配されること、そしてそのうちの1座位が多型をしめすことが報告されている²⁰⁾。

マンノース・ホスヘート・イソメラーゼ：浅胸筋のイソメラーゼの泳動像では3つの域において活性が認められ、中間の易動度をもつ域 MPI-I において個体変異が発見された⁸⁾。A と B の2つの共優性対立遺伝子により支配されるモノマー型の蛋白質である。野生ウズラにおいて、家禽化ウズラで発見された2つの対立遺伝子に加えて、別の2つの対立遺伝子 C と D の存在が発見され

ている。(未発表)。MPI-I 域の変異は浅胸筋の他に、肝臓、赤血球、大脳、心臓、脾臓あるいは腎臓などにおいても認めることができる。MPI-II と MPI-III 域の活性は浅胸筋においてのみ検出される。ウズラでは少なくとも3つの座位によりこの酵素は支配される。

グルコース・ホスヘート・イソメラーゼ：JUNEJA と WILHELMSSON⁴⁶⁾が赤血球においてこの酵素の遺伝変異を発見した。ダイマー構成の蛋白質で、ヘテロ個体では3本の成分の存在がみられる。同一個体ならば赤血球、大脳、心臓あるいは浅胸筋のいずれを試料としても同じ泳動像が得られる⁴⁷⁾。KIMURA ら⁸⁾により、S成分が *S*₁ と *S*₂ に細分類できることが報告された。*C. pectoralis* で多型をしめすことが報告されている²⁰⁾。

2. 野生ウズラおよびその他のウズラの蛋白質多型

例数はごく少ないが、BAKER と MANWELL²⁰⁾は2羽の純粋の野生日本ウズラから、また日本ウズラとヨーロッパウズラ (*C. c. coturnix*) の *F*₁ 雑種 11羽からの卵について分析した。これらの卵は家禽化ウズラにおいてそれ迄に発見されたのと同じ蛋白質や突然変異を示めし、新しい蛋白質や変異は検出されなかった。ポストアルブミン、X および Y プロテイン、そして *G*₁ などが多型をしめしたといわれる。彼らは *C. coturnix* は、*C. pectoralis* に比べて、野生のものでも非常に高い変異性をもった種ではなかろうかと推察している。純粋な意味での野生ウズラとは言えないのであるが、国立遺伝学研究所の野生系統の日本ウズラについてふれておく。河原⁴⁸⁾は野生ウズラを捕獲し、その家禽化に成功して、野生系統と呼ばれている1つのウズラの系統を作成した。この系統にはなんらの人為淘汰または意識淘汰は加えられていない。この野生系統のウズラの蛋白質のいくつかについての調査結果をみると、一般の家禽化系統のウズラと共通の変異やよく似た変異量をしめしている。調査された蛋白質としては *Es-D*³⁵⁾, *Es-II*³³⁾, *Es-III*³⁴⁾, *Amy-1*⁴³⁾, *Pa-3*¹²⁾, *Pa-4*¹²⁾, *Pt*¹²⁾, *Poa-1*¹²⁾ そして *Pa-2*¹⁵⁾ などがある。我々の研究室では昨年末に実際に野外で野生ウズラを捕獲し、現在それらの蛋白質についての分析を進めている。得られた結果の一部についてはこの報告で引用したが、詳細については別の機会に報告する予定である。我々の捕獲した野生ウズラ群も家禽化ウズラとよく似た高い変異性をもつのではないかということが予想されている。

オーストラリアウズラ *C. pectoralis* については、BAKER と MANWELL²⁰⁾の詳細な分析結果の報告がある。大要は表2の通りである。家禽化ウズラあるいは日本ウ

表 2 ウズラ 4 集団の遺伝的変異性

蛋白質	<i>C. c. japonica</i> Gifu	<i>C. c. japonica</i> Edinburgh	<i>C. c. japonica</i> Gif-sur-Yvette	<i>C. pectoralis</i> Adelaide
	KIMURA, <i>et al.</i> , 1980	BAKER & MANWELL, 1967	LUCOTTE & KAMINSKI, 1975	BAKER & MANWELL, 1975
Hb	R* R R	R R R	R R R	R R R
Alb	S		S*	S*
Tf	S*	W	W-S	S
Ov	W*	W*	W*	O
Minor prot.		W* W* W* W* Y* Y*	W* W* W* W* S* S* S*	S S S R O O O O
ADH	L*		S*	L
SDH	L*			
GDH	L*			
Dia				R
Ct	R*			O
SOD				R
Est	L* B* B R*	Y* Y R* R* R	S* S* S*	R* R
Acp	L*			
Akp			S*	
Amy	P*			
G ₁		W*		O
Pept	S		S	R* R
alpha GPDH	L			L*
LDH	M	R R		R
ME	L* L			L L O
ICDH				R
PGD	L*	R*	R*	R*
G 6 PD		R*	R*	R
MDH	L L	R		R
alpha GAPD		R		R
GOT	L L			
PGM	L		R	R*
Ald		R		R
MPI	M* M M			
PGI	L*			R*
P _{poly}	0.516	0.542	0.761	0.196
$\bar{H}$	0.167	0.162	0.285	0.036

注) 表中のアルハベット文字は 1つの座位を意味し、右肩にある *印はその座位が多型を意味している。例えば岐阜集団のヘモグロビン(Hb)は赤血球(R)について調べ、それを支配する3つの座位のうちの1つが多型であることになる。R: 赤血球, S: 血清, W: 卵白, Y: 卵黄, L: 肝臓, M: 筋肉, O: 卵管, P: 脾臓。

なお BAKER と MANWELL (1967) の日本ウズラについての値 $\bar{H}$ は、それ迄に彼等が報告したデータから、著者が概算したものであり、表中のすべての座位についての平均ではない。

ズラに比べて変異量は低く、多型座位の割合は調べた 36 座位のうちの 7 座位である。

CSUKA と NOVY⁴³⁾ は 3 種のウズラの卵の蛋白質について分析した。わづかに 2 羽ではあるが、ヒメウズラ *Excelsaltoria chinensis* の卵を得て、コンアルブミンが 1 つは fast タイプで他が slow タイプであることを観察した。詳細は不明であるが、卵の蛋白質の電気泳動像はヒメウズラのそれは日本ウズラのとはあまり異ならないが、カリフォルニアウズラ *Lophortyx californicus* のとは異なると述べた。カリフォルニアウズラの 21 羽においては卵の蛋白質については多型は観察されなかったと述べている。リゾチーム活性の強さはヒメウズラ > カリフォルニアウズラ > 日本ウズラであった。

SCHRAM と LOWE⁴⁹⁾ はウズラ、ウロコウズラ *Callipepla squamata*, そしてイワシヤコ *Alectoris graeca* の血清蛋白質の比較を、ゲル透過による分離パターンと免疫泳動の結果により、おこなっている。

3. 蛋白質座位の利用

蛋白質座位については形質の把握が容易であり、形質発現も安定している。遺伝様式も単純で表現型から遺伝子型が直接に読みとれるものが多く、発見された変異座位における対立遺伝子の頻度も比較的に高い。座位数も、表 1 に示めたように、次第に増加してきている。このように標識遺伝子としての条件をそなえているので、いろいろな面での利用が考えられる。

品種分化や系統分化の実態を探るのにこの蛋白質座位の利用が考えられ、実際に各種の家畜において研究が進められている。ウズラにはまだ品種というものが成立していないが、実験動物として各種の選抜実験も行われているし、また独特の系統というものが作成されている。これら系統分化に関連させた蛋白質多型に関する調査を行う必要がある。先述したように、我々の研究室では現在野外でウズラを捕獲してその蛋白質多型を家禽化ウズラのそれとの比較を行っている。

さらに基礎的な研究として、染色体地図の作製という点に関して我々の研究室でも調査を開始した。これ迄に 5 つの羽装羽色座位 (*Y*, *B*, *W*, *Bh* および *E*) と 3 つの蛋白質座位 (*Tf*, *Hb* および *PGI*) について相互の連鎖関係について調べた。*E* と *PGI* 座位間に弱い連鎖の存在するのを認めた^{50,51)}。これはアルビノ・シナモンとブラウン座位との連鎖の報告⁵²⁾につづいて、ウズラにおける連鎖の 2 番目の報告である。また常染色体における、また蛋白質座位の連鎖の最初の報告ではなろうかと考えられる。

集団の変異性の定量化に蛋白質座位が利用できること

は多数の研究者が証明している。ウズラ集団の変異性についても幾人かが評価している。例えば LUCOTTE と KAMINSKI⁴⁴⁾ によると多型座位の割合 (P_{poly}) と平均ヘテロ接合体率 ($\bar{H}$) がそれぞれ 0.761 と 0.285 であった (表 2)。BAKER と MANWELL¹⁾ あるいは我々⁸⁾ もよく似た値を得ている。これらの値は鳥類を含めた他の脊椎動物について得られている値と比べると異常に高い値である。なお脊椎動物 134 種の平均は、Nevo⁵³⁾ の計算したところによると、それぞれ 0.173 と 0.049 である。これらの値が何を意味しているかという変異性の解釈の問題であるが、ウズラの場合には結論はまだでない。BAKER と MANWELL²⁰⁾ は近縁の *C. pectoralis* の変異性の値が他の動物に一般にみられる値の範囲にあることから、日本ウズラの変異性が高いことの説明として次のような可能性をあげている。その可能性とは、家禽化されるにあたり遺伝的組成の点で異なっているいくつかの集団の間で交雑が行われた結果によるものである、ということである。高い変異性を持っていた方が、有利であるという考え方である。これに対して SMITH ら⁵⁴⁾ は、ヨーロッパ野猪 (*Sus scrofa*) の子孫の集団も含めて極端に成立の歴史の異なった 4 集団の豚について調べた結果と、広域にわたって分布する動物 (Wide ranging species) では一般に高い変異性をもっているという Nevo⁵³⁾ の報告も引用して、変異性の大きさと家畜化とは関連がないのではないかと述べている。広域種に起源している家畜では、家畜化の過程においては当然変異性は高いが、そのことが家畜に必ずしも必要な条件ではないということである。この問題についてより多くの家禽家畜について、その原種もあわせて調査したうえでなければ結論はできないのではないかと考えられる。

なお、表 1 には対立遺伝子の存在が認められた座位のみがあげられているが、表 2 にはこれ迄にどのような蛋白質について調べられているかをみるための参考として、4 つのウズラ集団について報告をまとめて示めた。

応用の可能性を検討するために量的形質との関連性も調査されている。前田らは各表現型の適応度指数 (産卵率 × 入卵率 × 孵化率 × 生存率) は、Hb⁵⁵⁾ では B 型が、酸性ホスファターゼ⁵⁶⁾ ではヘテロ型が、その他の型に比較して低く評価されたと報告した。また肝臓エステラーゼの Es-2 では表現型間に差がみられなかった⁵⁷⁾。別の機会に彼らは *Hb*, *Alb*, *Akp-2*, *Acp-2*, *Es-2*, *Es-4* および 6 *PGD* 座位について近交系ウズラにおけるヘテロ有利性を検討しているが、*Es-4* 座位に関してのみヘテロ有利性がみられると報告した⁵⁸⁾。前田ら⁵⁹⁾ は、表現型間で適応度の差が存在する酵素蛋白質があれば、それ

を利用して近交退化現象の著しいウズラでも近交系の維持が可能であろうと述べている。SASAKI ら⁶⁰⁾のニワトリの卵白蛋白質型と量的形質との関連性を調べた結果の例もあり、量的形質との関連性は難かしい問題を含んでいる。なお、SASAKI らは卵白座位の効果はニワトリの系統の違いによる遺伝的背景により異なることをみている。

異なった品種や系統、さらに異なった種類の蛋白質を調べることにより、新らしく発見される座位や対立遺伝子の数が加速度的に増えてきている。SOMES, JR.⁶¹⁾の最近の総説のなかには、ウズラでは蛋白質座位 26 と、その他の形態生理代謝に関与する座位 46 が含まれている。結局、その後に報告された蛋白質座位なども含めると、ウズラでは 100 座位余りを数えることができる。ニワトリのそれが 300 座位余りであるのに比べると、ウズラではその 1/3 にしかならないが、研究の歴史からみるとウズラの方が研究がいかに活発であるかがわかる。今後これらの座位がいかに有効に利用されるのか、期待される。

文 献

- BAKER, C. M. A. and C. MANWELL: *Comp. Biochem. Physiol.*, **23**, 21, 1967.
- 田名部 尚子: 家禽会誌, **17**, 249, 1980.
- LUCOTTE, G. and M. KAMINSKI: *J. Hered.*, **68**, 201, 1977.
- LUCOTTE, G. and M. KAMINSKI: *Experimentation Animale*, **8**, 27, 1975.
- LUSH, I. E.: *Nature*, **189**, 981, 1964.
- CSUKA, J. and J. NOVY: *Biologia (Bratislava)*, **29**, 509, 1974.
- GARCIA, A. J., O. PEREZ and F. VIETA: *Rev. cubana de cienc. avic.*, **4**, 81, 1977.
- 木村正雄・石黒基嗣・伊藤慎一・磯貝岩弘: 家禽会誌, **17**, 312, 1980.
- KIMURA, M., S. ITO, Y. MORISHIMA and I. ISOGAI: *Japan. J. Genet.*, **52**, 251, 1977.
- OGDEN, A. L., J. R. MORTON and D. G. GILMOUR: *Nature*, **195**, 1026, 1962.
- 木村正雄・伊藤慎一・長嶺慶隆・磯貝岩弘: 家禽会誌, **15**, 267, 1978.
- 田名部 尚子・小川 宣子・河原 孝忠: 家禽会誌, **18**, 126, 1981.
- MILLER, H. T. and R. E. FEENEY: *Biochemistry*, N. Y., **5**, 952, 1966.
- BOGARD, W. C., Jr., I. KATO and M. LASKOWSKI, Jr.: *J. Biol. Chem.*, **255**, 6569, 1980.
- 田名部 尚子・小川 宣子: 家禽会誌, **18**, 秋季大会号, 1981.
- KEANE, R. W., U. K. ABBOTT, J. L. BROWN and V. M. INGRAM: *Develop. Biol.*, **38**, 229, 1974.
- STRATIL, A. and M. VALENTA: *Comp. Biol. Physiol.*, **55 B**, 145, 1976.
- WASHBURN, K. W., H. L. MARKS and R. H. LOWE: *Poult. Sci.*, **47**, 1941, 1968.
- MAEDA, Y., T. HASHIGUCHI and M. TAKETOMI: *Japan. J. Genet.*, **50**, 265, 1975.
- BAKER, C. M. A. and C. MANWELL: *Comp. Biochem. Physiol.*, **50 B**, 471, 1975.
- HALEY, L. E. *Genetics*, **51**, 983, 1965.
- 木村正雄・石川景子・伊藤慎一・磯貝岩弘: 家禽会誌, **17**, 287, 1980.
- WOHNUS, J. F., S. OHNO and K. KLEVECZ: *Experientia*, **25/10**, 1108, 1969.
- CASTRO-SIERRA, E. and S. OHNO: *Biochem. Genet.*, **1**, 323, 1968.
- AEBI, H., S. R. WYSS, B. SCHERZ and J. GROSS: *Biochem. Genet.*, **14**, 791, 1976.
- MANWELL, C. and C. M. A. BAKER: *Comp. Biochem. Physiol.*, **28**, 1007, 1969.
- SHOW, T. B., V. M. CHAPMAN and F. H. RUDDLE: *Biochem. Genet.*, **4**, 707, 1970.
- OHNO, S., C. STENIUS, L. CHRISTIAN and C. HARRIS: *Biochem. Genet.*, **2**, 197, 1968.
- OHNO, S., C. STENIUS, L. CHRISTIAN and G. SCHIPMANN: *Biochem. Genet.*, **3**, 417, 1969.
- 木村正雄・山本昌二・伊藤慎一・磯貝岩弘: 家禽会誌, **18**, 178, 1981.
- 木村正雄・榎園雅弘・伊藤慎一・磯貝岩弘: 家禽会誌, **15**, 78, 1978.
- 木村正雄・岩原 泰・新美秀達・磯貝岩弘・岐阜大農研報, **31**, 279, 1971.
- 江村正一・木村正雄・磯貝岩弘: 家禽会誌, **11**, 206, 1974.
- 木村正雄他: 家禽会誌, **15**, 184, 1978.
- 渡辺誠喜・吉田治弘・河原 孝忠: 家禽会誌, **14**, 66, 1977.
- HASHIGUCHI, T., Y. YOSHIMITSU, Y. MAEDA and M. TAKETOMI: *Japan. J. Breed.*, **28**, 329, 1978.
- HASHIGUCHI, T., L. S. BEAN, Y. MAEDA and M. TAKETOMI: *Anim. Blood Grps biochem. Genet.*, **7**, 65, 1976.
- 橋口 勉・吉田良一・前田芳実・武富萬治郎: 鹿大農学術報告, **31**, 67, 1981.
- 橋口 勉・前田芳実・武富萬治郎: 動物学雑誌, **89**, 49, 1980.
- SAVAGE, T. F., M. W. COLLINS and E. C. SMITH: *Isozyme Bulletin*, **4**, 24, 1971.
- MAEDA, Y., T. HASHIGUCHI and M. TAKETOMI: *Japan. J. Genet.*, **47**, 165, 1972.
- MAEDA, Y., T. HASHIGUCHI and M. TAKETOMI: *Japan. J. Genet.*, **51**, 71, 1976.
- 渡辺誠喜・吉田治弘・河原 孝忠: 家禽会誌, **12**, 67, 1975.
- MAEDA, Y., K. W. WASHBURN and H. L. MARKS: *Anim. Blood Grps biochem. Genet.*, **11**, 251, 1980.
- WATANABE, T. and N. WAKASUGI: *Japan. J. Genet.*, **53**, 55, 1978.

- 46) JUNEJA, R. K. and M. WILHELMSSON: Anim. Blood Grps biochem. Genet., **6**, 3, 1975.
- 47) 木村正雄・石黒基嗣・伊藤慎一・磯貝岩弘: 家禽会誌, **15**, 316, 1978.
- 48) 河原孝忠: 実験動物, **25**, 351, 1976.
- 49) SCHRAM, A. C. and AL D. LOWE: Comp. Biol. Physiol., **44 B**, 53, 1973.
- 50) 伊藤慎一他: 日本畜産学会春期大会, 1982.
- 51) 伊藤慎一他: 日本畜産学会東海支部会報, **28**, 42, 1980.
- 52) 本間運隆・神野雅宏: 第 57 回日本畜産学会大会, 1970.
- 53) NEVO, E.: Theoret. Pop. Biol., **13**, 121, 1978.
- 54) SMITH, M. W., M. H. SMITH and I. L. BRISBIN, JR.: J. Mamm., **61**, 39, 1980.
- 55) 前田芳実・橋口 勉・武富萬治郎: 日畜会報, **48**, 623, 1977.
- 56) 前田芳実・橋口 勉・武富萬治郎: 日畜会報, **48**, 617, 1977.
- 57) 前田芳実・橋口 勉・武富萬治郎: 鹿大農学術報告, **28**, 59, 1978.
- 58) MAEDA, Y. and T. HASHIGUCHI: Anim. Blood Grps biochem. Genet., **13**, In press, 1982.
- 59) 前田芳実・井 博視・橋口 勉・武富萬治郎: 日畜会報, **49**, 607, 1978.
- 60) SASAKI, S., I. OKADA and Y. HACHINOHE: J. Facult. Agric., Hokkaido Univ., **56**, 187, 1969.
- 61) SOMES, JR., R. G.: International Registry of Poultry Genetic Stocks, Storrs Agric. Exp. Stn., Bulletin 460, Univ. Connecticut, 1981.
- 62) LUSH, I. E.: Life Sci., **5**, 1537, 1966.