鶏 の 排 卵

田 中 克 英

岐阜大学農学部家禽畜産学科, 各務原市

鶏の卵巣は哺乳類の卵巣と著しく異なり多数の卵胞が卵巣の表面から突出し、各卵胞は卵胞茎によって卵巣の実質と結びついている。産卵鶏の卵巣においては直径7-8 mm から3-4 cm までそれぞれ大きさを異にした数個の黄色卵胞と直径6 mm 以下の多数の白色卵胞とが通常観察される。黄色卵胞においては極めて鮮明な血管分布が卵胞壁全般にわたって観察されるが、一部血管分布を欠くようにみえる部分がある。この部分は帯状に存在しスチグマとよばれているが、この部分にも毛細血管が分布していることが明らかにされている¹⁾。排卵直前に卵胞の血管分布は外見上極めて不鮮明となり、スチグマの幅は広くなる²⁾。排卵はスチグマが破れることによって行なわれるが、その状況はネムブタール麻酔³⁾またはフェノバルビタール麻酔下で開腹することによって肉眼的に観察することができる。卵胞が排卵に近づくとも卵管の漏斗部が卵胞を包むような行動を示し³⁾、スチグマの一点が先ず破れ、次いでこの破裂が急速に他端へ波及して卵が排出される²⁾。

1) スチグマの破裂機構

スチグマの破裂を促すものは下垂体前葉から放出されるホルモンであるが、このホルモンの作用によって卵胞にいかなる変化が生じる結果スチグマが破裂するものであるか未だ明確にされていない。これについていろいろな説がある。

a) 卵管漏斗部による力

排卵時に卵管漏斗部が卵胞を包むような行動を示すことから漏斗部が卵胞壁に力を加えるのではないかといわれたことがある⁴⁾。しかしながら、卵管を除去した鶏でも排卵は行なわれるし⁵⁾、また体外に摘出した卵胞においても排卵が行なわれること^{2,6)}から、このような力が排卵に必須なものとは考えられない。

b) 卵胞内圧の増加

卵黄の蓄積が継続することによってひきおこされる卵胞内圧の増加が破裂の原因であろうといわれたが^{5,7)}、排

卵1時間前に卵胞茎を締めつけて血流を止めても排卵するし²⁾、体外摘出卵胞も排卵することから^{2,6)}、排卵直前に卵黄が蓄積することが原因であるとは考えられない。また卵胞内に水を注入して卵胞内圧を高めても特にスチグマが破れるということはない²⁾。排卵直前の卵胞の血管分布が不鮮明となることは卵胞内圧の増加を推察させるが、果して卵胞内圧が排卵時に変化するかどうかは卵胞内圧の測定が行なわれていないので不明である。哺乳類(ラット)における測定結果⁸⁾によれば排卵時に特に変化しないという。

c) 卵胞膜の筋線維の収縮

PHILLIPS and WARREN²⁾は卵胞膜における筋線維の存在を示し、これが収縮することがスチグマが破れる原因の1つであろうと述べている。しかしながら、排卵に伴う筋線維収縮に対する直接的証拠は示されていない。

d) 局所的壊死

NALBANDOV⁹⁾は卵胞が大きくなると血流量が減少し、大卵胞は全般的に貧血状態になるが毛細血管が分布するスチグマは特に貧血が著しく、それ故スチグマの組織は十分な酸素の供給を受けることができず組織の壊死がひきおこされ、その結果スチグマが破れるのでであろうと述べている。しかしながら、卵胞の血流量変化についての実験的根拠は何ら示されていない。

e) 酵素作用

卵胞の卵黄中に蛋白分解酵素が存在し、閉鎖卵胞の卵黄中のこの酵素活性は正常卵胞の卵黄中よりも高いことが明らかにされているが¹⁰⁾、スチグマの破裂との関係は不明である。卵胞膜にはアルカリ性ホオスファターゼが存在し¹¹⁾、その活性は卵胞の発育および閉鎖と関係すること¹¹⁾、また排卵1時間前に顕著な上昇を示すことが報告されているが¹²⁾、この酵素が卵胞膜の破裂に対してどのような意義をもつものであるか明らかでない。最近、中条ら¹³⁾はPMS処理した産卵鶏をネムブタールで麻酔して開腹し、黄色大卵胞上に濾紙の小片をあてこれにいろいろな蛋白分解酵素(Pronase, Negarse, Collagenase)溶液をしみこませたところ、スチグマが破裂することを明らかにした。しかしながら、鶏の卵胞膜中にこれらの蛋白分解酵素が存在するかどうか明らかにされて

昭和46年10月1日受付

Ovulation in the Chicken — a review — Katuhide TAKANA Dept. of Poultry and Animal Sciences, Gifu University, Kakamigahara.

いないので、その生理的意義は未だ不明である。

f) 卵胞膜細胞内の生化学成変化

排卵直前の卵胞の卵胞膜では排卵3時間前または6時間前の卵胞膜と異なり、スチグマの核酸含量比(RNA/DNA)がスチグマ以外の部分のそれよりも大となること¹⁴⁾、またこのような変化はLH処理によってもひきおこされること¹⁴⁾が明らかにされているが、この変化がスチグマの破裂とどのような関係にあるのか未だ明らかにされていない。

2) 排卵誘起ホルモン

産卵鶏の下垂体前葉を除去すると24時間以内に卵胞は閉鎖して排卵は行なわれなくなるが¹⁵⁾、卵胞が閉鎖する以前に黄体形成ホルモン(LH)を注射すると排卵が誘起される¹⁵⁾。鶏の下垂体前葉を哺乳類の下垂体前葉からLHを抽出する方法で抽出処理して得られた画分は他の前葉ホルモン画分よりも排卵誘起効果はるかに強い¹⁶⁾。これらの事実から排卵は下垂体前葉からLHが放出されることによってひきおこされるものと理解されている。しかしながら、鶏の下垂体前葉からLHは未だ単離されていないので、LHが化学的に単一物質として存在し放出されるものかどうかは断定できない。鶏においてはLHは卵胞刺激ホルモン(FSH)と結びついた複合体として放出されるのではないかと唱える人¹⁷⁾もある。

最近、上吉ら¹⁸⁾は哺乳類のFSHを単独では排卵を誘起し得ない程度の量のLHと同時に産卵鶏に注射すると排卵が誘起されること、また単独投与の場合わずかに排卵誘起効果を示す程度の量のLHと同時に注射するとLH単独投与の場合よりも排卵誘起率が高められることを明らかにし、LHの排卵誘起効果をFSHが増強することを見出した。同様な事実はFERRANDO and NALBANDOV¹⁹⁾によっても示された。すなわち、彼等はDibenzylamine 処理下で開腹した産卵鶏の卵巣の卵胞壁にFSHとLHとの混合液を直接局所注入した場合、それぞれの単独注入によっては排卵が誘起されない量であっても排卵が誘起されることを示した。上吉ら¹⁸⁾はさらにFSHのこのような増強作用はLH注射の15分後にFSHを注射した場合にはみとめられないが、1時間後に注射した場合には同時に注射した場合と同様に増強作用がみとめられることを明らかにし、FSHはLHによってひきおこされる卵胞膜組織中の或種の変化の開始時とその変化の過程がある程度進行した後の時期とにおいてそれぞれその過程の進行を促進するのであろうと推察している。

このようにLHのみならずFSHもまた排卵に関与することが明らかにされるにおよび、正常の排卵がひきお

こされる場合FSHもLHとともに重要な役割を演じているものと推察され、従って排卵誘起ホルモンはLHであることに異論もあると思われるが、単独でしかも微量で直接卵巣に作用して排卵を誘起するホルモンを排卵誘起ホルモンと定義すればそれはLHであろう。ただし、ここでLHとは哺乳類のLHと生物学的に同じ作用を示すホルモンをいい、鶏のLHが哺乳類のLHと化学的に同じ物質であるかどうかは別な問題である。

3) 排卵の誘起

a) 性腺刺激ホルモンの投与

産卵鶏にLHを注射することによって人為的に排卵を誘起できること^{20,21)}は古くから知られている。このLH注射によって排卵する卵胞は正常排卵の場合と同様に最大の卵胞のみである。しかしながら予めPMS処理²⁰⁾またはFSH処理²²⁾を行なって卵巣に多数の卵胞を发育させておくと多数の卵胞が排卵する。FRAPS and RILEY²⁰⁾はPMSを6~11日間投与した後、馬の下垂体前葉LHを静脈内に注射することによって7個の卵胞を排卵せしめたと報告している。ただし卵管に入るものは通常1個のみである²⁰⁾ので、このような処理によって1日の産卵数を増すことはできない。LH注射によって排卵を誘起する場合、注射から排卵までの時間は6.5-9.6時間で大部分のもの(90%)は6.5-8.5時間である²³⁾。これに対して、予めPMS処理した鶏においては6.1-7.2時間である²³⁾という。PMS処理を行わない鶏の方がPMS処理鶏の場合よりも変異の幅が大きい、これは測定に使用した正常産卵鶏における注射時の卵胞の发育程度に変異があったためと考えられる。PMSの皮下注射は排卵を停止させるが²⁰⁾、比較的大量(1,200 I.U.)を静脈内に注射すると排卵を誘起する²³⁾。これは大量のPMSが有するLH作用のもとづくものとして説明されるが、PMSが卵巣のステロイドホルモン分泌を介して下垂体前葉のLH放出を促す可能性、および少量分泌されているLHの卵胞に対する作用を増強するという可能性とが考えられ、その作用機序は明確でない。

排卵誘起に必要なLH量は使用するLH製剤の種類によって異なることは勿論であるが、注射を行なう時間^{24,25)}および対象とする卵胞がクラッチの第1卵であるか第2卵以後の卵であるかによって著しく異なる^{25,26)}。クラッチ第1卵の方が第2卵以後の卵よりも排卵予定時刻の一定時間前においてははるかに感受性が高い^{24,25)}。この感受性の差異は卵胞の发育程度の差異によるものと考えられる。

産卵鶏の下垂体を排卵予定時刻の約18時間前に除去し、除去後12時間にLHを注射すると本来排卵すべき卵胞以外に比較的小さい卵胞までも同時に排卵する¹⁵⁾とい

う。このことは比較的小さい卵胞でも条件がみたされれば排卵できることを示すものと思われるが、そのような条件は未だ明らかにされていない。従って正常な場合最大卵胞のみが排卵し、比較的小さい卵胞が何故排卵しないのかという理由も未だ明らかでない。

b) 黄体ホルモンの投与

黄体ホルモンの1つである Progesterone (Prog.) を1-2 mg の投与量で産卵鶏に注射すると LH 注射の場合と同様に排卵が誘起される²⁷⁾。この場合、クラッチ第1卵に対しては皮下注射も静脈内注射もともに有効であるが、第2卵に対しては静脈内注射は殆ど効果がない。Prog. 注射から排卵誘起までの時間はクラッチ第1卵については7-9時間、第2卵については8-11時間である²⁷⁾と報告されている。

Prog. は下垂体を除去した鶏においては排卵を誘起しない²⁸⁾。Prog. の微量 (5-10 µg) を大脳新線状体後部または間脳視床下部に注入すると排卵が誘起されるが²⁹⁾、下垂体前葉に注入した場合には排卵は誘起されない²⁹⁾。視床下部の正中隆起部を電気的に破壊した場合にも Prog. の排卵誘起効果は現れない³⁰⁾。これらの事実から、Prog. の排卵誘起効果は Prog. が下垂体前葉に直接に作用するからではなく、中枢神経を刺激して排卵誘起ホルモン放出因子を下垂体前葉に到達せしめることによって発揮されるものであると考えられる。Prog. の注射後2時間経過した後下垂体除去²⁸⁾や視床下部の破壊³⁰⁾を行っても排卵は誘起されるので、Prog. が下垂体前葉から排卵誘起に対して十分な量の排卵誘起ホルモンを放出させるためには2時間要するとみなされている。

4) 排卵の停止

a) 非特異的物質の投与および外科手術

卵白、カゼイン、ペプトン、脳や筋肉の組織を乾燥したものなどを鶏に注射すると卵胞が閉鎖し、排卵は阻止されると報告されている³¹⁾。また開腹手術も卵胞閉鎖をひきおこし排卵を阻止する³²⁾といわれ、その頻度は産卵率が比較的高い鶏ほど低い傾向がある³²⁾という。これらの場合における排卵の停止はストレスに伴う性腺刺激ホルモン分泌の停止によるものと思われるが、明確な証拠は得られていない。

b) 卵管の刺激

HUSTON and NALBANDOV³³⁾ は卵管膨大部に糸を通す手術をしておくと、手術後少なくとも25日間排卵が抑えられ、卵巣や卵管の重量およびトサカの大きさは偽手術産卵鶏と差異がなく、卵巣には排卵する大きさの卵胞が存在し続けると報告し、この排卵停止は卵管の刺激が神経を介して下垂体前葉のLHの放出を抑えるからであると述べた。さらに、VAN TIENHOVEN³⁴⁾ はこのような刺

激のLH放出抑制効果は卵管の部位によって異なり、卵管峡部が他の部位よりも強いと報告している。しかしながら、これらの報告はいずれも排卵の有無を放卵の有無で判定しているので排卵した卵が卵管に入らない場合を考慮していない。鶏の卵管は手術を行なうと排卵した卵が卵管内に入らない場合が観察される³⁵⁾ので卵管膨大部に糸を通すことが排卵を抑えるということはかなり疑問に思われる。SYKES³⁶⁾ は同様な手術を行なった結果、排卵が阻止されることを確認できなかったと報告している。

c) 絶食処理

産卵鶏を絶食させると卵胞は閉鎖し³⁷⁾、排卵は行なわれなくなる。^{38,39)} HOSODA *et al.*³⁷⁾ によると絶食後72時間ではすべての発育卵胞は閉鎖しているという。絶食を行なっても性腺刺激ホルモンを注射すると卵胞は閉鎖せず排卵が誘起される^{38,39)}ので、絶食時の排卵の停止は下垂体前葉からの性腺刺激ホルモンの放出の停止にもとづくものと考えられる。絶食の結果生じる閉鎖卵胞の卵胞膜のアルカリ性ホスファターゼ活性度は正常発育卵胞膜におけるよりも低いこと⁴¹⁾が明らかにされている。しかしながら、この酵素が卵胞の閉鎖(排卵の停止)の機構にいかなる役割を演じているのか明らかでない。

d) ホルモン処理

FRAPS⁴⁰⁾ は2卵クラッチを示す鶏のクラッチ第1卵排卵の14, 24 または41時間前および第2卵排卵の11, 15, 19 または28時間前に Estradiol benzoate (EB) 1-2.5 mg を筋肉内に注射すると第1卵排卵も第2卵排卵もともに抑えられることを示した。この場合、第1卵に対する排卵阻止率は13-19%であり、第2卵に対する排卵阻止率は47-69%で第2卵に対する方が卵胞ホルモンの排卵阻止効果が強く現われている。日高ら⁴¹⁾は3卵以上のクラッチを示す鶏に対してEB 10mgを筋肉内に注射した場合のクラッチ第2卵排卵阻止効果が注射を行なう時間によって異なることを示した。すなわち排卵予定時刻の14時間前に注射した場合には排卵阻止効果が明らかにみとめられるが、その他の時間(8, 20, または26時間前)に注射した場合には排卵阻止効果は明らかでない。これはFRAPS⁴⁰⁾の実験結果と異なっているが、この差異は実験に使用した鶏の産卵率の差異と関係があるかと想像される。EB 10 mg をクラッチ第2卵排卵14時間前に注射してもLHや視床下部抽出液(LH放出因子を含む)を同時に注射すると排卵は誘起される⁴²⁾。それ故、EBの排卵阻止効果はEBが卵巣に直接作用するからではなく下垂体前葉の排卵誘起ホルモンの放出機構を抑制することによって示されるものと思われる。

Progesterone (Prog.) は前述したように排卵を誘起す

る作用をもつものであるが、比較的大量 (10 mg 以上) を注射すると排卵を阻止し⁴²⁾、休産して換羽を誘起することもある^{43,44)}。比較的小量 (1-5 mg) でも排卵を阻止する場合があります⁴²⁾、この場合の阻止効果は注射を行なう時間によって異なる^{41,42)}。クラッチ第2卵排卵に対しては排卵予定時刻の14時間前よりも20時間前に注射する場合の方が排卵阻止率が高く、26時間前ではさらに高い⁴¹⁾。排卵を阻止する量の Prog. の投与と同時に LH を投与すると排卵が誘起され⁴²⁾、その排卵誘起率は LH 単独投与の場合の排卵誘起率とほぼ同じである⁴²⁾。このことから Prog. の排卵阻止効果は Prog. が卵巣に直接作用するからではなく、下垂体前葉からの排卵誘起ホルモンの放出機構を抑制することによるものと思われる。しかしながら、排卵周期中のいろいろな時間に注射した Prog. が示す排卵阻止効果の差異が排卵誘起ホルモン放出機構の Prog. に対する感受性の差異にもとづくものであるかどうか未だ充分に立証されていない。

Testosterone propionate (TP) を 5-10 mg の投与量で筋肉内注射した場合にも排卵は阻止される⁴¹⁾。クラッチ第2卵排卵予定時刻のいろいろな時間前に注射した実験において TP は EB や Prog. と異なり注射時間による排卵阻止率の顕著な差異を示さない⁴¹⁾。TP の排卵阻止作用の機序については未だ明らかにされていない。

性腺刺激ホルモンもある投与量においては卵胞の閉鎖をひきおこし排卵を阻止する^{45,46)}と報告されている。すなわち、FRAPS and FEVOLD⁴⁶⁾ は鶏の下垂体前葉の乾燥粉末 2 mg をクラッチ第2卵排卵の 16, 18 または 21 時間前に注射すると排卵が阻止されること、また鶏の下垂体前葉について羊の下垂体前葉の場合と同様な分画を行ない、得られた FSH 画分および LH 画分をそれぞれ単独または併用で排卵18時間前に投与した場合にも排卵が阻止されると報告している。彼等はこのように排卵が阻止されるのは投与した性腺刺激ホルモンの作用によって卵巣からの卵胞ホルモンの分泌が増加し、この卵胞ホルモンによって下垂体前葉の排卵誘起ホルモンの放出が抑えられるからであろうと推察している。

プロラクチンが性腺の活動を抑えること⁴⁷⁾は古くから知られていたが、排卵に対する直接作用は不明であった。最近、プロラクチンを LH と同時に Phenobarbital 処理鶏に注射すると LH によって誘起される排卵が阻止されること⁴⁸⁾が明らかとなった。この場合、内因性の LH 放出は Phenobarbital によって抑えられているとみなされる。それ故、プロラクチンは卵巣に直接作用して LH による排卵を阻止するものと思われる。

e) 自律神経遮断剤の投与

ZARROW and BASTIAN⁴⁹⁾ はクラッチ第1卵排卵予定時

刻の 8-11 時間前から 1 時間ごとに 12 時間にわたりアトロピン (150 mg) を注射した場合、および SKF-501 (10 mg/kg) を 8-11 時間前とその 5 時間後との 2 回注射した場合のいずれにおいても注射した鶏群の 70% 以上の鶏において排卵が阻止されることを示した。さらにクラッチ第1卵排卵予定時刻の 12-15 時間前にアトロピンを注射し、その 15 分後に Progesterone を注射してその後 1 時間ごとにアトロピンの注射をくり返すと、注射鶏群の 80% において Progesterone による誘起排卵が阻止されること、また予め SKF-501 を注射してその 15 分後に Progesterone を注射した場合にも 44% の鶏において誘起排卵が阻止されることを示した。VAN TIENHOVEN *et al.*⁵⁰⁾ は Dibenamine の注射がクラッチ第1卵の正常排卵および Progesterone による誘起排卵を阻止することを示し、Dibenamine による排卵阻止率は注射を行なう時間によって異なり、第1卵排卵予定時刻の 4 時間前では極めて低く、6 時間以上 14 時間前まで次第に高くなると報告している。これらの薬物による排卵の阻止は卵胞に対する直接作用によるものではなく⁵¹⁾、下垂体前葉の排卵誘起ホルモンの放出を促す神経機構に対する作用によるものとみなされている。

f) 麻 酔

中枢麻酔薬である Phenobarbital (100 mg/kg) をクラッチ第2卵排卵予定時刻の 14 時間前およびそれ以前の時間に 1 回筋肉内に注射すると排卵は阻止される⁵²⁾。この場合排卵阻止率は排卵予定時刻までの時間が長いほど高く、26 時間前に注射するとすべての鶏においてその排卵を阻止する⁵²⁾。Phenobarbital は正常排卵のみならず Progesterone による誘起排卵をも阻止する^{25,52,53)}。Phenobarbital 投与鶏に Progesterone と同時に LH を注射した場合の排卵誘起率は LH 単独投与の場合とほぼ同じである⁵²⁾ので、Phenobarbital は Progesterone が中枢神経に与える刺激の伝達を阻止するものとみなされる。従って、Phenobarbital 単独投与の場合の正常排卵の阻止は Phenobarbital が下垂体前葉の排卵誘起ホルモン放出のための中枢神経刺激の伝達を阻止するからであると考えられる。

Phenobarbital と同じバルビタール系に属する麻酔薬である Nembutal (Pentobarbital sodium) の注射によって排卵予定時刻の 10 時間前から 4 時間前まで鶏を麻酔しても排卵は阻止されない⁵⁴⁾と報告されている。また第1卵排卵予定時刻の 12-16 時間前に注射するときはむしろ排卵を促進する⁵³⁾と報告されている。Nembutal の排卵促進作用は正常排卵に対するのみならず、Progesterone による誘起排卵に対してもみとめられる⁵³⁾という。またこのような作用は Dial (Diallylbarbituric acid) や

Ipral (Calcium ethylisopropyl barbiturate) についてもみとめられる⁵⁸⁾と報告されている。このように排卵が促進されることの理由について FRAPS and CASE⁵⁸⁾ は麻酔による鎮静に次いでおこる覚醒時の中枢神経の興奮が下垂体前葉からの性腺刺激ホルモンの放出を促すからであろうと述べている。

5) 卵子の成熟と排卵との関係

卵胞内で発育する卵は卵子形成過程における第1卵母細胞である。配偶子形成のための成熟分裂として第1成熟分裂(減数分裂)が排卵の直前に行なわれる⁵⁵⁾。この第1成熟分裂に到る細胞内の顕微鏡的变化は排卵の約4.5時間前に始まる⁵⁶⁾という。また成熟分裂はLHを注射して人為的に誘起した排卵の場合にも行なわれる⁵⁶⁾という。それ故、成熟分裂は下垂体前葉から放出されるLHの作用によって促されるものとみなされている。第2成熟分裂のための紡垂糸の形成は第1成熟分裂後直ちに行なわれるが、第2成熟分裂およびそれに伴う第2極体の排出は排卵後卵が卵管漏斗部に入って受精が行なわれるまで行なわれない^{55,57)}という。

6) 排卵の神経体液的支配

a) 体液的刺激伝達路

下垂体前葉は下垂体茎によって視床下部と連絡している。視床下部の神経は下垂体前葉へ到達していないが⁵⁸⁾、血管は下垂体門脈系として前葉へ分布している^{59,60)}。産卵鶏の下垂体茎を切断すると排卵は行なわれなくなるが⁶¹⁾、そのままにしておく約1ヵ月後に再び排卵が行なわれるようになる⁶¹⁾。これは視床下部と下垂体前葉との間の血管連絡が回復したためであると考えられる。それ故、下垂体前葉の性腺刺激ホルモンの分泌は下垂体門脈系の血液によって視床下部から下垂体前葉へ運ばれる物質(放出因子)によって促されるものであるとみなされている。

鶏の視床下部における排卵誘起ホルモン放出因子の存在は視床下部抽出液の頸動脈注射による排卵の誘起⁶²⁾、および下垂体前葉への直接注入による排卵の誘起⁶³⁾によって明らかにされている。TANAKA *et al.*⁶⁴⁾ は雌鶏の視床下部抽出液を加えた培養液中で雄鶏の下垂体前葉を41°Cで2時間培養すると培養液中のLH量が増加することをみとめ、視床下部にLH放出因子が存在することを明らかにした。また KAMIYOSHI *et al.*⁶⁵⁾ は同様な方法でFSH放出因子も存在することを明らかにした。

7) 神経的刺激伝達路

アセチルコリンの作用を無効にするアトロピンやアドレナリンの作用を無効にするDibenamineを産卵鶏に注射すると排卵が阻止されること^{49,50,51)}は前述した通りであるが、このことから下垂体前葉の排卵誘起ホルモンの

放出を促す神経的刺激伝達路にはアセチルコリン作動性の系路とアドレナリン作動性の系路とがあると考えられている^{49,51)}。これらの薬物がProgesteroneによる誘起排卵を阻止する場合、アトロピンはProgesterone注射後2時間以内に注射しなければ有効でないのに対し、Dibenamineは5時間後まで有効である⁵¹⁾という。このことから排卵誘起ホルモンの放出を促す神経的刺激伝達路の前半がアセチルコリン作動性系路であり、その後半がアドレナリン作動性の系路であろうといわれている⁵¹⁾。またアトロピンによる排卵阻止率はProgesterone注射後の時間と一定の関係にあり、この関係から計算した結果、アトロピンによって阻止されるような刺激の伝達が行なわれている時間は26分～2時間30分である⁵¹⁾と報告されている。

RALPH⁶⁶⁾ は視床下部の室旁核腹部の電気的破壊をクラッチ第1卵排卵予定時刻の7時間前に行なうと排卵が阻止されるが、5.5時間前以後に行なうと排卵は阻止されないことを見出し、室旁核腹部の神経細胞が排卵の約6時間以上前の時期に排卵誘起ホルモンの放出に関与していることを示した。また室旁核腹部の破壊は正常排卵のみならずProgesteroneによって誘起される排卵をも阻止すること⁸⁰⁾が報告されている。室旁核腹部の破壊のみならず間脳のいろいろな部位を破壊しても排卵は阻止される⁶⁷⁾。しかしながら、破壊後の排卵停止期間は破壊の部位によって異なり、間脳中央部の破壊よりも視索前野、視索上核下垂体路または視床背後部を破壊したときの方が約2倍長い期間にわたり排卵が停止する⁶⁷⁾という。

OPEL and FRAPS⁶⁸⁾ はクラッチ第1卵排卵予定時刻の14時間前に視床下部の正中隆起部にステンレススチール電極をそう入して通電による刺激を与えると排卵が3-10時間おくれること、またこのような効果はプラチナ電極を使用した場合およびステンレススチール電極をそう入して通電しない場合にはみとめられないことを見出し、ステンレススチール電極を使用して通電した場合にみとめられる排卵遅延効果は通電によって電極から鉄イオンが放出され、これが刺激として持続的に作用する結果排卵誘起ホルモンの放出が抑えられるからであると述べている。さらに OPEL⁶⁹⁾ はクラッチ第1卵排卵14時間前に前位の視索前野の腹内側にステンレススチール電極またはプラチナ電極に入れると通電した場合もしない場合ともに排卵がおくれると報告している。このように間脳の一部にいわゆる刺激を与えると排卵誘起ホルモンの放出が抑えられる理由としては、排卵誘起ホルモンの放出を支配する中枢神経機構に抑制的刺激伝達路の存在を仮定してこれを賦活するからであると考えられている。

8) 排卵周期

a) 排卵時刻

クラッチ第1卵の排卵は朝早い時刻に行なわれ、第2卵以後各卵の排卵は前日の排卵時刻よりも順次おそい時刻に行なわれる²⁵⁾。クラッチ最終卵の排卵は通常午後2時頃までに行なわれ、日没近い時間もしくは日没後に排卵が行なわれることは極めてまれである。クラッチ第2卵から最終卵までの各卵についてそれぞれの排卵時刻をその前日における排卵時刻と比較するとそのずれはクラッチの最初および最後の2卵間では中間の2卵間よりも大である²⁵⁾。1クラッチにおける排卵時刻のずれの総和は3卵以上のクラッチではクラッチの長さに関係なく7-8時間である^{25,70)}。このことは1日のうちで排卵は約8時間という限定された期間内にのみ行なわれることを示している。

1-2卵クラッチを示す鶏における第1卵の排卵時刻は3卵以上のクラッチを示す鶏のそれよりもおそい²⁵⁾。またクラッチと次のクラッチとの間隔が2日の鶏では間隔が1日のものよりも第1卵の排卵時刻がおそい⁷¹⁾。

b) 排卵と放卵との関係

クラッチ第2卵以後の各卵の排卵は前の卵の放卵後平均30.7分⁷²⁾または32.2分²⁾に行なわれる。放卵前に排卵が行なわれることは通常ないので卵管子宮部における卵の存在が次の排卵に関係しているかのように思われるが、卵管子宮部の卵をつぶして除去しても排卵は促進されない⁷²⁾、また後葉ホルモン⁷²⁾やアセチルコリン⁷³⁾を注射して放卵を促進しても排卵は促進されない。これに対して、LH注射によって正常の排卵時刻よりも3-6時間早く排卵を誘起するときは放卵も誘起される⁷⁴⁾。電気的刺激または電極そう入によって放卵が誘起されるような視床下部の部位⁷⁵⁾は排卵に影響を及ぼす部位⁶⁶⁻⁶⁹⁾でもあるので、排卵と放卵とはそれぞれの誘起ホルモンの分泌を支配する中枢神経において相互に密接な関係があると思われるがその詳細については未だ明らかにされていない。

c) 下垂体前葉 LH 分泌の変動

排卵周期中の下垂体前葉LH力価について NELSON *et al.*⁷⁶⁾ はクラッチ第2卵排卵から第3卵排卵までの期間における変動を報告し、HEALD *et al.*⁷⁷⁾ はクラッチの第何番目の排卵であるかを考慮しない場合の排卵から次の排卵までの期間、およびクラッチ最終卵の排卵から次のクラッチの第1卵排卵までの期間⁷⁸⁾における変動を報告している。また TANAKA and YOSHIOKA⁷⁹⁾ はクラッチ最終卵の排卵から次のクラッチの第2卵排卵後8時間までの期間における変動を報告している。これらの報告は下垂体前葉LH力価のピークが出現する時間はそれぞれ相異っているが、いずれも1排卵周期中に2回ピークが

あることを明らかにしている。すなわち、第1回目のピークは排卵時⁷⁷⁾もしくは排卵数時間後^{76,79)} (次の排卵の20-21時間前)に示され、第2回目のピークは次の排卵の14時間前⁷⁶⁾もしくは8時間前^{77,79)}に示されている。クラッチ最終卵の排卵から次のクラッチの第1卵排卵までの期間の下垂体前葉LH力価の変動については、TANAKA and YOSHIOKA⁷⁹⁾ は最終卵排卵後2時間とその12時間後とにピークを見出し、第2回目のピークは第1卵排卵10時間まで約12時間維持されることを見出している。これに対し、HEALD *et al.*⁷⁸⁾ は TANAKA and YOSHIOKA⁷⁹⁾ が見出した第2回目のピークの出現時間とほぼ同じ時間にピークを見出したが、このピークは持続せず直ちに減少を示しその後上昇し第1卵排卵12時間前から再び減少を示すと報告している。しかしながら、この変化は統計的に有意ではないという。

下垂体前葉LH力価が排卵周期中に変動することの要因については未だ明らかにされていないが、排卵後数時間にみとめられた第1ピークの要因として NELSON *et al.*⁷⁶⁾ は卵管上部の刺激^{83,84)}を挙げている。しかしながら、卵管上部に人為的刺激を与えても下垂体前葉のLH力価の変動の様相は変化しない³⁵⁾ので、このような刺激が変動の要因である可能性は極めて低いものと思われる。HEALD *et al.*⁷⁷⁾ は彼等が見出した変動の要因としてステロイドホルモンの分泌を挙げているがその証拠は未だ示されていない。

下垂体前葉LHはその力価が減少する時期に放出が行なわれているとみなすと1排卵周期中に少なくとも2回放出が行なわれていることになる。この中、排卵8時間前に行なわれる第2回目のLH放出は排卵誘起と直接関係しているものと考えられる⁸⁵⁾。これはLH注射またはProgesteroneの注射から誘起排卵までの時間が約8時間であること²³⁾およびその他の実験結果^{27,55,66,80)}から従来推定されていた排卵誘起ホルモンの放出時間²⁵⁾とほぼ一致するからである。排卵数時間後に行なわれる第1回目のLH放出は卵胞を排卵可能な状態に近づけるということで間接的に排卵に関与しているものと考えられる⁶²⁾。この考えはPhenobarbital投与によって第1回目のLH放出を抑えたときとみなされる場合の卵胞のLHに対する排卵反応度の著しい低下という事実⁶²⁾にもとづくものである。

血中LHレベルの排卵周期中における変動については NELSON *et al.*⁷⁶⁾ および BULLOCK and NALBANDOV⁸¹⁾ が卵巣アスコルビン酸減少法によって測定した結果を報告している。それらの報告によると血中LH力価は1排卵周期中に3回(排卵20時間前、14時間前および8時間前)のピークを示すという。しかしながら、鶏の血液中には

卵巣アスコルビン酸減少法において反応を示す物質としてLH以外の物質も存在すること⁸²⁾が明らかにされているので、これらの報告結果を直ちに血中LHレベルの変動とみなしてよいかどうか疑問である。

下垂体前葉についてもLHのほかに卵巣アスコルビン酸減少をひきおこすバゾトシン様物質が存在すること⁸³⁾が明らかにされ、従って卵巣アスコルビン酸減少法によって測定された従来のLH測定結果は再吟味されねばならないと主張されている⁸³⁾。しかしながら、この物質の存在は成鶏雄では明らかであるが産卵鶏においては確認されず⁸⁴⁾、また下垂体前葉を塩酸で抽出した場合には認められるが生理的食塩水でホモジェネートとした場合には認められない⁸⁴⁾。それ故、前記の排卵周期中の下垂体前葉LH力価の変動はいずれも卵巣アスコルビン酸減少法を使用して検出されたものではあるが、下垂体前葉を生理的食塩水ホモジェネートとして測定した結果であるのでLH力価の変動とみなしてよいであろう。

d) 下垂体前葉FSH分泌の変動

KAMIYOSHI and TANAKA⁸⁵⁾ はクラッチ第1卵排卵の5時間後から第2卵排卵までの期間における下垂体前葉FSH力価の変動を明らかにした。すなわち、下垂体前葉FSH力価は排卵11時間前にピークを示し、この時間から排卵6時間前にかけて減少しその後上昇する。さらに上吉ら⁸⁶⁾は排卵時にもピークが存在することを示唆する実験結果を得ている。それ故、下垂体前葉FSH力価は排卵11時間前と排卵時付近との2回のピークを1排卵周期中に示すものと思われる。最近 IMAI and NALBANDOV⁸⁷⁾ は KAMIYOSHI and TANAKA⁸⁵⁾ が使用した方法とほぼ同様な方法を使用して下垂体前葉中および血中のFSH力価を測定した結果を報告した。その報告によれば下垂体前葉FSH力価のピークは3回(排卵21時間前、14時間前および5時間前)みとめられるといい、KAMIYOSHI and TANAKA⁸⁵⁾ が報告した結果と異なっている。しかしながら、血中FSH力価のピークは2回(排卵11時間前と排卵時)みとめられるといい、血中ピークの出現時間は KAMIYOSHI and TANAKA⁸⁵⁾ および上吉ら⁸⁶⁾が下垂体前葉について見出したピークの出現時間と一致している。IMAI and NALBANDOV⁸⁷⁾ の実験結果では下垂体前葉が示すピークの回数と血中のピークの回数とが一致していないが、これは検体採取時間の間隔が大であったため排卵14時間前から19時間前までの期間に存在するかもしれないピークを検出し得なかったためであろうと彼等は述べている。しかしながら、下垂体前葉の第1回目のピーク(排卵21時間前)は他の2つのピークより著しく低いので排卵周期中における下垂体前葉FSH力価の大きな変動は3回ではなくむしろ2回であるとみ

なすことが妥当のように思われる。いずれにしろ、彼等の報告では下垂体前葉FSH力価の変動と血中FSH力価の変動とは一致していないが、その理由については明らかにされていない。

e) 下垂体前葉のTotal GTH力価の変動

Total GTH力価とは性腺刺激ホルモン力価をFSH力価とLH力価とに区別せずに測定した場合の力価のことである。Total GTH力価の測定法としてはいろいろな方法があるが、鶏の下垂体前葉に対しては雛精巣重量増加法(いわゆる Chick assay⁸⁸⁾)が比較的感度が高い⁸⁹⁾(精度は低い)。今井と中条⁹⁰⁾はこの方法を使用して排卵周期中の鶏の下垂体前葉のTotal GTH力価を測定し、排卵時においては排卵3～4時間前におけるよりも力価が低いと報告した。上吉ら⁹¹⁾はTotal GTH力価の測定法としての雛精巣32pとりこみ法⁹²⁾を感度精度ともに高い方法に改良し、この改良法による測定結果は他の方法と異なりFSH力価とLH力価とを加算的に示すことを明らかにした。次いでこの改良法を使用してクラッチ第1卵排卵から第2卵排卵までの期間における下垂体前葉のTotal GTH力価の変動を追究し、排卵11時間前と21時間前にそれぞれ力価のピークがみとめられること⁹³⁾を明らかにした。さらに雄鶏の下垂体前葉についてTotal GTH力価の1日(24時間)における変動を追究し、雄鶏においては産卵鶏の第1回目のピークに相当する時間に1つのピークが見出されるが、それ以外のピークはみとめられないこと⁹³⁾を明らかにした。従って、産卵鶏にみとめられる2つのピークのうち第1回目のピークは雌雄共通の要因にもとづくピークであると推察され、第2回目のピークは産卵鶏に特有な要因にもとづくピークであろうと思われる。

f) 下垂体前葉の排卵誘起力価の変動

上吉ら⁹³⁾は産卵鶏のクラッチ第1卵の排卵誘起率を指標として下垂体前葉の性腺刺激ホルモン力価を定量的に測定することができることを確認した後、この排卵誘起法によってクラッチ第1卵排卵から第2卵排卵までの期間における下垂体前葉の排卵誘起力価の変動を明らかにした。すなわち、下垂体前葉の排卵誘起力価は排卵8時間前から6時間前までの期間に顕著な減少を示し、排卵周期中にみとめられるピークは排卵8時間前の1回のみであることを明らかにした。上吉ら⁹³⁾がこの排卵誘起力価の測定に使用した下垂体前葉は彼らが前記のTotal GTH力価の測定に使用した下垂体前葉と同じものであるので両力価を正確に比較することができる。そこでこの比較を行なうとTotal GTH力価が高くても排卵誘起力価は必ずしも高くないことが明らかとなる。例へば排卵8時間前においてはTotal GTH力価も排卵誘起力価もとも

に高いが、排卵21時間前においては Total GTH 力価は排卵8時間前とほぼ同程度に高いにも拘らず排卵誘起力価は比較的低い。このように Total GTH 力価と排卵誘起力価とが比例的関係を示さないことは排卵誘起に対して性腺刺激ホルモンの組成 (FSH と LH の比率) が重要な意義をもつことを示しているものと思われる。

g) 卵黄の 32p とりこみと 卵胞の排卵反応度の変動
上吉ら⁹³⁾はクラッチ第1卵排卵から第2卵排卵までの期間におけるクラッチ第2卵および第3卵の卵黄中への 32p とりこみ量の変動を明らかにしている。すなわち、32p 注射後2時間における卵黄 1g 当りおよび卵胞膜 100 mg 当りの 32p 放射能は第2卵排卵18時間前にピークに達しその後漸減の傾向を示す。また彼らは同じ期間における卵胞の雄鶏下垂体前葉ホモジネートに対する排卵反応度の変動を明らかにしている。すなわち、一定量の下垂体前葉を注射した場合、排卵14時間前およびそれ以後の時期に注射したときには排卵が誘起されるが、排卵18時間前に注射したときは反応度は低く、それ以前の時期における注射では排卵は誘起されない。それ故、卵胞が排卵可能となる時期は排卵前18時間以後であると思われ、これは下垂体前葉の性腺刺激ホルモンの第1回目の放出が行なわれた後であるとみなされる。

h) 排卵周期の発現機構

排卵周期の発現機構に関しては、FRAPS^{25,40)}が排卵誘起ホルモンの放出を支配する中枢神経の興奮性の日内変動と興奮を促すホルモンとの関係にもとづいた仮説を提唱している。また、BASTIAN and ZARROW²⁴⁾は排卵誘起ホルモンの放出周期と卵胞の成熟周期との2つの周期の非同時性にもとづいた仮説を提唱し、NALBANDOV⁹⁴⁾は卵管刺激に由来する抑制的刺激的の反復による視床下部機能の疲弊という考えにもとづいた仮説を提唱している。これらの仮説についてはすでに詳細に説明されている著書^{95,96)}があるのでここでは省略する。これら3つの仮説は前述したような排卵周期中のいろいろな変動が明らかにされるにおよびいずれも修正を加えねばならないであろう。

排卵周期の発現を支配する性腺刺激ホルモンの放出は排卵周期中に少なくとも2回行なわれ、第1回目と第2回目とに放出される性腺刺激ホルモンはそれぞれその組成 (FSH と LH の比率) が相異なり、第1回目の放出は卵胞における卵黄の蓄積を促進して最大卵胞を排卵可能な状態にさせ、第2回目の放出は排卵を誘起すると考えられる。このように生理的意義を異にした性腺刺激ホルモンが何故このように放出されねばならないのかについては未だ明らかでない。またこれらの放出はおそらく光などの外部的要因と卵巣ステロイドホルモン分泌など

の内部的要因とによって主として支配されているものと思われるが、それらの要因と性腺刺激ホルモンの放出との関係などなお幾多の未解決の問題が残されている。

文 献

- 1) NALBANDOV, A. V. and M. F. JAMES: *Am. J. Anat.*, **85**, 347, 1949.
- 2) PHILLIPS, R. E. and D. C. WARREN: *J. Exp. Zool.*, **76**, 117, 1937.
- 3) WARREN, D. C. and H. M. SCOTT: *Science*, **80**, 461, 1934.
- 4) PATTERSON, J. T.: *J. Morph.*, **21**, 101, 1910.
- 5) PEARL, R. and M. R. CURTIS: *J. Exp. Zool.*, **17**, 395, 1914.
- 6) NEHER, B. H., M. W. OLSEN, and R. M. FRAPS: *Poultry Sci.*, **29**, 554, 1950.
- 7) BARTELMER, G. W.: *J. Morph.*, **23**, 269, 1912.
- 8) RONDELL, P.: *Biol. Reprod.*, Sup. **2**, 64, 1970.
- 9) NALBANDOV, A. V.: *Control of Ovulation* (Ed. C. A. VILLEE), p. 122, Pergamon Press, London, 1961.
- 10) 細田達雄・森 純一・阿部恒夫: *家禽会誌*, **3**, 139, 1966.
- 11) ABE, T., T. KANEKO, J. OTSKA and T. HOSODA: *Poultry Sci.*, **41**, 1447, 1962.
- 12) 上吉道治・谷本 勲・田中克英・吉岡正三: *日本家禽学会 1968 年度春季大会講演要旨*, p. 39, 1968.
- 13) 中条誠一・今井 清・A. H. ザカリア: *日畜会報*, **42**, 学会号, p. 46, 1971.
- 14) 大野正之・上吉道治・田中克英・吉岡正三: *日畜会報*, **42**, 学会号, p. 47, 1971.
- 15) OPEL, H. and A. V. NALBANDOV: *Endocrinology*, **69**, 1029, 1961.
- 16) FRAPS, R. M., H. L. FEVOLD and B. H. NEHER: *Anat. Rec.*, **99**, 571, 1947.
- 17) NALBANDOV, A. V.: *The Pituitary Gland* (Ed. G. W. HARRIS and B. T. DONOVAN), Vol., **1**, p. 295, Butterworths, London, 1966.
- 18) 上吉道治・田中克英・伊佐地幸夫・吉岡正三: *日本家禽学会 1969 年度春季大会講演要旨*, p. 10, 1969.
- 19) FERRANDO, G. and A. V. NALBANDOV: *Endocrinology*, **85**, 38, 1969.
- 20) FRAPS, R. M. and G. M. RILEY: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **49**, 253, 1942.
- 21) FRAPS, R. M., M. W. OLSEN and B. H. NEHER: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **50**, 308, 1942.
- 22) NALBANDOV, A. V. and L. E. CARD: *Endocrinology*, **38**, 71, 1946.
- 23) FRAPS, R. M., G. M. RILEY and M. W. OLSEN: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **50**, 313, 1942.
- 24) BASTIAN, J. W. and M. X. ZARROW: *Poultry Sci.*, **34**, 776, 1955.
- 25) FRAPS, R. M.: *Progress in the Physiology of*

- Farm Animals (Ed. J. HAMMOND), Vol. 2, p. 661, Butterworths, London, 1955.
- 26) FRAPS, R. M. and A. DURY: *Anat. Rec.*, **84**, 453, 1942.
 - 27) FRAPS, R. M. and A. DURY: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **52**, 346, 1943.
 - 28) ROTHCHILD, I. and R.M. FRAPS: *Endocrinology*, **44**, 141, 1949.
 - 29) RALPH, C.L. and R.M. FRAPS: *Endocrinology*, **66**, 269, 1960.
 - 30) RALPH, C.L. and R.M. FRAPS: *Endocrinology*, **65**, 819, 1959.
 - 31) FRAPS, R.M. and B.H. NEHER: *Endocrinology*, **37**, 407, 1945.
 - 32) ROTHCHILD, I. and R.M. FRAPS: *Endocrinology*, **37**, 415, 1945.
 - 33) HUSTON, T.M. and A.V. NALBANDOV: *Endocrinology*, **52**, 149, 1953.
 - 34) VAN TIENHOVEN, A.: *Anat. Rec.*, **115**, 374, 1953.
 - 35) 田中克英: 日畜会報, **39**, 377, 1968.
 - 36) SYKES, A.H.: *J. Reprod. Fertil.*, **4**, 214, 1962.
 - 37) HOSODA, T., T. KANEKO, K. MOGI and T. ABE: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **88**, 502, 1955.
 - 38) HOSODA, T., T. KANEKO, K. MOGI and T. ABE: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **92**, 360, 1956.
 - 39) MORRIS, T.R. and A. V. NALBANDOV: *Endocrinology*, **68**, 687, 1961.
 - 40) FRAPS, R.M.: *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **40**, 348, 1954.
 - 41) 日高隆義・上吉道治・田中克英・吉岡正三: 日本家禽学会 1969 年度秋季大会講演要旨, p. 11, 1969.
 - 42) 田中克英・上吉道治・日高隆義・吉岡正三: 日本家禽学会 1970 年度春季大会講演要旨, p. 21, 1970.
 - 43) JUHN, M. and P.C. HARRIS: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **92**, 709, 1956.
 - 44) 田名部雄一・葛城俊松: 農技研報, **G 21**, 49, 1962.
 - 45) FRAPS, R. M. and A. DURY: *Anat. Rec.*, **84**, 521, 1942.
 - 46) FRAPS, R. M. and H. L. FEVOLD: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **90**, 440, 1955.
 - 47) BATES, R.W., E.L. LAHL and O. RIDDLE: *Am. J. Physiol.*, **111**, 361, 1935.
 - 48) TANAKA, K., M. KAMIYOSHI and Y. TANABE: *Poultry Sci.*, **50**, 63, 1971.
 - 49) ZARROW, M.X. and J.W. BASTIAN: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **84**, 457, 1953.
 - 50) VAN TIENHOVEN, A., A.V. NALBANDOV and H.W. NORTON: *Endocrinology*, **54**, 605, 1954.
 - 51) VAN TIENHOVEN, A.: *Endocrinology*, **56**, 667, 1955.
 - 52) TANAKA, K., M. KAMIYOSHI and J.H. WOLFORD: *Poultry Sci.*, **49**, 1962, 1970.
 - 53) FRAPS, R.M. and J.F. CASE: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **82**, 167, 1953.
 - 54) BASTIAN, J.W. and M.X. ZARROW: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **79**, 249, 1952.
 - 55) OLSEN, M.W.: *J. Morph.*, **70**, 513, 1942.
 - 56) NEHER, B.H. and R.M. FRAPS: *J. Exp. Zool.*, **101**, 83, 1946.
 - 57) HAMILTON, H.L.: *Lillie's Development of the Chick*, Holt, Rinehart and Winston, New York, 1952.
 - 58) DRAGER, G.A.: *Endocrinology*, **36**, 124, 1945.
 - 59) GREEN, J.D.: *Am. J. Anat.*, **88**, 225, 1951.
 - 60) 和佐野武雄・長谷川一夫: 神経研究の進歩, **1**, 174, 1956.
 - 61) SHIRLEY, H.V., Jr. and A.V. NALBANDOV: *Endocrinology*, **58**, 694, 1956.
 - 62) 田中克英・六谷俊造・吉岡正三: 日本家禽学会 1967 年度春季大会講演要旨, p. 32, 1967.
 - 63) OPEL, H. and P.D. LEPORE: *Poultry Sci.*, **46**, 1302, 1967.
 - 64) TANAKA, K., M. KAMIYOSHI and M. TAGAMI: *Poultry Sci.*, **48**, 1985, 1969.
 - 65) KAMIYOSHI M., M. TAGAMI and K. TANAKA: *Poultry Sci.*, **48**, 1977, 1969.
 - 66) RALPH, C.L.: *Anat. Rec.*, **134**, 411, 1959.
 - 67) RALPH, C.L. and R.M. FRAPS: *Am. J. Physiol.*, **197**, 1279, 1959.
 - 68) OPEL, H. and R.M. FRAPS: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **108**, 291, 1961.
 - 69) OPEL, H.: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **113**, 488, 1963.
 - 70) FRAPS, R.M.: *Proc. 10th World's Poultry Congress*, p. 170, 1954.
 - 71) FRAPS, R.M.: *Endocrinology*, **77**, 5, 1965.
 - 72) WARREN, D.C. and H.M. SCOTT: *Poultry Sci.*, **14**, 195, 1935.
 - 73) WEISS, H.S. and P.D. STURKIE: *Poultry Sci.*, **31**, 227, 1952.
 - 74) FRAPS, R.M.: *Anat. Rec.*, **84**, 71, 1942.
 - 75) OPEL, H.: *Endocrinology*, **74**, 193, 1964.
 - 76) NELSON, D.M., H.W. NORTON and A.V. NALBANDOV: *Endocrinology*, **77**, 889, 1965.
 - 77) HEALD, P.J., B.E. FURNIVAL and K.A. ROOKLEDGE: *J. Endocrinol.*, **37**, 73, 1967.
 - 78) HEALD, P.J., K.A. ROOKLEDGE, B.E. FURNIVAL and G.D. WATTS: *J. Endocrinol.*, **41**, 197, 1968.
 - 79) TANAKA, K. and S. YOSHIOKA: *Gen. Comp. Endoc.*, **9**, 374, 1967.
 - 80) ROTHCHILD, I. and R.M. FRAPS: *Endocrinology*, **44**, 134, 1949.
 - 81) BULLOCK, D.W. and A.V. NALBANDOV: *J. Endocrinol.*, **38**, 407, 1967.
 - 82) FRANKEL, A.I., W.R. GIBSON, J.W. GRABER, D.M. NELSON, L.E. REICHERT, Jr. and A.V. NALBANDOV: *Endocrinology*, **77**, 651, 1965.
 - 83) JACKSON, G.L. and A.V. NALBANDOV: *Endocri-*

- nology, **84**, 1218, 1969.
- 84) 上吉道治・田中克英・牧村正敏・吉岡正三：日本家禽学会1970年度春季大会講演要旨, p. 19, 1970.
- 85) KAMIYOSHI, M. and K. TANAKA: Poultry Sci., **48**, 2025, 1969.
- 86) 上吉道治・田中克英・吉岡正三：日畜会報, **39**, 特別号, p. 150, 1969.
- 87) IMAI, K. and A.V. NALBANDOV: Endocrinology, **88**, 1465, 1971.
- 88) BRENNEMAN, W. R.: Endocrinology, **36**, 190, 1945.
- 89) NAKAJO, S. and K. IMAI: Endocrinol. Japan., **3**, 197, 1956.
- 90) 今井 清・中条誠一：家畜繁殖誌, **6**, 100, 1961.
- 91) 上吉道治・岩滝久一・田名部雄一・田中克英・吉岡正三：日畜会報, **42**, 学会号, p. 46, 1971.
- 92) FLORSHEIM, W.H., S.M. VELCOFF and R.E. BODFISH: Acta endocrinol., **30**, 175, 1959.
- 93) 上吉道治・坂井田実・田中克英・吉岡正三：家禽会誌, **8**, 秋季学会号, p. 23, 1971.
- 94) NALBANDOV, A.V.: Comparative Endocrinology (Ed. A. GORBMAN), p. 161, Wiley, New York, 1959.
- 95) 田名部雄一・田中克英・畜産大事典 (佐々木清綱監修) p. 315, 養賢堂, 東京, 1964.
- 96) 古賀 脩・田中克英：養鶏マニュアル (岡本正幹編著) p. 117 養賢堂, 東京, 1966.