

牛の家畜化と系統分化に関する遺伝学的研究

並 河 鷹 夫

牛の家畜化と系統分化に関する遺伝学的研究

並河鷹夫

名古屋大学図書	
和	897415

報告番号 乙第 2347 号

目次

	頁
I. 序文	1
1. 遺伝学よりみた家畜化現象	1
2. 一般家畜牛と近縁野生種	4
3. 東および東南アジア産家畜牛に 関する遺伝学的調査・研究	13
II. 毛色変異からみた家畜牛の系統分 化	17
1. 毛色変異観察の意義と方法	17
2. アジアの家畜牛における毛色変 異の分布	20
a) 韓国各地の在来牛における毛 色変異	20
b) 東南アジア産家畜牛における 毛色変異	25
3. 毛色変異の分布とアジア産家畜 牛の系統に関する考察	33
4. 要約	37

(Table 1~7 および Fig. 1~8)

Ⅲ. 家畜牛集団に存在するヘモグロビン

ニβ-鎖蛋白質変異の一次構造比較 ————— 59

1. 従来報告されたβ-鎖変異とバリ

牛型β-鎖変異分析の意義 ————— 59

2. バリ牛型ヘモグロビンβ-鎖 (bovine

hemoglobin $\beta^{X \text{ Bali}}$) の蛋白質一次構造

解析 ————— 63

a) 分析材料および方法 ————— 63

b) 分析結果 ————— 67

3. 家畜牛ヘモグロビンβ-鎖変異に

おける $\beta^{X \text{ Bali}}$ の分子進化上の位

置とゼブ牛多元起源説 ————— 72

4. 要約 ————— 79

(Table 8~10 および Fig. 9~15)

Ⅳ. バリ牛とバンテングの遺伝学的比

較 ————— 91

1. バリ牛とバンテングの関係に関

する従来の見解	91
2. 蛋白・酵素の遺伝的多型の比較	94
a) 分析材料および方法	94
b) 分析結果	97
3. 蛋白・酵素の遺伝的多型からみ	
たバリ牛とバンテングの関係	101
4. 要約	107

(Table 11~14)

V. 牛ヘモグロビン β 鎖変異 (Hbb 型)

支配遺伝子の地理的分布と家畜牛

の系統分化 117

1. Hbb型支配遺伝子を指標とする意

義 117

2. 東および東南アジア産家畜牛に

おけるHbb型支配遺伝子の頻度

分布と系統分化 123

a) 用いたデータと分析方法 123

b) 分析結果 127

3. 東および東南アジア産家畜牛地

域集団に対する北方系牛, ゼブ

牛およびバリ牛の遺伝的寄与 ————— 131

4. 世界の家畜牛における Hbb 型変

配遺伝子の分布とそれらの系統

に関する考察 ————— 137

5. 要約 ————— 145

(Table 15 および Fig. 16~18)

VI. 東および東南アジア産家畜牛地域

集団間における遺伝的分化と系統

関係 ————— 153

1. 従来の系統学的研究と本研究の

目的 ————— 153

2. 東および東南アジア産家畜牛集

集団間における遺伝的分化の測定 ————— 157

a) 用いた遺伝学的データ ————— 157

b) 遺伝的距離測定法と主成分分

析法 ————— 163

c) 分析結果 ————— 167

3. アジア産家畜牛集団の遺伝的分

化の要因と遺伝子資源としての

評価 ————— 176

4. 要約 ————— 185

(Table 16 ~ 21 および Fig. 19 ~ 25)

VII. 総括 ————— 203

謝辞 ————— 214

引用文献 ————— 216

I. 序文

1. 遺伝学より見た家畜化現象

人類の所有している家畜といわれる動物はすべてその野生種集団より種々の程度で生殖的に隔離されている。そして、その隔離の強さや長さは生物種や地域によって異なっている。家畜化とは一つの過程なのであって、極限まで家畜化された動物から自然分布する野生動物までの間に連続的なスペクトラムが存在し、しかもこのスペクトラムの中で動物集団は可逆的に動き得る(野澤, 1975)。この実例はアジア各地で現在もみられる。家鶏と野鶏(西田, 1974; 西田ら, 1974)、豚と野猪(野澤, 1975)、山羊(Nozawa, 1972; 野澤, 1972)および牛(並河, 1972)などにみられる実例は家畜化現象の多様な側面を示している。

野生種集団と家畜化集団との間の遺伝的な交流関係は家畜化の初期の過程(この場合,

時代の古さは重視しない) においてはより密接であろうし、家畜化が進んだ段階になっても遺伝子交換のできる野生種が人間の生活圏の近くに生存している場合、ある程度の遺伝子が家畜化集団へ流入することも考えられる。たとえば、インドネシアのジャワ島においては“弱くなった (degenerate)” 家畜牛の雌を森へ連れて行き、野生バンテングに交配し、改良が図られたが、これは1800年代の初期のことである (Raffles, 1816 (Payne と Rollinson, 1973 による引用から))。

家畜化された集団は野生種集団と異なる新しい進化的側面を持つに到り、たことが考えられる。家畜化された集団は人間の移動とともに自然分布していた地域から他の地域へもその分布を拡大し、新しい地域において、遺伝子交換の可能な野生種またはその家畜化集団 (亜種あるいは時として別種とされる種類) が分布しているような場合には、相互の間で遺伝子交流、すなわち雑種化が生ずることも

ある。家畜化過程のこのような動的かつ複雑な様相を考慮すると、われわれが家畜牛と呼んでいる牛集団の成立過程を遺伝学的に解明する上で想定すべき野生種は複数種に亘るであろう。本研究では家畜化がいつの時代より始まったかという問題よりも、むしろ現存する種々の家畜牛が近縁家畜種や野生種からどのような遺伝的寄与を受け、どのような遺伝学的分化を遂げているのかということに重点を置くことにしたい。

一般の家畜牛と遺伝的交流のできる野生種の範囲、および家畜化集団間や品種内における遺伝的分化の程度を明らかにしておくことは、遺伝子資源の効率のよい保存・利用という立場からも意義があろう。世界的にみてもアジアの牛は大きな遺伝的変異性を有していると想定される貴重なグループといえよう。

2. 一般家畜牛と近縁野生種

ウシ属に属している牛の分類学的位置づけは必ずしも研究者によって一致していない。一般家畜牛が偶蹄目 (*Artiodactyla*), 反芻亜目 (*Ruminantia*), 洞角科 (*Cavicornia*), ウシ亜科 (*Bovinae*) のウシ属に含まれる (芝田, 1969) ことは疑いないとしても, ウシ属内における分類には不統一な点が多くある。さらにウシ亜科に属する種の数は約10種であるがその学名についても不統一を極めている。これらの原因として, 野生種とその家畜化型に対して別個の種名を与えたり, 同一種の家畜に対し複数の種名を設けたりすることが指摘される。一方, 家畜牛に近縁の野生種に関する調査研究が充分でないことも理由のひとつであろう。Simoons と Simoons (1968) の分類を基礎とし, 野生種とその家畜化型が同一種名を有すること, および交雑の可否と子孫の生殖力の程度 (Gray, 1972, 参照) に重点を置いて分類を

試みると、Bovinae 亜科には 4 属 (Bos, Bison, Bubalus および Syncerus) が存在し、Bos primigenius の野生種 (原牛) を除いて、それぞれの属内の種はいくつか現存している。家畜牛の遺伝子構成に対して遺伝的寄与をした可能性が考えられるのは Bos 属の種であり、Bison 属の寄与は雑種の一部が妊性を有する (Gray, 1972) ものの、ほとんど無視できる。Syncerus 属 (アフリカ水牛) はこれも無関係である。Bubalus 属は家畜化され、広く世界に家畜水牛として分布し、家畜牛と共存しているものの両者の間には生殖的隔離があるため家畜牛との間に遺伝的予交流はないと考えられる。

Bos 属の種として 4 種現存するがこれらの種について概観してみよう。

Bos sauveli (Bibos (Novibos) sauveri 等の命名がある) はクープレイ (Kouprey), Indo-Chinese forest ox, Grey ox あるいは Grey Cambodian と呼ばれ、カンボジアの一部に生息する野生

牛である (Coolidge, 1940)。Bos 属内の種の中でこの野生牛は最も知られている。Coolidge (1940) はクープレイとその周辺に生息するガウールおよびバンテングの骨標本と詳細に比較研究し、これを別種とした。この野生牛は一見ゼブ牛を想像させる大きな胸垂えと頭、頸、肩部の深い皮膚の皺を有している興味深い牛であるが、Coolidge (1940) の1930年代の研究以後ほとんど新しい情報はなく、家畜牛との関連も未知のままに憶測の域に留まっている。

ヤク (Bos mutus) の野生のものはチベットの山岳地帯やステップに分布し、家畜ヤクは中国西部各省から中央アジアに分布する (Epstein, 1969)。家畜牛との間で正逆交配が可能で、 F_1 の雌は繁殖力を両者に対して充分有し、一方雄は雑種2代目 (バッククロスして生まれた雄) においても生殖力は高い (Zawadowsky, 1931; Phillips ら, 1946)。チベットでは家畜牛 (一般に家畜牛の雄を用いる) との F_1 を積

極的に生産し、利用する方法が採られ、雑種は *dzo* と呼ばれる (Phillips ら, 1946)。そして雑種の雌が自由に交配繁殖してしまうことが管理繁殖上の問題とされたほどである。1930年の推定で外モンゴルのみで約50万頭の家畜ヤクと4万頭の家畜牛とがおり、ヤクと家畜牛との遺伝的つながりは少くともこれらの地域において相当大きいと考えられるが、周辺の家畜牛に対する遺伝的影響の程度について把握できるほどの情報は乏しい。家畜化されたヤク集団に見られる毛色変異や無角の存在は、その歴史の長さを示唆する。しかしこれは家畜牛との交雑の結果にもよって異なる見方がある (Phillips ら, 1946)。

ガウール (*Bos gaurus, gaur*) はインド、アッサム、ビルマからマレー半島の森林に生息し、野生牛の中で最大のものである (Simoons と Simoons, 1968; 芝田, 1969)。ガウールは家畜牛との間で交雑が可能で、凡の雄は雌性を持たず、雌は完全な雌性を有する (Simoons と

Simoons, 1968 ; Gray, 1972)。インド東北部
 およびビルマ西部の少数民族が所有している
 ガヤール (gayal) またはミタン (mithan) と呼
 ばれる牛はガールの家畜化型とされ、その
 野生原種と交雑も行なわれる一方、家畜牛と
 の交雑も起こり、ガヤールと称せられる集団
 への家畜牛からの遺伝子流入もある (Simoons
 と Simoons, 1968)。ガヤールの頭数はビルマ
 西部からアッサム、ブータンにかけて約10～
 15万頭との推定がある (Simoons と Simoons,
 1968)。家畜ヤクと比較すればガヤールは家
 畜牛との遺伝的な交流は少なく、地域も限定
 されている。ガヤールの家畜化がいつ始った
 かについては充分な証拠は得られていない。

バンテング (Bos banteng, その他の命名もあ
 る) の野生のものはビルマ、タイ、マレーシ
 ア、カリマントラおよびジャワの一部に生息
 する (Payne, 1970 ; Payne と Rollinson, 1973)。
 オーストラリアのコバーク半島には1829年か
 ら1849年の間に移入され、野生化したバンテ

ニグが約1500頭生存している (Payne と Rollinson, 1973)。バンテニグの家畜化とされているバリ牛は、主としてインドネシアのバリ島、ロンボク島、スラウエシの南部と東南部およびコモール島に分布し、これらの島や地域の家畜牛の大部分を占める。総頭数は90万頭以上に達し (Payne と Rollinson, 1973)、スラウエシにおいてはその数は増加している。バリ牛はかつてフィリピンおよびマレーシアに複数の小繁殖集団が移入されたことがあった (Villegas, 1965)。しかし現在はほとんど消滅している。バリ牛は一般の家畜牛との交雑が可能で、所雑種の雌は雌性を有し、雄は一般に不妊であるが時として雌性を有するとされる (Gray, 1972)。しかし東南アジア、特にインドネシアに分布する一般の在来牛との間での雌性に関する正確なデータはほとんど無いといつてよい。東南アジアの在来牛とバリ牛の遺伝的交流の程度は予想外に大きいことが示唆されてきている (Namikawa と Widodo,

1978)。

ヨーロッパ系牛 (humpless cattle), ゼブ牛 (zebu cattle, humped cattle) およびこれらの中間型とされる家畜牛等に対する命名は極めて複雑で, 研究者によって数多くの方法がある (Phillips, 1961; Epstein, 1956; 芝田, 1969; Payne, 1970)。しかし, 現存の家畜牛の間に生殖上の隔離は認められていない (Gray, 1972) ので, 生物学的にはすべて同一種内のグループとすべきであろう。 Bos taurus の名が B. (t.) brachyceros (B. (t.) longifrons), B. (t.) indicus, B. t. taurus (B. (t.) primigenius) のごとく, 家畜牛一般を示すのに広く用いられてきた事実はある (Zeuner, 1963)。ここでは, 一般家畜牛の種名として, もし採用するとすれば, 野澤 (1978) に従って, Bos primigenius としたい。この種名は元来家畜牛, 特にヨーロッパ系牛の有力な野生原種とされる原牛 (aurochs) に与えられたものであった。原牛はヨーロッパ, 北部アフリカ, エジプト, パ

レスティン, メソポタミア, ペルシヤおよびアジアの屋根の北側を通る温帯に広く分布し, ヨーロッパでは中世まで生存していた (Zeuner, 1963)。原牛がヨーロッパ系牛 (humpless cattle) の主要な祖先であることについては形態学者をはじめとする多くの研究者の見解は完全に一致している。しかしゼブ牛や東南アジアの在来牛等を含めた家畜牛における大きな形態学的・遺伝学的変異性が, この型の野生種が家畜化された後に生じてきた変化と断定することは時期尚早であろう。

一般の家畜牛の系統を遺伝学的に究明しようとする場合に想定すべき野生種は, 現在のところ原牛 (*Bos primigenius*), バンテング (*Bos banteng*), ガウール (*Bos gaurus*) およびヤク (*Bos mutus*) の4種があげられる。本研究においてはガウールとヤクについての情報が充分得られていない。従って, 原牛とバンテングに重点が置かれている。特に東南アジアはバンテングの野生分布地域を含んでいるので,

これらの地域に分布する家畜牛がバンテング
(またはバリ牛) とどのような遺伝的関係
を有しているかは興味ある問題である。

3. 東および東南アジア産家畜牛に関する遺伝学的調査・研究

従来東アジアの家畜牛の系統学的研究の多くは形態学的方法により成されてきた。望月(1927^a)は朝鮮牛、北支牛、満州牛および蒙古牛等の頭骨の比較より東方アジア牛の系統について「東アジア家畜牛は相互に類似点が多く、いずれも肩峰牛と原牛との交雑にその源を究し、地方によってその血液の分量を異にするようである。すなわち原牛の血液を最も多く含有するのは朝鮮牛であり、北支満州の長頭型がこれに次ぎ、蒙古北支封牛および短頭型、満州短頭型はかえって封牛(肩峰牛)の血液を多く含有する。」と結論した。望月(1927^b)はこれらの牛の胎児、幼児の頭蓋骨の構造を比較し、ほぼ同様の結論を示した。一方、山根と加藤(1936)はインド牛(ゼブ牛)と *primigenius* 系ヨーロッパ牛であるホルスタイン種の胸椎の形状および測定値について比

較した結果、両者が明確にインド牛型とヨーロッパ型に分かれることを示した。同氏は台湾黄牛がインド牛と同一といえないうまでも多分によく似ており、朝鮮牛は *primigenius* 型に近いがインド型形質を明らかに包含するとの結論より、東部アジア家畜牛はインド牛と *primigenius* 系もしくはこれに近い系統との合流によって成立したもので、その南方型はインド牛血液において優り、北方型は *primigenius* 系血液に優ると考察している。その他いくつかの類似の研究があり、これらの研究の結論は次の点で一致している。すなわち東アジアにはヨーロッパ牛に類似する朝鮮牛を典型とする北方型とインド牛に類似する台湾黄牛を中心とする南方型の二つの大きな系統が存在し、朝鮮牛を含め、東アジアの家畜牛はゼブおよび原牛系牛の種々の程度の混合より成立したであろうという点である。

一方 1960 年代より、「在来家畜研究会」による東アジアや東南アジア地域の在来家畜の研究

究・調査が進められ、その一部としてこれらの地域の家畜牛集団の遺伝学的データも蓄積されてきている。そして毛色変異の分布、染色体分析、血液型判定、蛋白・酵素の電気泳動法分析あるいは蛋白変異の一次構造分析などの結果より、東および東南アジア在来牛の地域集団間の遺伝学的比較ができる段階になってきている。血液型や蛋白・酵素の遺伝的変異などの不連続遺伝形質は集団における代表値を頻度として容易に数値化でき、集団間の比較においても形質の同定に困難をとるものがない。さらにこれらの形質は、外部形態学的形質に比較して、人為淘汰や栄養条件に対して中立性を有していると考えられ、系統学的研究を進める上で有効な標識形質となり得るであろう。

本研究においては、主としてアジアの家畜牛における毛色変異の概略的な地理的分布、ヘモグロビン蛋白変異の一次構造の比較と地理的分布およびその他の蛋白・酵素の電気泳

動的変異, さらに血液型に関する調査結果から, この地域における家畜牛の起源・系統分化について追求されている。上記の形態学的研究において, ゼブ牛の起源の問題と東南アジアに広く分布する黄牛といわれ、在来牛については充分な追求は成されているので, 本遺伝学的研究においては特に詳細に考察したい。

II. 毛色変異からみた家畜牛の系統分化

1. 毛色変異観察の意義と方法

家畜牛の祖先はすべて野生牛であった。野生種は一般にその種に固有の毛色を有し、家畜化にともなうて変異を保有していく。ヨーロッパ産の近代的牛品種のほとんどは品種固有の毛色パターンに固定されている。しかし、アジアの家畜牛ではこのような高度の品種化が稀である。従って、アジアの在来牛のさよがまる毛色変異に野生種に存在した特徴が反映されている可能性もあろう。

約15000年前(C¹⁴測定)と推定されるラスコー(フランス)の洞窟壁画に、原牛が狩猟の対象として描かれている(Zeuner, 1953; 木村, 1971)。雌牛は赤褐色で描かれる場合が多く、黒色または赤黒色で描かれるのは雄である(Zeuner, 1953)。これは毛色における性的多型を明らかに示している。しかしもっとこの

野生型毛色パターンにおいて注目すべきは、原牛の背線に存在する幅のある白色、黄色あるいは赤味がかった淡色の帯である。

バンテングの毛色パターンは Fig. 5 の (a) と (b) に示されているように、四肢下部と臀部に白斑を有し、黄色を基調とする毛色を有する雌と幼獣の背線には細い黒線が認められる。雄は成獣になると全体が黒色となるのでこの背線は隠される。

ガウールは四肢の下部がバンテングと同様白色であるが臀部の白斑はない (Simoons と Simoons, 1968)。クープレイは四肢下部の前面を除く部分のみが白色である (Coolidge, 1940)。

従って、原牛型野生毛色パターンは背の淡色の帯で、バンテングのそれは臀部と四肢の白斑および黒色背線で特徴づけることができる。このような毛色パターンにおける特徴に注目し、広い地域の多数の個体について観察した研究はほとんど無い。アジアの在来牛は

その大部分の地域集団が現在も豊かな毛色変異を保有しているので、この形質も系統的な研究上有効な対象とされている。

毛色変異の観察・記録は各国の現地調査を通じて実施された。観察は屋外における一般民家飼養の牛を主に対象としておこなわれ、大集団で飼養されていたり、試験場等の牧場にいるものは除かれている。毛色の分類区分は各観察地において一部異なっているため後述する。毛色変異観察地は、韓国、台湾、フィリピン、タイ、マレーシアおよびインドネシアである。

2. アジアの家畜牛における毛色変異の分布

a) 韓国各地の在来牛における毛色変異

韓国本土および島嶼地域の在来牛の毛色変異は1967および1968年に調査された。観察し記録された個体数は韓国本土 (Mainland) の8道 (県) で2260頭, 巨濟島 (Kojae I.) で288頭, 徳積諸島 (Tok jok Is.) で32頭, 済州島 (Cheju I.) で506頭, およびPusanとSeoulの屠場の市場出場牛593頭, 合計3679頭であった。観察地域および場所はFig. 1に示されている。同一の道または島で両年共に調査されている場合はその観察度数の高い方のデータのみを採用し, また同一場所・路上で2回以上観察した場合も同様に最も観察度数の高いデータのみを採用した。

毛色変異は被毛の色とパターンによって, 次のように分類した (Fig. 2 参照)。

赤 (Red): 赤一色, または黒色被毛が頭部

前面や脚部前面に限定して出現している個体。

縷線 (Stripe) : 全身黒色であるが赤またはより淡色の背の帯を有している個体。

黒 (Black) : 全身黒色被毛の個体。

虎斑 (Brindle) : 赤色被毛の上に黒色被毛がすだれ状に出現している個体。

韓国在来牛のほとんど全ての個体は以上の区分に従って容易に分類することができた。さらに白斑の有無についても調査記録したが、乳房部等にみられる小白斑は、観察が困難な場合もあり、記録の対象としなかった。

毛色変異の観察結果は Table 1 に示した。韓国本土において、赤色被毛を有する個体（「赤」と分類された個体）は 99.3%、無白斑個体は 99.8% であった。巨済島では「赤」のみであった。一方、これら本土の一般在来牛に比較して、Seoul および Pusan の市場で観察された在来牛には異毛色変異（「赤」以外の毛

色) の個体が明らかに多い。市場出場牛において白斑個体は 1 例も発見されなかったため、これらの中に濟州島産の在来牛が含まれている可能性は小さい。濟州島産の在来牛では白斑個体が比較的多く (9.5%) , また異毛色変異個体の頻度も顕著に高く 31.5% に達する。Searle (1968) は、牛の毛色に関して、黒色拡大遺伝子 (black pigment extension factors) として、 $E^D \sim E \sim e^{br} \sim e$ を仮定し、これらの遺伝子の優劣関係もこの順序としている。 E^D はホルスタイン種やアバデーニアン種に見られる黒色被毛を支配し、全身を完全に黒色にする。E はジャージー種等に見られる黒色被毛の発現を支配する。 e^{br} は韓国在来牛においてもみられる虎斑 (brindle) パターンを支配する遺伝子と考えられる。e は黒色被毛の出現を完全に抑えるか、または極一部に限定するとしている。一方濟州島在来牛に多くみられる白斑は不規則な形状を示し、ホルスタイン種等に見られる劣性白斑遺伝子

(a : recessive white spot) によると思われ
 る。これらが韓国在来牛において適用でき
 とした場合, e 遺伝子の推定頻度は本工で
 0.9960, 濟州島で 0.8281, s 1 a 遺伝子の
 それぞれは本工で 0.0421, 濟州島で 0.3080 となり,
 いずれも両者の間で有意な差 ($p < 0.001$) が認
 められる。

Fig. 3 は韓国在来牛の毛色変異観察地を (1)
 濟州島, (2) 韓国本土の市場 (Seoul と Pusan),
 (3) 大都市を含む 2 道, 京畿道 (Seoul) と 慶尙南
 道 (Pusan) および (4) (3) を除く本土 6 道の 4 群
 に分類し, それぞれにおいて観察された異毛
 色変異 (「赤」以外の毛色変異) の出現頻度
 を比較したものである。 (1) ~ (2) ~ (3) ~ (4) の順
 序で異毛色頻度は低くなり, いずれの群間にも
 有意な差 ($p < 0.001$) が認められた。 (2) 群は
 屠殺の対象となっており, 韓国本土にお
 いては異毛色の牛が淘汰され易い傾向にある
 ことが示される。現地での聞きとりによれば,
 これら異毛色変異を持った牛は以前もっと多

くみられたとのことである。また虎斑の牛を「おちで打たれた牛」と呼び、あまり好まれないとのことであつた。韓国本土の在来牛は、元来毛色変異に富んでいたが、「黒」、「鰻線」、虎斑および白斑に関与する遺伝子が人為的に淘汰され、赤色被毛を有する個体が大部分を占めるに至つたと考えられる。

一方、済州島在来牛についてはこのような淘汰に関する証拠は得られなかった。ただし種牡牛として用いられていた個体はいずれも「赤」と分類される毛色であつた。済州島在来牛において注目される毛色変異の特徴に「鰻線」が17.0%も存在することが上げられる。この形質の遺伝的支配については不明確であるが、もし黒色被毛の個体のみでこの形質の発現を観察することが可能であるとすれば、「赤」の個体にもこの形質を支配する遺伝子が存在していることになる。「黒」と「鰻線」と合わせて、これを黒色被毛個体とすると、この中の半数以上が鰻線を発現していることに

なる (Table 1). この割合で「赤」の個体にもこの遺伝子が存在するとすれば、全済州島在来牛の半数以上の個体は鰻線型毛色変異を有していると推定される。

鰻線型の毛色パターンは前述した原牛の毛色パターンに酷似しており、もしこれが相同な形質とすれば、韓国在来牛の主要な祖先は原牛系の牛に求めるべきであろう。鰻線型毛色パターンは後述する東南アジアの在来牛において極めて稀な変異である。

b) 東南アジア産家畜牛における毛色変異

家畜牛における毛色変異観察地域と年度は台湾 (1967), タイ国 (1971 および 1972), フリッピン (1971 および 1975), マレーシア (1976) およびインドネシア (1974, 1978 および 1981) である。

毛色変異の分類は次のように6つに区分したが、インドネシア以外の調査においては(a)

～(d)の4グループのみ分類し記録した。

(a) 黒 (Black) : 全身黒色被毛の個体 (中軀などに一部出現する褐色被毛を有する個体も含む)。

(b) 黒褐 (Dark brown) : 全身黒褐色の個体と褐色を基調として頭頸部, 肩部, 後軀に黒色被毛を有する個体 (Fig. 8

(a) 参照, 中央の個体がこの典型的毛色を有している)。

(c) 褐 - 黄 (Brown - Yellow) : 褐色から黄色の被毛を有する個体 (頭部・四肢前面に黒色被毛が出現している個体を含む。東南アジア在来牛におけるこの毛色は一般に韓国在来牛よりも明かしく, 黄色に近い毛色も多くある)。

(d) 灰 - 白 (Gray - White) : ほとんど白色の個体と白色であるが頭部, 肩部, 後軀の一部, 尾部などに灰色または淡黄色の被毛を有する個体 (Fig. 5 (e) と Fig. 8 (b) 参照)。

(e) 不完全バリ牛型 (Bali-like) : バリ牛 (あるいはバンテング) にみられる臀部または四肢下部の白斑を有する個体と、両白斑を有するがバリ牛と異なる毛色を有する個体 (Fig. 5 a, b Fig. 8 (c), (e), (f) を参照)。

(f) バリ牛型 (Bali type) : バリ牛 (バンテング) 型毛色とパターンを全て有している個体 (Fig. 5 (a), (b) 参照)。

さらに (a) ~ (c) に分類された個体についてはバリ牛型で有り白斑の有無についても合わせて記録した。

インドネシア産牛における毛色変異観察結果は Table 2 と Fig. 4 に示した。Fig. 4 でみられるように、バリ島、ロンボク島、チモール島および南スラウェシの家畜牛の大部分はバリ牛である。スンバ島においてはオングー種が生産されているので「灰-白」の個体ではほとんど占められている。この品種は19世紀から20世紀初めにインドから輸入された才

ンゴール種の子孫と信じられており、インドネシアの一般の家畜に大きな影響を与えてきたと推定される。ジャワ島、特にその東部における「灰-白」の個体頻度が極めて高いのもオングール種による雑種化によって生じたと考えられる。マズラ島には有名なマズラ牛が地方種として成立しており、毛色においても高度に一樣な形に統一されている。もうひとつの地方種であるアチエ-牛はスマタラのアチエ-に生産されるが毛色においてもほぼいくつかのバリエーションを維持している。その他の地方におけるインドネシアの一般在来牛には多くの毛色変異が残されている。バリ牛の分布域の周辺では(e)「不完全バリ牛型」と分類される個体がしばしば発見される (Table 2)。このような毛色バリエーションの特徴は、マズラ牛のように品種化がインドネシアにおいて最も進んだ牛においてすら、詳細に観察すると発見される (Fig. 5 (c), (d), (e))。バリ牛は一般家畜牛とは別種の牛として扱われている

るがインドネシア産牛の毛色変異の分布をみると、これら両者の間に連続性が認められ、遺伝的交流のあふことが示唆される。

マレーシアにおける毛色変異観察結果は Table 3 と Table 4 に示した。トレンガヌ州では「灰-白」と分類される個体が比較的少なく、おそらくインド牛品種の影響が少ることを示している。この地域では、他の地域に比較して、臀部に白斑を有する個体が多く見られるようであったので、トレンガヌ州の一部地域でこの白斑に注目して観察した結果を Table 4 に示した。204 個体のうち 8 個体 (3.9%) にバリ牛様の白斑が発見された。

タイ国における毛色変異観察結果は Table 5 と Fig. 6 に示した。タイ国産牛において他の東南アジア産牛と同様に多くの毛色変異が保有されている。この事は品種化が進んでいることを示している。しかし Fig. 6 にみられるように、毛色変異において地理的分化がみられる。すなわち、タイ国大陸部には「灰

「白」と分類される個体が多く、南部半島では極めて少ない。この毛色は近年タイ国で改良に用いられているアメリカン・ブローマン種によって広がったことが一部原因として考えられる。タイ国半島部の最狭部には、防疫のため、牛の移動を禁止している地域があり、半島南部には現在も純度の高い在来牛が多数分布している (Fig. 6)。Fig. 8 の (c) はこの地域で観察された在来牛で、バリ牛様の四肢の白斑を有している。Fig. 8 の (a) は背に黒色の線 (背線) を持っている個体である。

フィリッピンにおける毛色変異観察結果は Table 6 と Fig. 7 に示した。フィリッピンの一般家畜牛もまた毛色変異において多様であり、一部地域で特定の毛色に固定しているというふうな状況はない。フィリッピンにおいて注目されるのは、一地方種であるバタニガス牛の中であら、稀にバリ牛様の白斑を有する個体が存在することである (Fig. 8 (e), (f))。また出現頻度としてのデータはないが、背線

を有する個体もしばしば発見される。

台湾での毛色観察は体尺測定や血液採取を
実施した個体のみでしかおこなわれてきた。
これらの牛は台湾の在来牛すなわち黄牛の純
粋なものに近いと判断された個体で、特にイ
ンド牛品種による影響の比較的少ないものが
選ばれている。従って、Table 7 に示した毛
色変異の分布は必らずしも台湾における一般
の家畜牛のそれを代表しているものではな
い。しかし、背線をも有する個体が存在するこ
とは事実として指摘せねばならない。

バリ牛の毛色はバンテングのそれと区別で
きない。従って毛色の上からみれば、バリ牛
はバンテングの家畜化型であると結論される。
しかし、純粋のバリ牛とされるバリ島の集団
においても多少の毛色変異が存在する。また
ロンボク島のバリ牛集団においてはさらに多
様な毛色変異個体が出現する。この変異がバ
ンテングの家畜化が起きてから生じたものか、
あるいは一般家畜牛との雑種化によるのかは

さらに蛋白・酵素の遺伝的変異などに基づく
詳細な研究が必要であろう。

3. 毛色変異の分布とアジア産家畜牛の系統に関する考察

韓国在来牛, 特に済州島在来牛および東南アジア諸地域の在来牛には大きな毛色における変異性が保有されている。このことは, 品種化にともなう特定毛色の固定などの強い人為淘汰が一般に存在していることを示している。従って, これらの地域における毛色変異にはこれらの家畜牛の祖型の毛色が多少程度反映していること, および移動・雑種化の結果を示していることが期待できる。

韓国在来牛にみられる毛色変異は東南アジア諸地域の家畜牛のそれらとは明確に区別される点がある。豊富な毛色変異を保有している韓国済州島在来牛には, 原牛にみられる鰻線に類似する毛色パターンが100%の頻度で出現し, この毛色変異に関する遺伝子は半数以上の個体に存在すると推定された。韓国本土の在来牛にもこの変異は存在するが, 人

為的に淘汰されて少なくなる、たとえ考えられた。従って、毛色変異を標識として考察すると、韓国本土および済州島在来牛は原牛系の牛に近いことが示唆される。この結果は Senn(1972)の染色体分析、望月(1927a; 1927b)および山根と加藤(1936)らの形態学的分析において示された朝鮮牛の系統に関する結論を支持するものである。

一方、インドネシア東部諸地域にはバリ牛が広く分布し、その周辺在来牛にみられるバリ牛様の毛色パターンの特徴の存在はバリ牛からの遺伝子流入があることを示唆する。また、マレーシア、タイ国、フィリッピン、台湾などの在来牛には、バリ牛型毛色パターンの特徴、すなわち臀部と四肢の白斑および黒色背線を有する個体がしばしば観察される。このような毛色パターンはバリ牛(またはバンテング)に由来すると考えられる。バリ牛の影響は東南アジアに広く分布する在来牛、すなわち黄牛というグループの成立過程にお

いて多少とも遺伝的に影響を与えたと考えられる。黄牛は従来インド系家畜牛の一分脈であるとする説が有力であった(芝田, 1969)。しかし、毛色変異の観察結果は、いずれの国(または地域)の黄牛にもバリ牛の影響があったことを示唆している。

Keller (1919) (加茂儀一訳, 家畜系統史, 1977) は、ブラッキケロス型の家畜牛に関連して「吾々は更にこの体色が印度の瘤牛に似ていることを発見する。褐色牛において非常に著しく現われている鰻線(背の黒線)及び-----は印度の牛にもあることが証明される。」と述べている。そして同氏はこの背線を持つ毛色がバンテングに由来すると結論した。この説を支持する研究者はほとんどいない。毛色における特徴のみから、ゼブ牛(インド牛)がバンテング起源であるとのKellerの主張には多くの傍証がさらに必要であろう。たとえば、バンテングのY染色体の形状(サブメタセントリック型)とゼブ牛のそれ(アク

ロセトリック型) とに差異があることなど (Fischer, 1969; Kieffer & Cartwright, 1968; Benjamin & Bhat, 1977) は Keller の主張に矛盾する。しかし、ゼブ牛にも背線が存在することは注目すべき点で、この特徴は原牛に求まることはできない。従って、ゼブ牛の成立には原牛とは異なる別の野生種が関与した可能性を考慮しておく必要がある。ゼブ牛の起源は一般に複雑と考えられており、一元説と多元説があり定説はない状況にある。

4. 要約

東アジアの在来牛である韓国在来牛および東南アジア諸地域の家畜牛（インドネシア、マレーシア、タイ国、フィリッピンおよび台湾の在来牛を主とする家畜牛）における毛色変異を広く観察し、記録した。そして、これらの家畜牛に遺伝的に関与した可能性が考えられた原牛とバンテングの野生型毛色パターンのいくつかの特徴の出現に注目し、この地域の在来牛の系統分化について考察した。

韓国の在来牛、特に済州島在来牛には豊富な毛色変異が保有されている。その中には原牛型の野生毛色パターンの特徴である鰻線（黒色被毛の個体の背に出現する淡色の帯）が高い頻度で出現し、済州島在来牛ではこの毛色パターンに関与する遺伝子は半数以上の個体に存在すると推定される。一方バンテングの毛色パターンの特徴である背線（背の黒線）および臀部と四肢の白斑を部分的にも有する

個体は1例も発見されなかった。従って、毛色変異からみると韓国在来牛は原牛もしくはこれに近い牛が主要な祖先であったと結論される。

一方、インドネシア、特にその東部諸地域にはバリ牛が広く分布している。バリ牛の毛色パターンは、一般家畜牛とは別種とされているバンテングの毛色と区別される点がある。従って、バリ牛の主要な野生原種はバンテングとみなされる。東南アジアには古くよりゼブ牛が移入され、遺伝的に大きな影響を与えてきている。しかし、インドネシア各地、マレーシア、タイ国、フィリッピンおよび台湾の在来牛、すなわち黄牛と総称されている牛には、バリ牛特有の毛色パターンあるいはその一部がしばしば観察される。これは黄牛の成立過程においてバリ牛が関与したことを示すと考えられる。従って、黄牛がゼブ牛の一分脈とする従来の説は一部修正される必要があるだろう。

Table 1.

Distribution of coat color variants of the native cattle in Korean mainland, Cheju Island and other places

Localities	(N)	Classification of coat color variants				
		Red	Stripe	Black	Brindle	Spot
MAINLAND						
Kyong gi	303	294	6	2	1	1
Chung chong puk	70	70	0	0	0	0
Chung chong nam	294	292	1	0	1	2
Chol la puk	135	0	0	0	0	0
Chol la nam	362	362	0	0	0	0
Kyong sang nam	922	919	0	3	0	1
Kyong sang puk	130	0	0	0	0	0
Kang wong	44	43	1	0	0	0
Total of MAINLAND	2260 (%)	2245 (99.3)	8 (0.4)	5 (0.2)	2 (0.1)	4 (0.2)
Kojae Island	288 (%)	288 (100.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)
Tok jok Islands	32 (%)	30 (93.8)	2 (6.2)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)
MARKETS						
Seoul	496	487	4	1	4	0
Pusan	97	93	3	1	0	0
Total of MARKETS	593 (%)	580 (97.8)	7 (1.2)	2 (0.3)	4 (0.7)	0 (0.0)
Cheju Island	506 (%)	347 (68.6)	86 (17.0)	63 (12.5)	10 (2.0)	48 (9.0)

Table 2 .

Distribution of coat color variants in the cattle of Indonesia (field observation)

Place	(N)	Classification of coat color variants						Spot/ (a+b+c)
		(a) Black	(b) Dark brown	(c) Brown- Yellow	(d) Gray- White	(e) Bali- like	(f) Bali type	
<u>SUMATRA^a</u>								
1 Aceh	(240)	29	22	158	31	0	0	2/209
2 Padang	(230)	27	17	108	78	0	0	14/152
<u>JAWA^b</u>								
3 Jakarta-Bogor	(29)	0	0	8	21	0	0	2/8
4 Bekasi-Cikampek	(81)	0	6	19	56	0	0	2/25
5 Ketannungan-Purwokerto	(66)	2	3	24	37	0	0	1/29
6 Purwokerto-Jokjakarta	(21)	1	0	1	19	0	0	1/2
7 Klaten-Solo Balapan	(72)	0	0	8	64	0	0	1/8
8 Sragen-Mandium	(291)	0	1	13	277	0	0	2/14
9 Skomoro-Kertosono	(225)	0	6	7	212	0	0	2/13
10 Jombang-Surabaya	(88)	0	2	6	80	0	0	1/8
11 Surabaya-Prong	(37)	0	1	1	35	0	0	1/2
12 Pandakan-Malang	(103)	5	1	22	69	4	2	3/28
13 <u>MADURA^b</u>	(618)	3	0	614	1	*	0	2/617
14 <u>BALI^b</u>	(308)	0	0	0	0	*	308	-
15 <u>Lombok^b</u>	(71)	0	0	0	0	7	64	-

(Table 2. continued)

Place	(N)	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(f)	Spot/ (a+b+c)
16 SUMBA ^c	(134)	0	0	1	133	0	0	0/1
17 TIMOR ^b	(74)	0	0	0	0	0	74	-
SULAWESI ^b								
18 Malino-Ujungpandang	(48)	2	0	0	0	0	46	2/2
19 Maros-Parepare	(78)	0	0	4	1	0	73	0/4
20 Parepare-Rantepao	(61)	0	0	0	1	*	60	-
21 Menado	(124)	16	20	31	57	*	*	15/67
KALIMANTAN ^b								
22 Balikpapan	(26)	0	1	13	1	*	11	0/14
23 Banjarmasin	(36)	0	0	1	35	0	0	0/1

*: A small number of such animals were occasionally observed in a population of the locality, but were not included in the data because random-sampling observation was not made in the population.

Table 3.

Distribution of coat color variants in the cattle of Malaysia

States	(N) (%)	Classification of coat color variants				Spot ^a
		Black	Dark brown	Brown- Yellow	Gray- White	
Selangor	(71)	1 (1.4)	5 (7.0)	31 (43.7)	34 (47.9)	1 (2.7)
Negeri Sembilan	(274)	19 (6.9)	19 (6.9)	192 (70.1)	44 (16.1)	5 (2.2)
Perak	(95)	4 (4.2)	0 (0.0)	28 (29.5)	63 (66.3)	0 (0.0)
Kedah	(155)	13 (8.4)	13 (8.4)	88 (56.8)	41 (26.5)	2 (1.8)
Pahang	(99)	6 (6.1)	8 (8.1)	63 (63.6)	22 (22.2)	1 (1.3)
Trengganu	(461)	157 (34.1)	58 (12.6)	226 (49.0)	20 (4.3)	4 (0.9)
Kelantan	(517)	78 (15.1)	40 (7.7)	394 (76.2)	5 (1.0)	10 (2.0)
Total	(1672)					

^a: Spotted animals in coat colors other than Gray-White.

Table 4.

Observation of the white patch on the hind-quarter of the cattle in an area of Trengganu State of Malaysia

<u>Pattern</u>	(N)	Coat color variants			
		Black	Dark brown	Brown- Yellow	Gray- White
Normal	196	51	32	113	
White patch	8 (3.9%)	4	1	3	?
Total	204	55	33	116	11

Table 5.

Distribution of coat color variants in the cattle of Thailand

Provinces	(N)	Classification of coat color variants				Spot (%) ^a
		Black	Dark Brown	Brown-Yellow	Gray-White	
Chiengrai	(206)	16	26	134	30	13(7.4)
"	(330)	16	15	241	58	14(5.1)
Chiengmai	(42)	3	1	8	30	0
"	(59)	1	0	15	43	1
Lampoon	(107)	9	5	48	45	4(6.5)
"	(34)	1	2	11	20	1
Lampang	(194)	9	21	117	47	5(3.4)
"	(81)	1	3	29	48	2
Tak	(69)	3	2	18	46	3
"	(122)	1	0	45	76	3
Pisnulok	(19)	0	0	12	7	0
Petchaboon	(225)	14	15	159	37	9(4.8)
Nakorn Sawan	(52)	4	3	18	27	5
"	(1)	0	0	0	1	-
Chainat	(123)	14	6	84	19	5(4.8)
"	(50)	2	3	35	10	1
Kanchanaburi	(68)	21	5	35	7	17(28.9)
Prachinburi	(22)	5	2	11	4	0
Singhaburi	(141)	7	15	65	54	7(8.0)
Lopburi	(28)	1	1	19	7	4
Anthong	(76)	4	8	58	6	4(5.7)
Saraburi	(7)	0	0	3	4	0
"	(16)	0	3	8	5	4
Ayudhaya	(31)	13	3	12	3	5
"	(128)	1	4	67	56	8(11.1)
Nakorn Pathom	(171)	32	23	105	11	41(25.6)
"	(91)	21	9	60	1	33(36.7)
Bangkok	(19)	3	2	12	2	4
Rajburi	(139)	30	26	61	22	30(25.6)
"	(130)	20	13	92	5	24(19.2)
Petchaburi	(139)	29	27	61	22	29(24.8)
"	(130)	33	14	68	15	21(18.3)
Cholburi	(8)	1	1	5	1	2
Rayong	(1)	1	0	0	0	0
Nongkhai, Udon	(70)	9	5	48	8	3(4.8)

(Table 5. continued)

		Black	Dark brown	Brown- Yellow	Gray- White	Spot (%) ^a
Khonkaen	(352)	17	21	142	172	11(6.1)
"	<u>(33)</u>	1	2	8	22	0
Mahasarakham	(90)	11	4	25	50	0
Roi-Et	(197)	33	7	114	43	2(1.3)
Ubol	(261)	38	11	171	41	6(2.7)
Surin	(88)	18	4	56	10	2(2.6)
Brirum	(79)	16	3	51	9	1(1.4)
Nakorn	(500)	47	23	279	151	20(5.7)
Rajsima	<u>(77)</u>	3	7	52	15	2(3.2)
Chantaburi	(17)	3	0	10	4	1
Prachuap	(155)	23	24	79	29	22(17.5)
"	<u>(171)</u>	36	16	110	9	11(6.8)
Chumpon	(7)	1	1	5	0	2
"	<u>(6)</u>	2	1	3	0	0
Ranong	(8)	2	0	2	4	0
Pang Nga	(9)	2	0	3	4	0
Puket	<u>(8)</u>	2	0	5	1	0
Krabi	(25)	9	1	15	0	2
Trang	(85)	15	13	54	3	7(8.5)
"	<u>(418)</u>	130	28	256	4	28(6.8)
Patalung	(279)	81	35	162	1	20(7.2)
Songkhla	(538)	129	56	249	4	27(5.1)
"	<u>(297)</u>	74	26	194	3	5(1.7)
Satul	<u>(258)</u>	73	32	151	2	11(4.3)
Total	(4509)					
	<u>(2578)</u>					

a: Spotted animals in coat colors other than Gray-White.

(N): Data in 1971, (N): Data in 1972.

Table 6.

Distribution of coat color variants in the cattle of the Philippines

Province (N)	Classification of coat color variants				Spot ^a
	Black	Dark brown	Brown-Yellow	Gray-White	
<u>Luzon</u>					
1. Kalinga-Apayao (56)	14	5	35	2	5
2. Kagayan (19)	2	0	5	12	0
3. Isabela (109)	2	3	37	67	3
4. Nueva Vizcaya (124)	5	9	64	46	3
5. Nueva Ecija (84)	4	3	40	37	2
" (67)	2	2	39	24	1
6. Bulacan (128)	9	14	100	5	5
" (128)	7	5	101	15	9
7. Rizal (87)	11	8	59	9	9
" (9)	2	0	5	2	0
8. Laguna (86)	7	12	65	2	13
" (168)	14	8 ^b	139	7	13
9. Batangas (41)	6	9	24	2	8
" (118)	15	6	78	19	8
10. Mindoro (20)	2	5	13	0	0
11. Negros Occident. (16)	5	4	7	0	1
12. Cebu (187)	32	17	131	7	7
13. Palawan (42)	8	5	27	2	18
<u>Mindanao</u>					
14. Cotabato (122)	4	11	42	65	10
15. Davao (49)	2	8	21	18	5

^a: Spotted animals in coat colors other than Gray-White.

^b: One animal was brindled.

(N): Data in 1971, (N): Data in 1975.

Table 7.

Coat color variants in the Taiwan native cattle (Taiwan Yellow cattle)

(N)	Classification of coat color variants			
	Black	Dark brown	Brown-Yellow	Gray-White
252 ^a (%)	1 (0.4)	45 ^b (17.9)	177 ^c (70.2)	29 (11.5)

a: Selected animals for blood collection and body measurements. They were regarded as nearly pure natives.

b: Includes three animals with brown stripe on the back and six animals with brindle pattern.

c: Includes two animals with black line on the back.

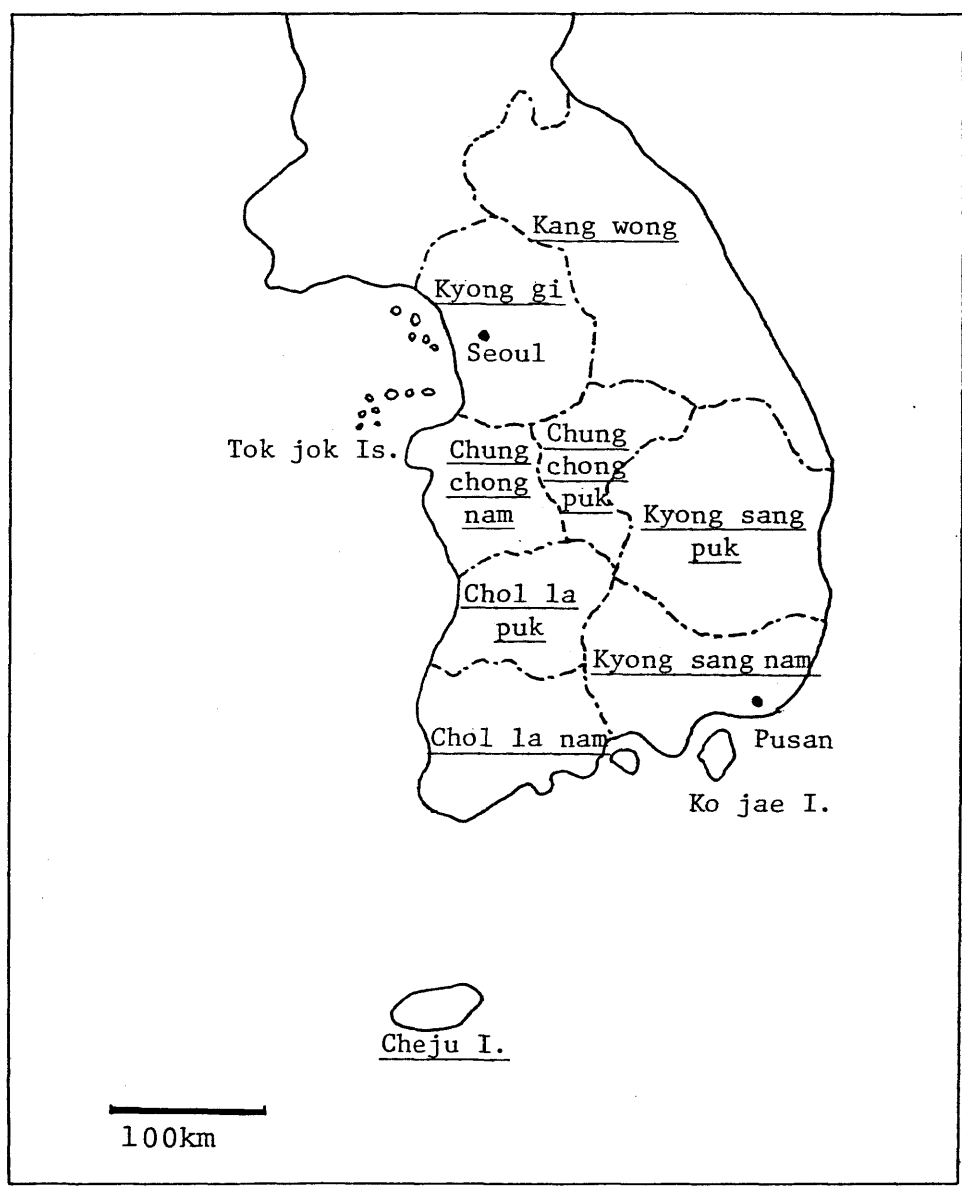


Fig. 1 . A map showing places where coat color variants of Korean native cattle were observed.

Fig. 2 . Coat color variants in the Korean native cattle.

(a) A bull in red-self coat color. This pattern is the most common in the Korean native cattle. The animal was from Kang wong Prefecture.

(b) A bullock in brindle pattern found in Cheju Island.

(c) A bullock (the center) having a brown stripe on the back at a market in Seoul City.



(a)



(b)



(c)

Fig. 2 .

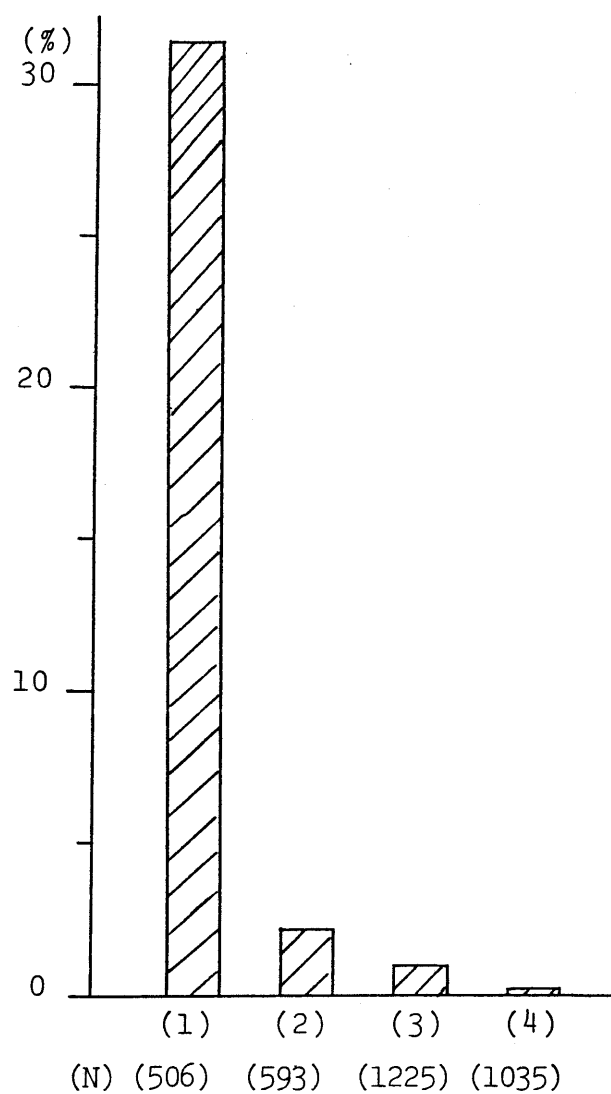


Fig. 3 . Occurrence of coat color variants (other than red-self) in Korean native cattle.

(1) Cheju Island

(2) Markets in Seoul and Pusan

(3) Kyong gi and Kyong sang nam
Prefectures

(4) Other Prefectures in Korean
mainland

χ^2 -test for significant differences
between (1)-(2), (2)-(3) and (3)-(4):
DF=1, $P < 0.01$.

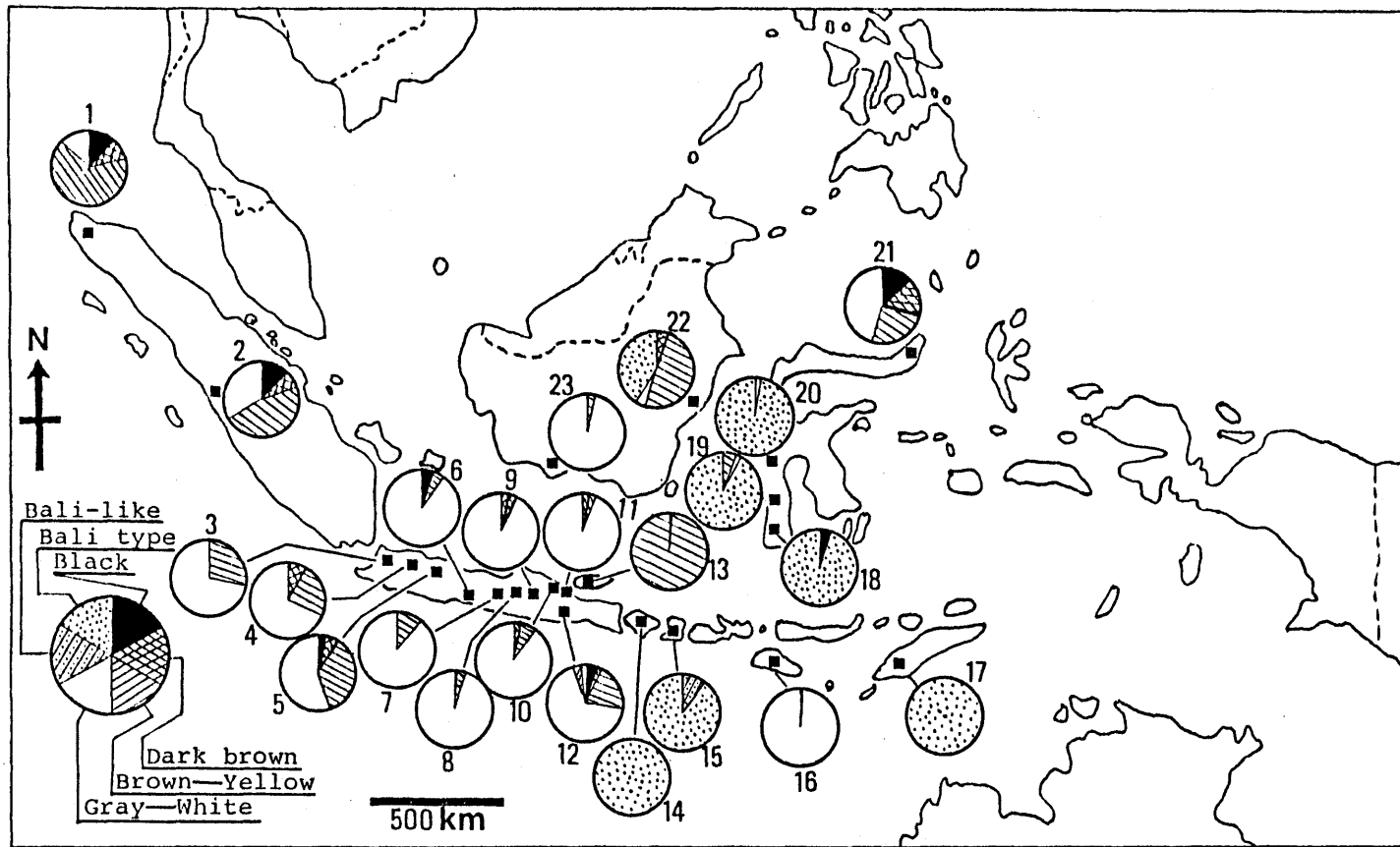


Fig. 4. Geographical distribution of coat color variants in the ordinary cattle raised in Indonesia.

Fig. 5 . Coat color pattern of the bantengs and some coat color variants of the cattle occasionally found in the Indonesia.

(a) A banteng bull at Surabaya Zoo, and (b) a female banteng and her calf at the same zoo.

(c) Young Madura cattle at a pasar in Madura Island. One in the left shows a black line on the back and the other in the right white stockings on the legs.

(d) A young Madura cattle having a white patch on the hindquarter(at a pasar in Madura Island).

(e) Various coat color patterns of the cattle in East Jawa at the pasar of Singosari.

(f) A Bali type of cattle in Lombok Island having a brindle pattern.



(a)



(b)



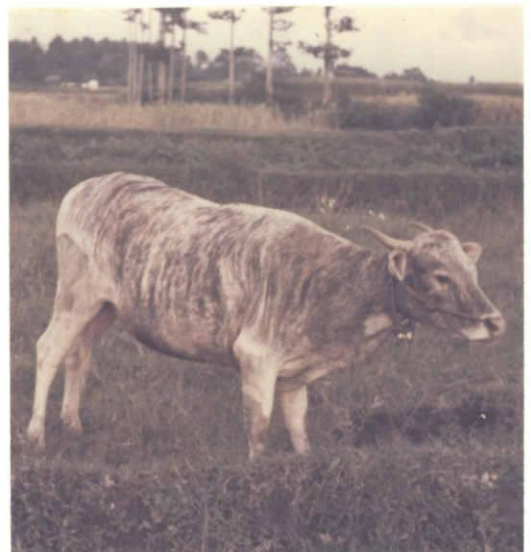
(c)



(d)



(e)



(f)

Fig. 5 .

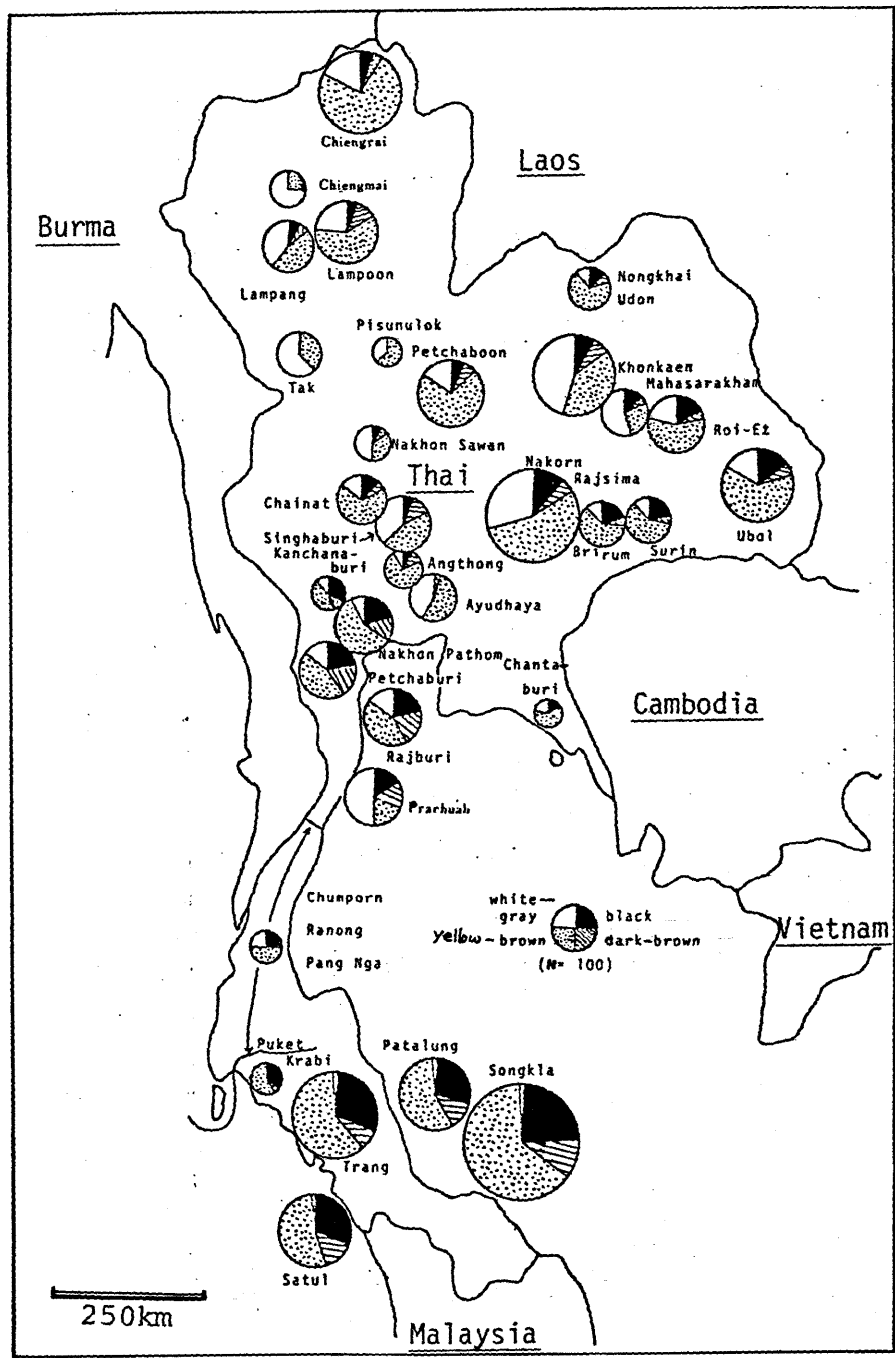


Fig. 6. Geographical distribution of coat color variants in the ordinary cattle of Thailand.

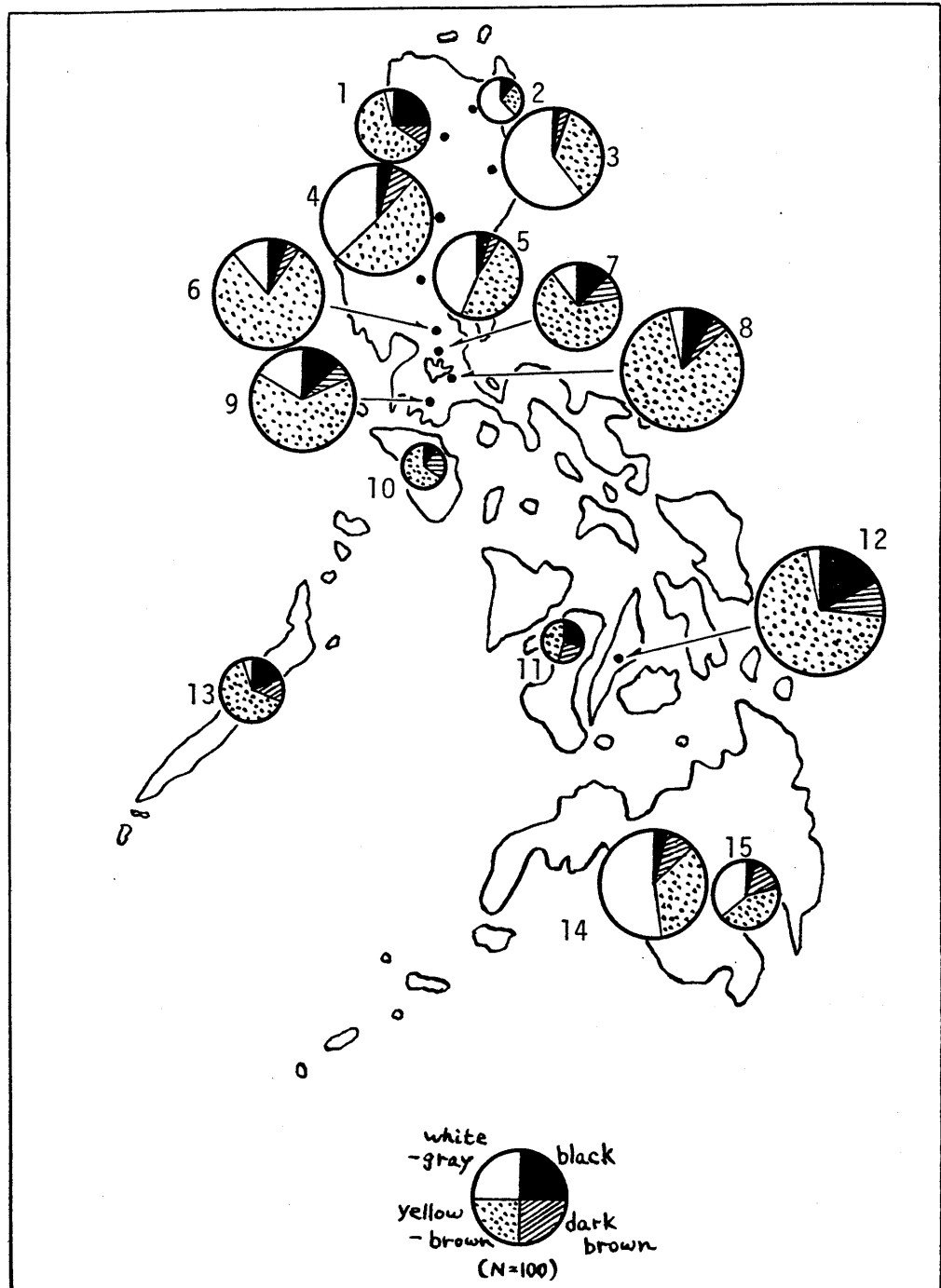


Fig. 7 . Geographical distribution of coat color variants in the ordinary cattle of the Philippines. 1.Kalinga-Apayao(1975), 2.Kagayan(1975), 3.Isabela (1975), 4.Nueva Vizcaya(1975), 5.Nueva Ecija(1971), 6.Bulacan(1975), 7.Rizal(1971), 8.Laguna(1975), 9.Batangas(1975), 10,Mindoro(1971), 11.Negros(1975), 12.Cebu(1971), 13.Palawan(1971), 14.Cotabato(1975), 15.Davao(1975).

Fig. 8 . Coat color variants found in Southeast Asia.

(a) A cattle with a black line on the back(Northeast Thailand).

(b) An American Brahman bull, Thai native females and their offspring (Khon Kaen, Thailand).

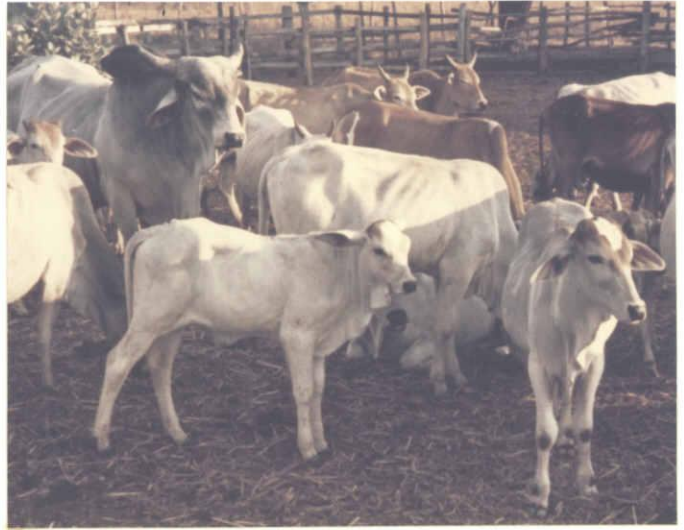
(c) A cow in black coat color having white stockings on the legs(Malayan peninsula, Thailand).

(d) Kedah-Kelantan cattle kept at Malaysian Animal Research and Development Institute, Selangor, Malaysia.

(e) and (f) A Batangas cattle of the Philippines. The rare coat color pattern was found in the Batangas province.



(a)



(b)



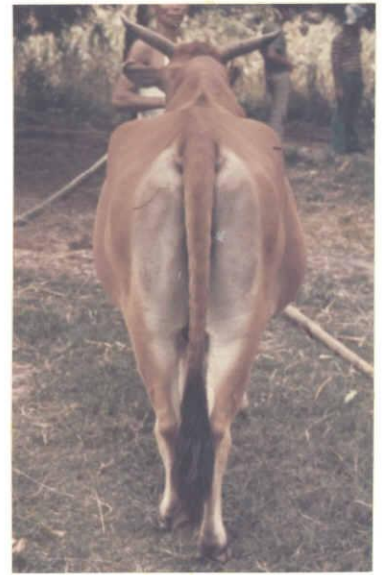
(c)



(d)



(e)



(f)

Fig. 8.

Ⅲ. 家畜牛集団に存在するヘモグロビンβ-鎖蛋白質変異の一次構造比較

1. 従来報告されたβ鎖変異とバリ牛型β鎖変異分析の意義

家畜牛において最も一般に存在するヘモグロビンの電気泳動的変異は Hbb-A と Hbb-B 型である。これらは1対の共優性遺伝子によって支配されて、高度の多型現象を示している。特にゼブ牛では他の家畜牛に比較して Hbb^B 遺伝子の頻度が高く、約40%に達する (Bangham, 1957; Shreffler と Salisbury, 1959; Crockett ら, 1963; Naik ら, 1969; Singh と Khanna, 1973; Braend, 1972; Osterhoff, 1975; 並河, 1980; Namikawa, 1981)。これらの変異に対しては一般に、Hb-A および Hb-B, 遺伝子記号として Hb^A および Hb^B が用いられているが、この変異はヘモグロビンβ鎖の変異であることが証明されているので、本研究では

「Hbb」の記号を用いる。またこれらの変異の一次構造レベルでの名称は β^A および β^B を用いることにした。 β^A は β^B と比較すると、少なくともアミノ酸残基の15, 18および119番目が両者で異なっている(Schroederら, 1967)。この3残基の置換のうち、18番目の残基は β^A でリジン、 β^B でヒスチジンであるので、この置換にはコドン塩基における2個の変化を必要とする。従って、 β^A と β^B の分化には少なくとも4個の塩基置換が必要である。このような3個のアミノ酸残基の置換が一回の突然変異によつて、同時に起こったことはほとんど考えられない。たとえば、Dayhoff (1972)に145例の点突然変異によるヒトのヘモグロビン型変異が記載されているが、例外とされる1例を除いて、すべて1個のアミノ酸残基置換によつて説明される変異型である。

従って、 β^A と β^B の分化過程には、3回の突然変異と固定によるアミノ酸残基置換があったと考えられる。このことは β^A と β^B 間に2個

の中間型変異が存在した(存在する)ことを示している。Braend(1972)によれば、この2つの中間型がもし存在するとすれば、 β^A と β^B の両者から電気泳動法によつて区別できるはずである。なぜなら、 β^A はアルカリ性pHにおいて β^B よりもプラス電荷が2個多く、中間型変異のうちのは β^A と β^B の中間の電気泳動的易動度を示すはずであるからである。

Schroederら(1972)はアフリカで発見された β^C Rhodesia と β^D Zambia の一次構造を分析しているが、これらは先に述べた中間型変異ではなかった。従つて現在まで、 β^A と β^B の中間型変異の存在は証明されていなかった。

最近、インドネシアのバリ州において、電気泳動的に Hbb-A と Hbb-B の中間の易動度を示す変異が高頻度で存在することが発見された(Namikawa と Widodo, 1978; Namikawa, 1981)。この変異は Hbb-X^{Bali} と名づけた。この変異は Fig. 9 に証明されているように、 β -鎖の変異である。Namikawa(1981)によれば

Hb β^X ^{Bali} の遺伝子頻度はバリ牛において最高に達し、約80%である。

この章の研究は、 β^X ^{Bali} の蛋白一次構造を決定し、他の家畜牛の β 鎖変異との差異を明らかにすること、および β^A と β^B の進化過程を解くことを目的として実施された。これらの結果は、ゼブ牛における β^A と β^B による高度の多型現象の起源を明らかにすることで、重要な情報を提供するであろうと期待される。

2. バリ牛型ヘモグロビン β -鎖 (bovine hemoglobin β^X Bali) の蛋白一次構造解析

a) 分析材料および方法

Hb- X^{Bali} 分析のための赤血球試料は約20個体のバリ牛から採取された。これらすべて電気泳動的に Hb- X^{Bali} についてホモ型の個体であった。対照サンプルとして、ヘレフォード種から Hb-A 試料も得た。Schroederら(1967)は β^A の一次構造の決定にヘレフォード種から得た試料を用いているので、本研究における対照サンプルも本品種より得た。

グロビン蛋白はヘモグロビン溶液より、Teale(1959)の方法によって調整され、Cleggら(1966)のCMセルロース(Whatman CM32)を用いるカラムクロマトグラフィーによって α -鎖と β -鎖に分画された。得られた β -鎖にはシステインが含まれているので、これをS-カルボキシル化するため、Crestfieldら(1963)

の方法を実施した。

S-カルボキシメチル化したβ-鎖トリプシン (Worthington, TPCK-treated) により, 酵素/基質比 1/200 (w/w), pH 8.0, 20 時間, 38°C の条件で分解した。β-鎖のトリプシン消化ペプチド (以下ペプチドと略す) は, Aminex A-5 (Bio Rad Lab.) を用いた陽イオン交換クロマトグラフィーによって分離した。フラクションは 5ml 毎に採取し, ペプチドを抽出した。その方法は, 各フラクションから 500 μl 溶出液を採り, 0.4 M borate-KOH 緩衝液 (pH 8.5) を 2 ml 加え, さらに 150 μl の fluorescamine 溶液 (3 mg/10 ml acetone) を加えて反応させた。そして蛍光分光光度計を用い, 励起波長 370 nm による蛍光波長 475 nm を測定した。ペプチドはさらに Whatman 3MM 濾紙を用いた下降法ペーパークロマトグラフィーによって精製した。ペーパークロマトグラフィーの方法は Waley と Watson (1953) の方法に準じて実施した。グリボニのアミノ酸組成の分析は

JEOL JLC-6AHにより、ペプチドのアミノ酸組成の分析は JEOL JLC-6AH または Hitachi 835 アミノ酸分析計により実施した。アミノ酸分析試料は、封管中の 6N HCl で 110°C, 20 時間分解された。酸加水分解中の各アミノ酸の破壊に対する補正は行われなかった。チロシンとトリプトファンのペプチドにおける定量は、Edelhoch (1967) の方法に従い、Hitachi 557 分光光度計を用いて測定することにより行われた。いくつかのペプチドについては Edman と Henschen (1975) によるマニュアル Edman degradation により、N-末端アミノ酸を決定した。

ペプチド、T-13 は非常に不溶性であるため、上述の方法により得られなかった。この事実は Schroeder ら (1967) および Schroeder ら (1972) にも記載されている。そこで、Jauregui-Adell と Marti (1975) の方法を応用し、S-カルボキシメチル化 β -鎖のアスパラギン酸-プロリン結合 (β 98-99) を切断した。切断の

実施は、7M グアニジン・HCl を含む 25% 酢酸で 38°C, 24 時間分解する方法によった。そして、 β -鎖の No. 99 - No. 145 (AP-2) からなるアミノ酸残基のフラグメントを、Sephadex G-50 カラムによるゲル濾過によって精製した。この AP-2 は β^A および $\beta^{X \text{ Bali}}$ の両方から得られたが、JEOL JAS-47K シーテス・アライナーで分析されたのは $\beta^{X \text{ Bali}}$ の AP-2 のみである。アミノ酸分析は両者の AP-2 について行われた。 $\beta^{X \text{ Bali}}$ の AP-2 のシーテスは T-13 を含み、 ^{134}Ala で自動分析された。 β^A と $\beta^{X \text{ Bali}}$ の T-15 は上述の方法において、予想外にさらにその中で分解が起り、従って、その収率はよくない。そこで AP-2 を酵素(トリプシン) / 基質比 - 1/50 (w/w), pH 8.0, 38°C, 4 時間の条件で加水分解し、これらのペプチドを分離することにより充分な量が得られた。 β -鎖のトリプシン加水分解ペプチドの命名は Schroeder ら (1967) および Schroeder ら (1972) の方法に従った。

b) 分析結果

Hb-A と Hb- χ^{Bali} から得られたグロビンはいずれも CM 32 カラムクロマトグラフィーによって分離され、2つの主要な成分に分離された (Fig. 10)。これら2つの成分はアミノ酸分析により、早く溶出される方が β -鎖でもう一方が α -鎖であることが確認された。Fig. 10 にみられる1~4の小さいピークについてもアミノ酸分析を行った結果、1はグロビン蛋白質ではなく、2~4は β -鎖に極めてよく似た蛋白質であることが判明したがさらに詳細に分析することはしなかった。 $\beta^{\chi^{Bali}}$ はこのカラムクロマトグラフィーにおいて、 β^A よりもわずかに早く溶出される傾向を示し、これは電気泳動における易動度と同じ性質を示している。アミノ酸分析の結果は Table 8 に示した。

Fig. 11 の (A) と (B) に 5-カルボキシメチル化した β^A と $\beta^{\chi^{Bali}}$ のトリプシン分解ペプチドの陽イオン交換クロマトグラムを示した。これら

のフラクションから、期待された大部分のペ
 プチドは得られ、さらにペーパークロマトグ
 ラフィーによって精製された。T-3^bは $\beta^{\text{X Bali}}$
 には発見されなかった。T-4は、Schroeder
 ら(1972)に述べられているように、N-およ
 びC-端のフラグメントとして精製された。T-15
 は、Schroeder ら(1972)に述べられているよ
 うに、さらに2個のフラグメントに分離され
 る部分を生ずるので、その収率は低い。T-13
 は、 β^{A} と $\beta^{\text{X Bali}}$ のペプチドのAminex A-5カウ
 ムクロマトグラフィーの両方において発見す
 ることはできなかった。 β^{A} と $\beta^{\text{X Bali}}$ の相同する
 ペプチドのペーパークロマトグラムにおいて、
 T-3^{ab}のみに違いがみられた。 $\beta^{\text{X Bali}}$ のT-3^{cb}
 は β^{A} のそれよりもわずかに高いR_f値を示した。

Fig. 12はギ酸処理によって切断した $\beta^{\text{X Bali}}$ の
 Sephadex G-50による溶出パターンを示してい
 る。Peak I, IIおよびIIIは、それぞれ、 β -グロ
 ビン全体、AP-1 (β 1-98)、AP-2 (β 99-145)であ
 った。AP-2は280 nmの吸収において非常に低

い値を示している。これは、AP-1が1分子あたり1個の4ロシンと2個のトリプトファン残基を持っているのに対し、AP-2が1個の4ロシン残基しか持っていることによるものである。 β^A と $\beta^{X \text{ Bali}}$ から得られたAP-2フラグメントのアミノ酸組成はTable 9で比較されているが、両者の間に有意な差は認められない。T-15はAP-2をトリプシン分解することによって得られ、その分画の状態はFig. 13に示した。このクロマトグラムにおいて、T-12のC-端側フラグメント(β_{99-103})が現われているのは、AP-2のN-端残基(プロリン)がfluorescamineに反応しているためである。

$\beta^{X \text{ Bali}}$ から得られたAP-2はN-端からシーケンスの自動分析が行なわれた(Fig. 14)。 $\beta^{X \text{ Bali}}$ のT-13は、従来ホモロジーによって推定されていた β^A のそれと一致していることが証明された。T-14^bもこれより直接シーケンスが決定されているからなので分析した。Schroederら(1967)は、アミノ酸組成とその

ホモロジ-から, T-14^b が 'Glu·Phe·Thr·Pro·
Asp·Val·Gln·Ala·Leu·Phe·Gln·Lys, と提唱し
たが, その後 Schroeder ら (1972) は 'Glu·Phe·
Thr·Pro·Val·Leu·Gln·Ala·Asp·Phe·Gln·Lys,
と訂正している。本分析における結果は後者
の推定が正しいことを証明した。

β^A と $\beta^{X\text{Bali}}$ から得られたトリフミン分解ペ
プチドのアミノ酸組成は Table 10 にあいて比
較されている。両者の同様の有意な差は T-3^{ab}
のみに発見された。 β^A の T-3^{ab} は 1 分子あた
り 0.93 個のリジンを生ずるのに対して, $\beta^{X\text{Bali}}$
の T-3^{ab} は無視できる程度のリジンと 0.87 個
のヒスチジンを生じた。 β^A の (T-3^a)·(T-3^b)
の結合, すなわち, (Val·Lys)·(Val·Asp·...
Arg) はトリフミンによって不完全に切断され
るので T-3^a, T-3^b および T-3^{ab} の 3 種のペプ
チドを生ずる (Schroeder ら, 1967)。一方,
 $\beta^{X\text{Bali}}$ は T-3^{ab} のみを生ずる。このことは,
Val·Lys ペプチドが β^A の場合 T-3^a に加えて T-6
から生ずるのに対し, $\beta^{X\text{Bali}}$ の場合は T-6 の

みからくることを示している。実際、Fig. 11でみられるように、 β^{xBali} における Val. Lys ペプチドの量は β^A のそれと比較して低い。この事実と T-3^{ab} のアミノ酸分析の結果は、 β^{xBali} の18番目の残基がヒスチジンに置換していることを示唆している。 β^{xBali} の T-3^{ab} をマニユアルの Edman degradation で調べると、そのN-端のシーケンスが Val. His. Val. Asp. ... であることが証明された (Fig. 14)。

電気泳動法, カラムクロマトグラフィー, アミノ酸分析, ペーパークロマトグラフィー, およびシーケンス分析の結果は β^A と β^{xBali} の T-3^{ab} 以外の所での差異の存在に関して何も示唆していない。従って β^{xBali} は $\beta^A_{18^{Lys \rightarrow His}}$ という変異型であることが確認されたといえる。

3. 家畜牛へエグロビンβ鎖変異における β^X Bali の分子進化上の位置とゼブ牛多元起源説

牛へエグロビンβ鎖変異, β^A , β^C Rhodesia, β^D Zambia の18番目のアミノ酸残基はリジンであり (Schroeder ら 1967; Schroeder ら, 1972), ヤク (Lalthantluanga と Braunitzer, 1981), 羊 (Boyer ら, 1967; Wilson ら, 1966; Wilson ら, 1970) および山羊 (Huisman ら, 1967; Adams ら, 1968; Wrightstone ら, 1970) においても共通である。従って, β^X Bali (18), および β^B (18) (Schroeder ら, 1967) のヒスチジン→リジンの置換だと考えられる。トリプレットコード説を適用すると, リジン (AAA または AAG) からヒスチジン (CAC または CAU) への置換には2個の塩基置換を必要とし, 近縁種の間で発見された極めて稀な突然変異である。従って, Lys→His の置換が β^X Bali と β^B のそれぞれに平行して生じた可能性はほとんど考えられる。このことは,

$\beta(18)$ にヒスチジン残基を共通に持っている $\beta^{X\text{Bali}}$ と β^B の共通祖先が β^A から分化したことを示している。

家畜牛のヘモグロビン β -鎖変異のうち、一次構造が解析されている変異の進化系統樹を Fig. 15 に示した。この図において、各変異間を結ぶ線は、進化における最大節約の原理、すなわち最少の置換数で説明できるような結び方に基づいている。また系統樹の「根」は先に引用したヤク、羊および山羊などの近縁種の β -鎖および豚 (Braunitzer と Köhler, 1966) の β -鎖に対するホモロジーによって決定した。家畜牛に存在する β -鎖のアミノ酸残基置換はのべ6個のアミノ酸座位において起こっており、各々の座位における置換の方向は上述のホモロジーによって、 $\beta(15) \text{Gly} \rightarrow \text{Ser}$, $\beta(18) \text{Lys} \rightarrow \text{His}$, $\beta(20) \text{Asp} \rightarrow \text{Gly}$, $\beta(43) \text{Ser} \rightarrow \text{Thr}$, $\beta(119) \text{Lys} \rightarrow \text{Asn}$, $\beta(131) \text{Lys} \rightarrow \text{Gln}$ と推定された。Fig. 15 の家畜牛 β -鎖変異の進化系統樹において注目される点は、これらの変異が β^A グループ

ブ (β^A , β^C Rhodesia および β^D Zambia) と $\beta^{X \text{ Bali}}$ グループ ($\beta^{X \text{ Bali}}$ および β^B) の 2 群に大別され、一般家畜牛に広汎に存在する β^B が β^A よりもむしろバリ牛に存在する $\beta^{X \text{ Bali}}$ に分子進化的近縁であることである。

ゼブ牛における β^A と β^B の 2 型による多型現象は広く知られている (Naick ら, 1969 ; Singh と Khanna, 1973 ; Braend, 1972 ; Osterhoff, 1975 ; 並河, 1980 ; Namikawa, 1981)。これら 2 種の β -鎖の変異は 3 個のアミノ酸残基の置換によつて分化しているにもかかわらず、両者が中間型変異なしに共存するに至った理由はこれまでも不明であった。このような多型は野生集団 (人為的に混合された野生種集団は除く) において知られているとし、ヒトのヘモグロビン型変異のほとんどすべてが 1 個のアミノ酸残基置換で説明されるのと極めて対照的である。ゼブ牛における β^A と β^B による高度の多型現象の起源について、2 つの説明があろう。ひとつは、 β^B が β^A から隔離

された家畜牛集団での3回にわたる突然変異と固定によって生じ、その後この遺伝子が β^A を持つた他の家畜牛集団に分布を拡げたとするものである。しかし、この解釈はなぜ β^A から β^B に進化する過程での移行型変異(β^{xBali})が別種とされるバリ牛に存在するのかを説明していない。もうひとつの説明は、 β^B と β^{xBali} は家畜牛において β^A から進化したのではなく、すでに野生種において分化していったと考えるものである。 β^{xBali} はバリ牛の野生原種であるバンテングに由来することは後章において証明される。従って、 β^{xBali} よりもさらに β^A から分化していった β^B は一般家畜牛の主要な野生原種である原牛からバンテングと同程度分化した野生種が持っていた遺伝子と推定される。

ゼブ牛の基礎となった集団に対して、どのような「種」が関与したのかは不明である。しかし、 β^B を持っていた野生種が原牛よりもバンテングにむしろ近縁であったことは分子

進化のデータから判断すると、確かなことである。以上の事実はゼブ牛が雑種起源であることと意味している。Manwell と Baker (1976) は、(1)ヘモグロビン β -鎖、(2)カルボキシペプチダーゼA、(3) α -ラクトグロブリン、(4) β -ラクトグロブリン、(5) α -S₁-カゼイン、(6) β -カゼイン、(7) κ -カゼインおよび(8)成長ホルモンの蛋白質一次構造の分析結果の報告に基づき、家畜牛の起源について論じている。(1)、(2)、(4)および(7)は2~3個のアミノ酸残基の置換を必要とする変異を含み、その他は1個の置換で説明される変異を含む。そして前者のグループの蛋白質変異が一般に高度の多型現象を示し、それらの中間型変異が家畜牛の中に発見されないことから、家畜牛が雑種起源を有しているのではなにかと推定している。本研究において、 $\beta^{X \text{ Bali}}$ が β^A から β^B が分化する過程での殺行的変異であることが証明され、しかもこの変異が一般家畜牛(ヨーロッパ系牛やゼブ牛)とは別種とされるバリ牛に存在す

ることと明らかにした。この結果は β^A と β^B の 2 型による多型現象を呈しているゼブ牛が雑種起源を有していることを強く示唆するものである。ゼブ牛の起源については、Keller (1919) のバンテング起源説があるがこれはほとんど現在まで支持する研究者はいなかった。しかし、Keller の毛色の研究、本研究における毛色変異の分析およびヘモグロビン β -鎖の分子レベルでの比較結果はゼブ牛の成立過程に原牛以外の野生牛も関与したことを示している。さらに、ゼブ系品種の Y 染色体がヨーロッパ系品種やバンテングのそれと異なっていること、 β^B が $\beta^{X \text{ Bali}}$ からアミノ酸残基置換 2 個によって分化していることは、ゼブ牛に関与した野生牛がバンテング系のものでも存在していることを示唆している。

β^A 、 β^B および $\beta^{X \text{ Bali}}$ の分子進化上の関係はそれぞれの変異を有している野生種を想定させる。バリ牛と一般家畜牛とは別種とするならば β^B を持っている野生種もまた別種と考

ざるを得ない。しかし、 β^B に対応する野生種を同定する程の情報は現在のところない。これらの3つの β -鎖変異の分化が、家畜牛の最も基本的な分化と深く関連していることが本研究によって明らかにされた。従って、さらに詳細な地域集団間の遺伝的分化等と分析していく上でヘモグロビン β -鎖変異は重要な有効な標識として用いることができよう。

4. 要約

バリ牛に存在するヘモグロビン型 β -鎖変異 Hbb- X^{Bali} (bovine hemoglobin $\beta^{X^{Bali}}$) の一次構造を決定し、従来報告されている家畜牛の変異である β^A 、 β^B およびその他の変異と比較した。 β^A (18)のリジンは $\beta^{X^{Bali}}$ (18)においてヒスチジンに置換していることが判明した。その他の残基における差は発見されなかった。 β (18)のリジン \rightarrow ヒスチジンの置換は β^B (18)においても存在する。しかし、 β^B は15および119番目の残基においても β^A と異なる。 β -鎖の15、18および119番目のアミノ酸残基は、家畜牛に近縁の偶蹄類数種とのホモロジーにより、いずれも β^A の残基が祖先型であると推定された。従って、 β^B と $\beta^{X^{Bali}}$ は最初 β^A から β (18)のリジン \rightarrow ヒスチジン置換によって分化したと結論され、 β^B はその後さらに2個の置換を蓄積したと考えられた。ゼブ牛に高頻度で存在する β^B が、一般家畜牛と別種とされ

るバリ牛に存在する $\beta^{X \text{ Bali}}$ に対して分子進化上近縁で、むしろ共存している β^A に対して遠い関係にあることは注目すべき点である。ゼブにおける β^A と β^B による2型多型現象は、 β^A , $\beta^{X \text{ Bali}}$ および β^B の分子進化上の関係からみると、この型の家畜牛が雑種起源であることを強く示唆している。

バリ牛が一般家畜牛（ヨーロッパ系牛やゼブ牛）とは別の種に属するとするならば β^B もた別種に由来することになる。しかし、 β^B は、 $\beta^{X \text{ Bali}}$ からさらに2個のアミノ酸残基置換によって分化しているため、バリ牛（あるいはバンテング）に直接由来していると結論することはできない。 β^A , $\beta^{X \text{ Bali}}$ および β^B はそれぞれに対応する野生種（亜種）の存在を示唆している。従って、これらの種の β -鎖変異は家畜牛の系統を追求する上で基本的に重要な遺伝形質と考えられ、さらに詳細な系統分化を追求する上で意義深い標識となると結論される。

Table 8.

Amino acid composition of bovine hemoglobin- β^A and - β^X Bali
(24, 48 and 72 hrs. hydrolyses at 110 °C)

Amino acid (N)	β^A				β^X Bali			
	24	48	72	Aver.	24	48	72	Aver.
Asp (16)	16.1	15.2	16.6	16.00	16.4	16.0	15.8	16.07
Thr (6)	5.8	5.8	5.6	5.73	6.0	5.6	5.4	5.67
Ser (5)	4.9	4.5	4.5	4.63	5.1	4.5	4.4	4.67
Glu (11)	10.2	10.3	11.0	10.50	11.4	11.3	11.0	11.23
Pro (4)		(3.62)				(3.70)		
Gly (11)	11.3	11.5	11.9	11.57	12.1	11.8	11.4	11.77
Ala (16)	16.5	16.9	16.5	16.63	16.5	16.5	16.1	16.37
Val (18)	17.4	17.4	17.7	17.50	17.0	17.5	17.6	17.37
Met (3)	2.7	2.7	2.7	2.70	2.7	2.4	2.6	2.57
Ile								
Leu (17)	16.7	17.0	18.2	17.30	17.2	17.0	17.0	17.07
Tyr (2)	1.7	2.0	1.9	1.87	2.0	1.9	1.9	1.93
		(2.05)				(1.93)		
Phe (10)	9.7	9.9	10.1	9.90	9.1	9.1	9.3	9.17
His (6)	6.3	6.2	6.5	6.33	7.0	6.9	7.5	7.13
Lys (13)	13.6	13.4	13.5	13.50	11.3	11.9	12.4	12.04
Arg (4)	4.0	4.0	3.9	3.9	3.5	4.0	3.9	3.80
CMCys (1)	0.7	0.4	0.8	0.63	0.7	0.9	1.0	0.87
Trp (2)		(1.95)				(2.03)		
(145)								

(N): Determined for β^A by Schroeder et al. (1967).

(): From tryptic peptide analyses.

CMCys: S-carboxymethylcystein.

Table 9.

Amino acid composition^a of AP-2(β 99-145)

Amino acid (N) ^b	β^A (99-145)	β^X Bali(99-145)
Asp (5)	4.91	4.77
Thr (1)	1.07	1.15
Glu (4)	4.14	4.34
Pro (2)	1.82	1.98
Gly (3)	2.99	3.23
Ala (6)	5.84	6.04
Val (8)	7.92	7.49
Leu (6)	5.95	5.78
Tyr (1)	0.89	1.01
Phe (4)	3.86	3.81
His (2)	2.12	2.24
Lys (3)	3.12	3.28
Arg (2)	2.07	2.01

a: In terms of residues per peptide. Ser, Met, Ile, S-carboxymethylcystein and Trp were not detected.

b: Theoretical number for β^A according to Schroeder et al.(1967).

Table 10.

Amino acid composition^a of tryptic peptides from β -chains of bovine Hb A of Hereford breed and Hb X of the Bali cattle

a.a. (N) ^b	T - 1		T - 2		T - 3 ^{ab}		T-3 ^b		T-4 ³⁰⁻³⁶		T-4 ³⁷⁻³⁹		T - 5		T - 6		T - 7		T - 8		
	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A ^c	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X
Asp	0.11	0.10	0.06	0.07	(1) 1.19	1.07	(1) 1.30					(4) 3.89	3.76								
Thr (1)	0.93	0.93	(1) 0.91	0.74							(1) 1.05	1.01	(1) 1.07	1.10							
Ser					0.07		0.30						(2) 1.71	1.72	0.09						
Glu (2)	1.89	1.90	0.06	0.08	(2) 1.99	2.04	(2) 1.87				(1) 1.12	1.09	(1) 1.19	1.22							
Pro									(1) 1.14	0.86			(1) 0.85	0.96							
Gly	0.10		(1) 1.09	1.16	(3) 3.00	2.98	(3) 2.94			0.07	0.17	0.10	(1) 1.36	1.28	0.09		(1) 1.09	1.06			
Ala (1)	1.08	1.08	(3) 3.02	3.08	(1) 1.03	1.10	(1) 0.98						(2) 2.20	2.12			(1) 1.07	1.03			
Val	0.17	0.17	(1) 1.11	1.22	(3) 2.76	3.00	(2) 1.94		(2) 1.82	1.98	0.07	0.09	(1) 0.86	0.96	(1) 1.02	1.01	0.06				
Met (1)	1.10	1.09					0.09						(1) 0.38	0.49							
Ile																					
Leu (1)	1.20	1.18			(1) 1.18	1.06	(1) 1.07		(2) 2.04	2.02			(1) 0.99	1.09							
Tyr			0.03 ^d	0.14 ^d					(1) 1.05 ^d	0.97 ^d											
Phe	0.08	0.09	(1) 0.94	0.81			0.24		0.12				(3) 2.76	2.72							
His	0.11	0.11				0.87											(1) 0.87	0.94			
Lys (1)	0.81	0.83	(1) 0.95	0.98	(1) 0.93		0.17		0.08		0.06		(1) 0.97	1.05	(1) 0.98	0.99	(1) 0.97	0.98	(1) 1.00	1.00	
Arg _e					(1) 0.93	0.81	(1) 0.89				(1) 0.83	0.89									
CMC ^e																					
Trp			(1) 1.00 ^d	1.00 ^d					(1) 0.95 ^d	1.03 ^d											

a.a. (N)	T - 9		T - 10		T - 11		T - 12		T - 14 ^a		T - 14 ^b		T - 15		T-15 ^{132-138^c}		T-15 ^{139-143^c}		T - 16		
	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	(N) A	X	
Asp (2)	2.14	2.17	(2) 1.95	1.78	(1) 1.08	1.09	(2) 2.24	1.99	(1) 1.08	1.10	(1) 1.03	1.06	(1) 1.05	1.13	(1) 1.13	0.10					
Thr					(1) 0.98	0.98					(1) 1.03	1.08									
Ser (2)	1.78	1.75			(1) 1.01	0.98	0.08						0.07			0.10					
Glu	0.23	0.20			(1) 1.07	1.08	(1) 1.07	1.10			(3) 2.97	2.89	0.14	0.61	0.09						
Pro							(1) 0.80	0.95			(1) 0.83	0.93									
Gly (1)	1.21	1.15			(1) 1.15	1.11	0.17		(1) 1.03	1.05	0.16	0.12	(1) 1.04	0.87	(1) 0.97	0.22					
Al	0.11	0.08			(2) 2.14	2.27	0.06			0.07	(1) 1.15	1.16	(4) 3.99	4.06	(2) N.T.	1.90	(2) 2.05	1.90			
Val (1)	0.97	0.96			(1) 1.07	1.11				0.13	(1) 1.09	1.04	(3) 2.89	2.89	(3) 2.29	0.18					
Met (1)	0.82	0.72																			
Ile																					
Leu (1)	1.03	1.02	(2) 2.10	2.11	(2) 1.92	2.02	(1) 0.89	1.03	0.06	0.08	(1) 0.90	1.01	(1) 1.14	1.07	0.13	(1) 0.92	0.99				
Tyr																					
Phe (1)	1.09	1.02			(1) 0.92	1.05	(1) 1.12	1.00	(1) 1.04	0.99	(2) 2.01	1.87	0.13	0.46							
His			(1) 0.95	1.02	(1) 0.87	0.89	(1) 0.79	0.87		0.11			(1) 1.08	1.05		(1) 1.08	1.15	(1) 1.00	1.04		
Lys (1)	0.96	0.92	(1) 0.99	1.09	(1) 1.07	1.07	(1) 1.02	0.94	(1) 0.86	0.86	(1) 1.00	0.96			0.11	0.08					
Arg _e							0.06						(1) 0.81	0.95		(1) 0.96	0.96				
CMC ^e					(1) 0.44	0.46															
Trp																					

- a: In terms of residues per peptide. Values less than 0.05 were omitted.
- b: (N) shows theoretical numbers for β^A according to Schroeder et al. (1967).
- c: Further purification was not performed because of the low yields due to partial cleavage.
- d: Values estimated by spectrophotometric analyses according to Edelhoch (1967).
- e: S-Carboxymethylcystein.

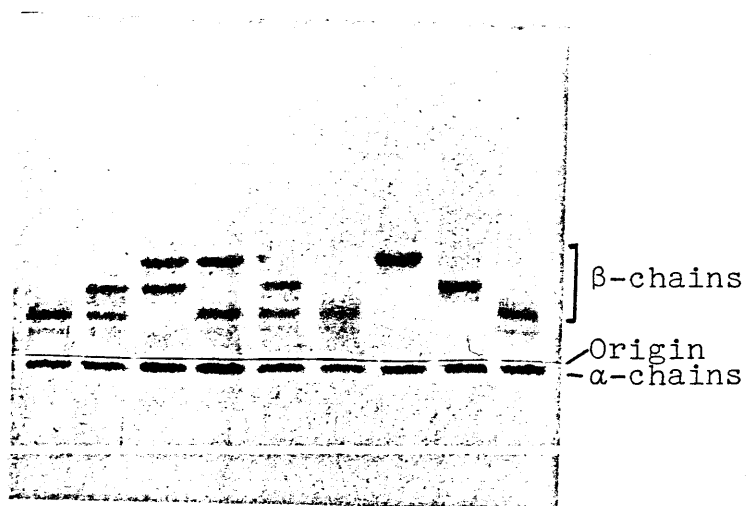


Fig. 9 . The electrophoregram shows Hbb-A, Hbb-AX, Hbb-BX, Hbb-AB, Hbb-AX, Hbb-A, Hbb-B, Hbb-X and Hbb-A from the left side. Samples were analyzed by the simplified methods of Chernoff and Pettit(1964). It is indicated that Hbb-X is also caused by a different β -chain from those of Hbb-A and -B.

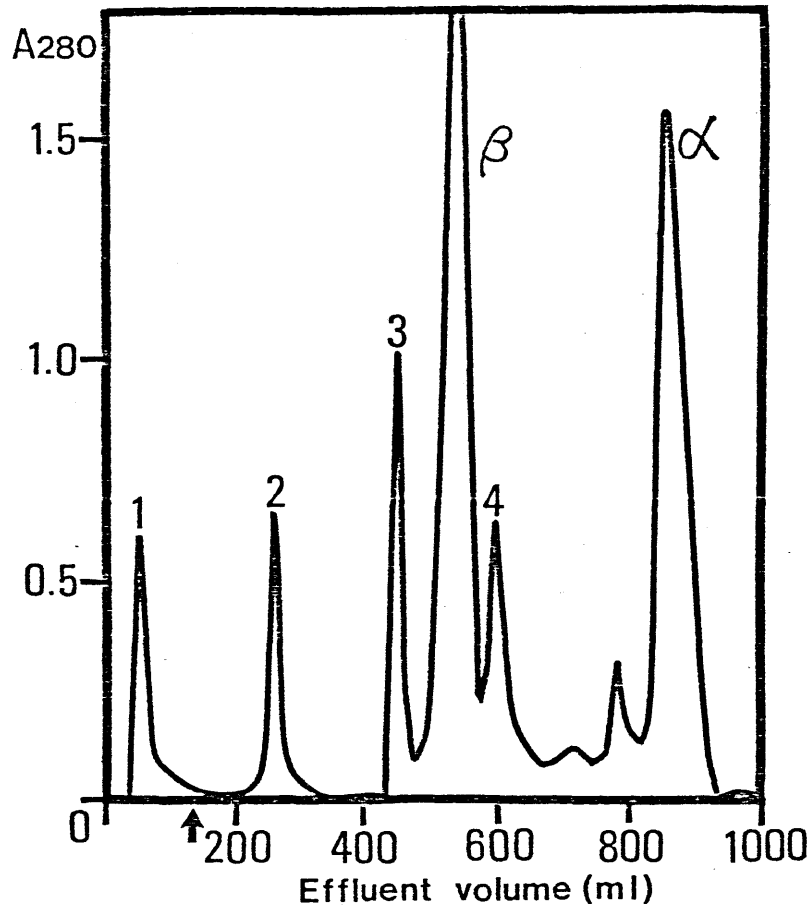


Fig. 10. Separation of globins of hemoglobin X^{Bali} of the Bali cattle into the α - and β -chains, using CM-cellulose column chromatography. The arrow shows the starting point of the gradient.

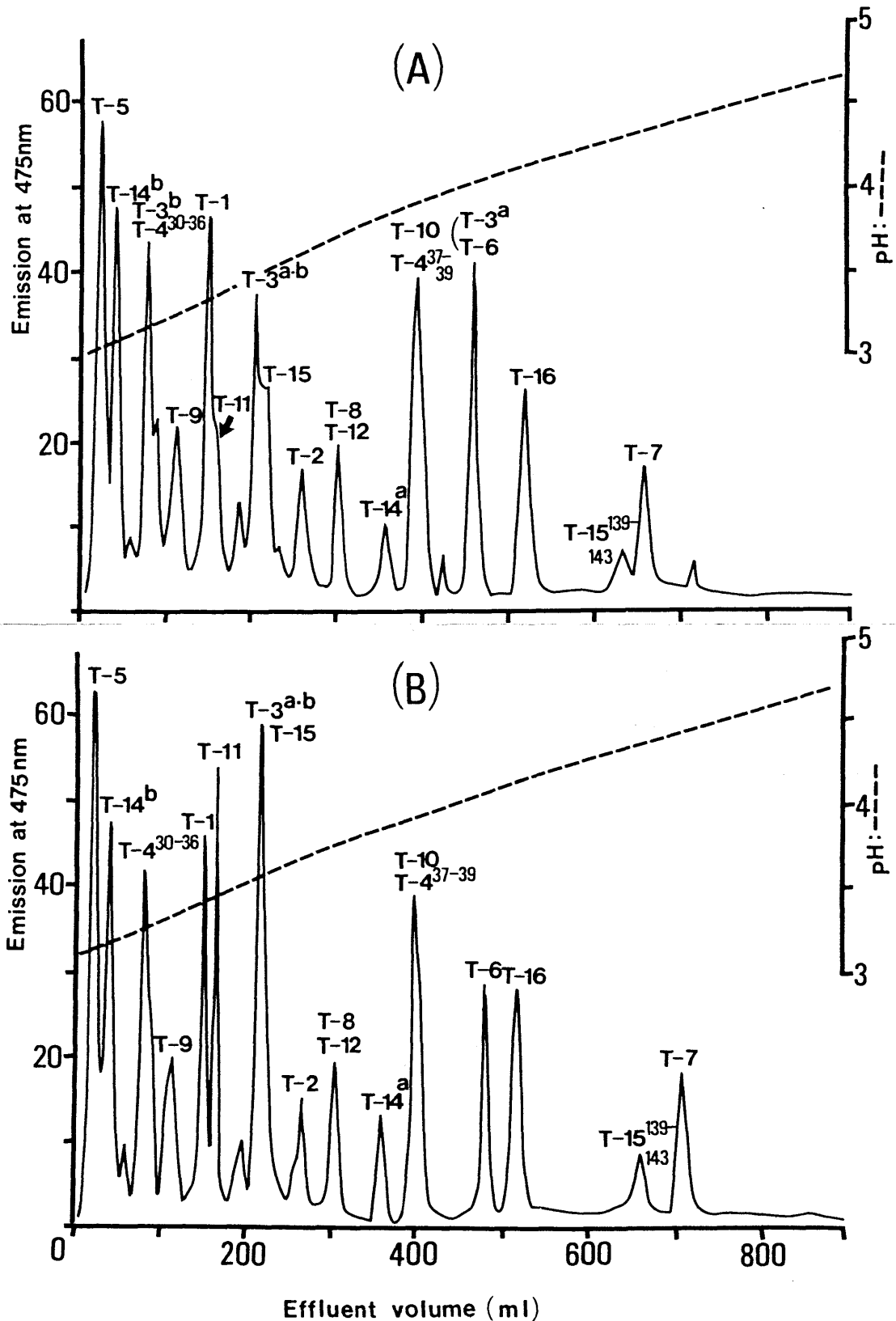


Fig. 11. (A) Separation of tryptic peptides from S-carboxymethylated β^A (20 mg) on an Aminex A-5 column (0.8 x 17.0 cm) with a linear gradient from 0.2 M pyridine-acetic acid (pH 3.1) to 2.0 M pyridine-acetic acid (pH 5.0) at 50°C. Fraction, 5ml. Flow rate, 32ml/h. (B) Separation of those of the β^X Bali (20 mg) on the same column as in (A).

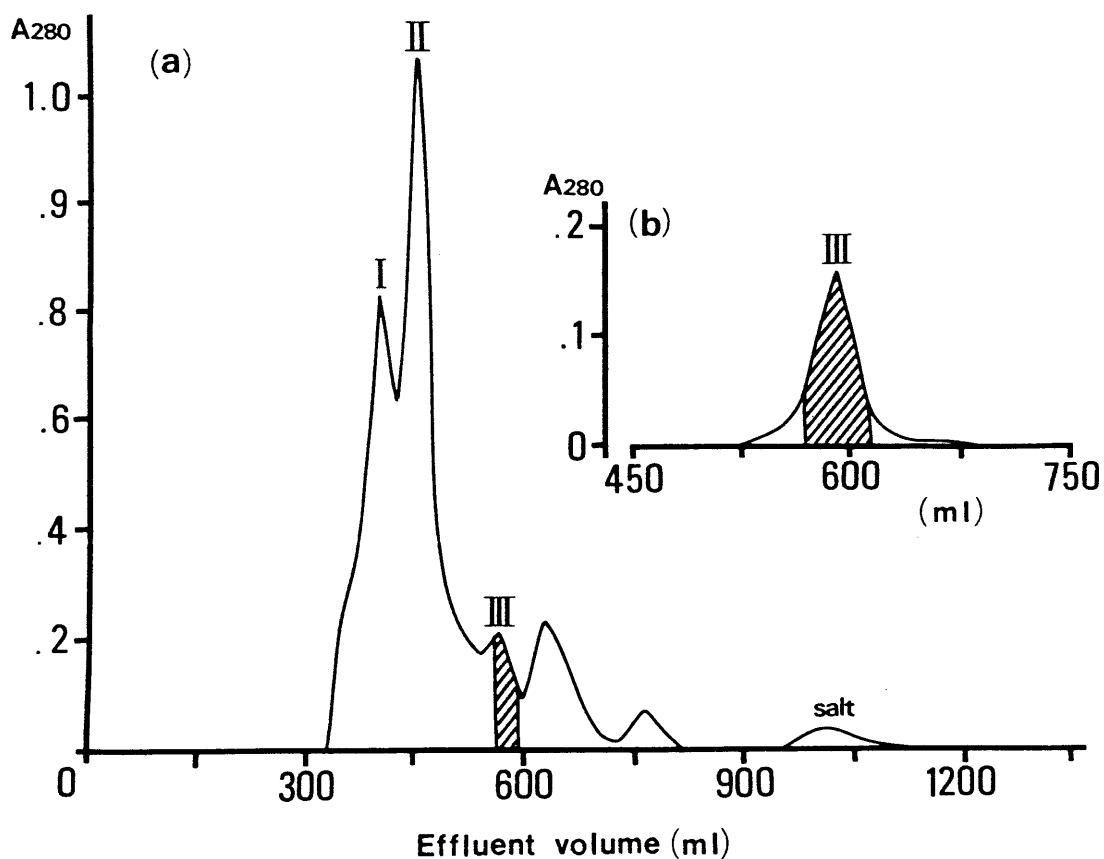


Fig. 12. (a) Elution profile of the acid-treated S-carboxymethylated β^X Bali (206 mg) on a Sephadex G-50 column (3.0 x 143.0 cm) in 10% formic acid. (b) Second elution pattern of peak III (AP-2) from the same column as in (a). The AP-2 was proved to be the β (99-145). The fraction shaded was pooled.

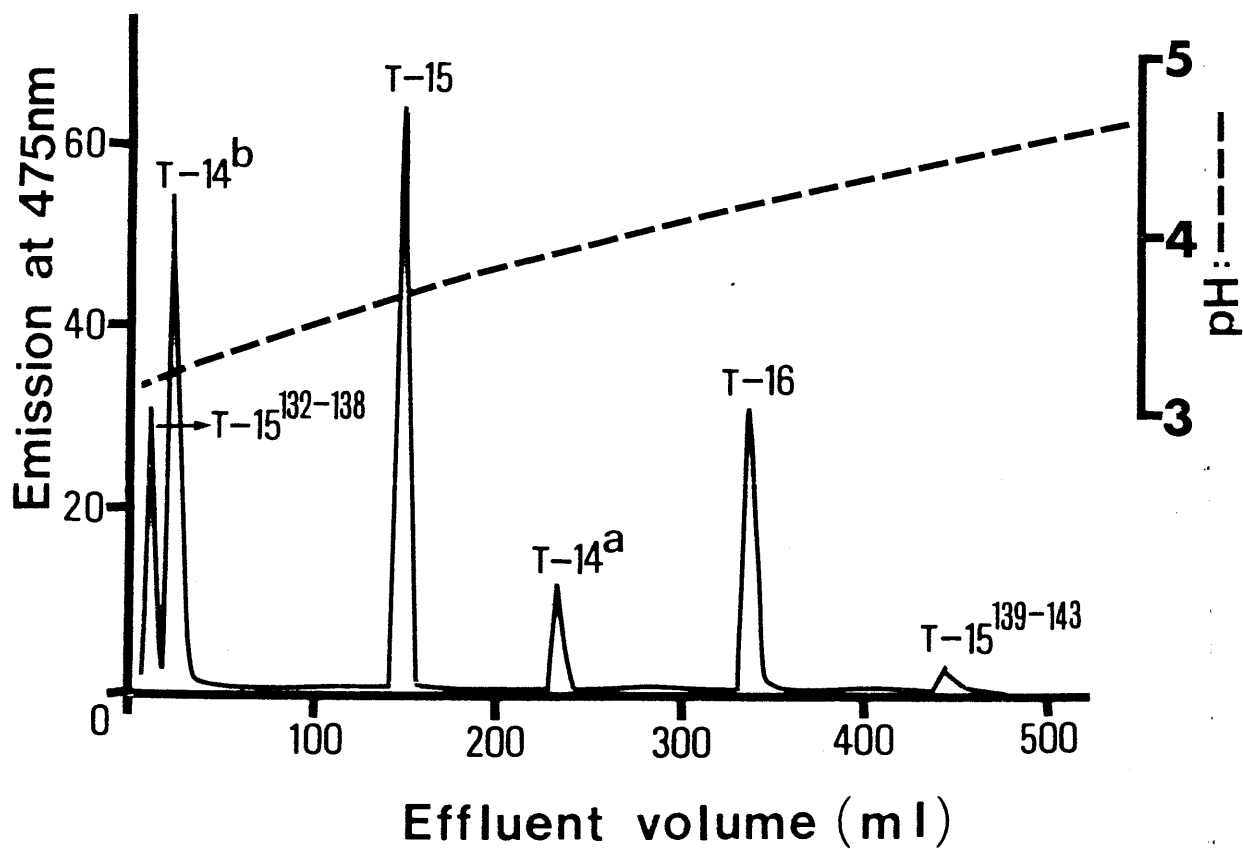


Fig. 13. Separation of tryptic peptides of AP-2 of β^X Bali (10 mg) on an Aminex A-5 column (0.7 x 8.0 cm). See Fig. 11 for further methods.

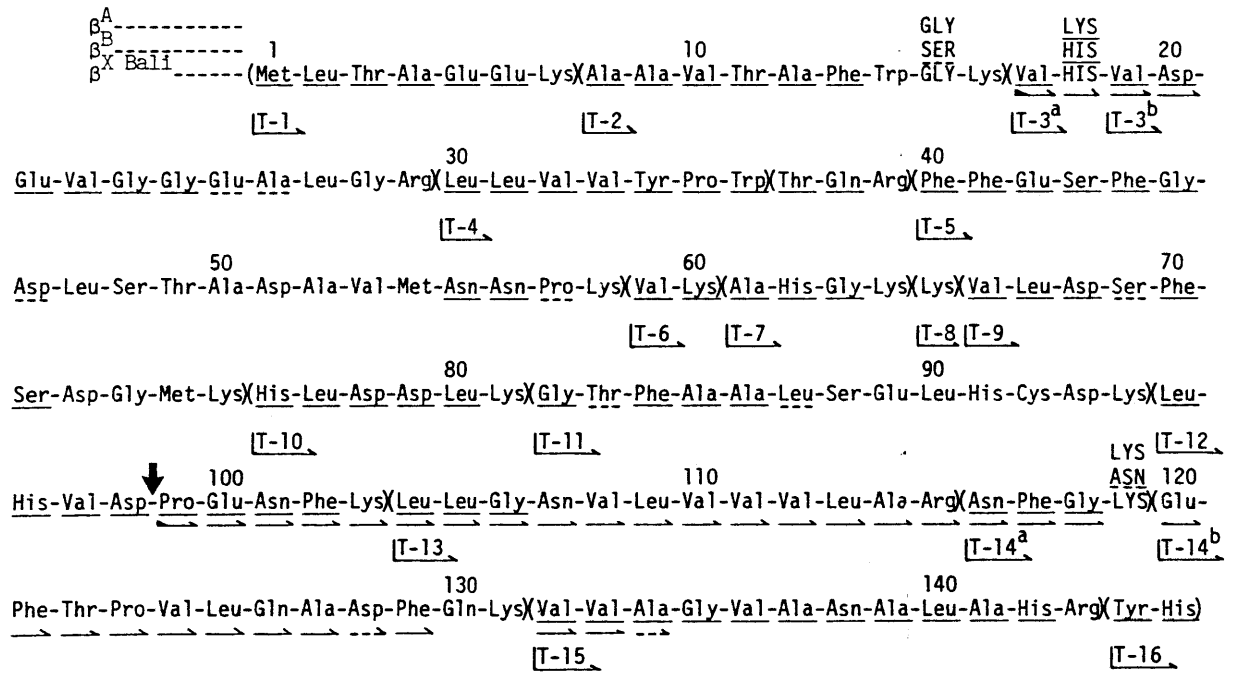


Fig. 14. Comparison of the amino acid sequences of bovine hemoglobin β^A , β^B and β^X Bali. Residues underlined were sequenced in the previous works on bovine hemoglobin β variants by Schroeder et al. (1967) and Schroeder et al. (1972), and those with arrows were done in the present study. A vertical arrow indicates the position where acidic cleavage took place, yielding the AP-2(β 99-145).

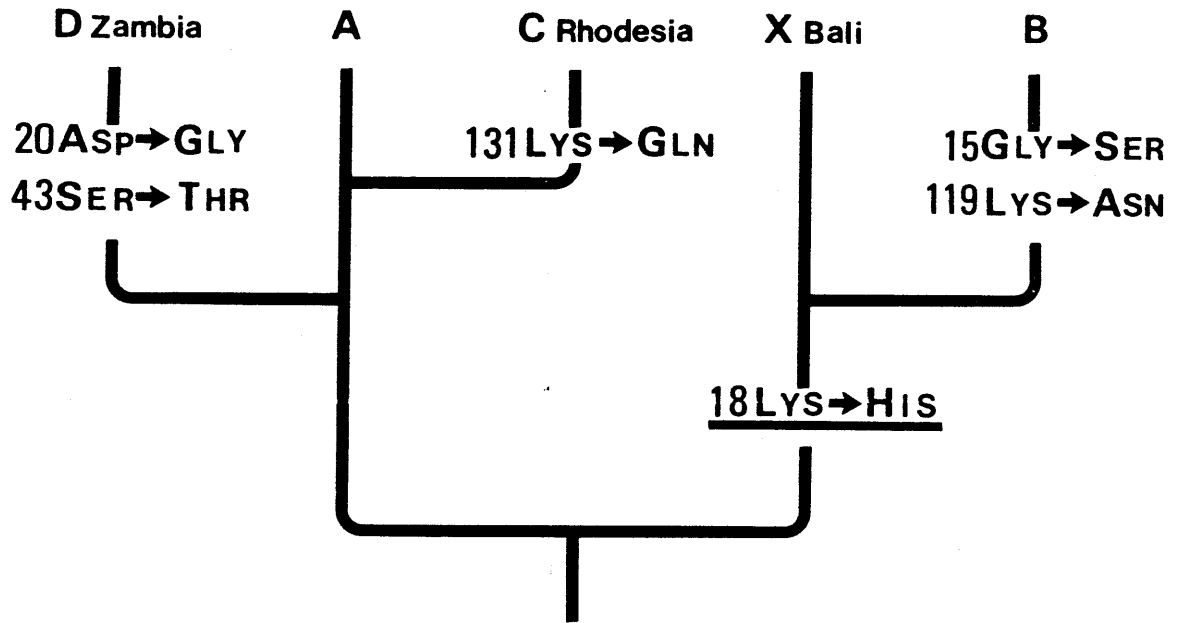


Fig. 15. The most likely evolutionary path of bovine hemoglobin β -chain variants. β^A and β^B were cited from Schroeder et al. (1967), β^C Rhodesia and β^D Zambia from Schroeder et al. (1972). It was considered that the differentiation between β^A group (A, C and D) and β^X Bali group (X Bali and B) had occurred before the cattle domestication was initiated.

The amino acid substitution underlined in the figure requires at least two base changes at the codon.

IV. バリ牛とバンテングの遺伝学的比較

1 バリ牛とバンテングの関係に関する従来の 見解

バリ牛は主としてインドネシアのバリ島、ロンボク島、スラウェシ南部と東南部、チモール、およびカリマントンの一部で飼養されており、これらの地域の家畜牛の大部分を占めている (Payne と Rollinson, 1973)。一方、野生バンテングは東南アジアの野生牛で、ビルマ、タイ、マレーシア、カリマントンおよびジャワの一部に生息し、地域によって毛色の特徴に差異があるという (Payne, 1970; Payne と Rollinson, 1973)。しかし、これらの毛色変異に関する記述の中にはガウールの毛色の特徴と一致するものが含まれており、両種の区別が成されているかに疑問な点がある。ガウールとバリ牛の染色体分析の結果によれば、前者は $2N=58$ で Y 染色体がアクロセ

ントリック型であるのに対して、後者が $2N=60$ でY染色体がサブメタセントリック型であることで両者は区別される (Fischer, 1969)。

ジャワ東部にあるウジュンクーロン自然保護区で約40個体の野生バンテングを観察した結果 (1981年) によれば、少なくともこの地域のバンテングの毛色パターンはバリ牛のそれと明確に区別される点は存在しなかった。

バリ牛に関する文献において、その野生原種がバンテングであることについて疑問を提するものは全く見あたらない。これは、バンテングの生息域とバリ牛の分布域がほぼ一致していること、バリ牛の毛色パターンをバンテング以外の野生種に求められやすいことによると思われる。しかし、バンテングがいつ、どのように家畜化されたかについての歴史的証拠は極めて少ない。また、バリ牛が純粋にバンテングの家畜化型であるとの確証もない。Matsuda ら (1980) は、バリ牛の雄4個体と雌4個の染色体を分析した結果、上述のFischer

(1969)の結果と一致し、調査した限りでは染色体多型などは発見されなかったと報告している。

本章の研究は、バンテング、バリ牛および他のインドネシア産家畜牛における多数の蛋白・酵素型遺伝的変異の分析により、これらの牛相互間の遺伝的関係を明らかにする目的で実施された。「Ⅲ」章で分析されたバリ牛型ヘモグロビンβ-鎖 ($\beta^{\text{X Bali}}$) がバンテング由来であることを確認することも重要な目的のひとつとされた。

2. 蛋白・酵素の遺伝的多型の比較

a) 分析材料および方法

分析に供された血漿および血球試料はバリ牛を含むインドネシア産家畜牛およびバレーングから採取されたものである。ヘモグロビン型について分析された試料は1974～1978および1981年に得られた。その他の蛋白・酵素型の試料は1981年に得られたもののみである。

調査の対象となった牛集団は、バンテング（スラバヤ動物園およびジャカルタのRagunan動物園で飼育されていたもの）、バリ島産バリ牛、南スラウエシ産バリ牛、Bogor農大飼養のバリ牛、不完全バリ牛型毛色を持つ牛（Bali-like, 東ジャワ産）、マズウ（Madura）牛、アチー（Aceh）牛（スマトウ北部産）、パダン（Padang）在来牛（スマトウ中西部産）、ジャワの一般在来牛（Jawa local, 主として東ジャワ産）、フィリアル・オンゴール（Filiat Ongole,

インドの Ongole 種の子孫といわれる。主として東ジャワ産), オンゴール (Ongole) 種 (スンバ島産, 純粋な Ongole 種の子孫と信じられている。) およびグラティ (Grati) 種 (インドネシア在来牛とヨーロッパ系乳用品種, 特にホルスタイン種に累進交雑して作出された品種) である。分析個体数は Table 11 ~ 14 に示されている。

分析方法はデンプンゲルまたはポリアクリルアマイドゲルを支持体とする電気泳動法により, 15個の遺伝子座によって支配される蛋白・酵素型が分析された。各々の蛋白・酵素型の分析方法は以下のとおりである。

Hba 型 および Hbb 型 (ヘモグロビン α -および β -鎖) : Chernoff と Pettit (1964)

Am-I 型 および Am-II 型 (serum amylase I と II) : Gebicke-Härter と Gelderman (1977)

Cp 型 (serum ceruloplasmin) : Schröfel ら (1968)

Alp 型 (serum alkaline phosphatase) : Gahne
(1963)

Tf 型 (serum transferrin) と Ptf 2 型 (post-
transferrin 2) : Gahne 5 (1977)

CA 型 (cell carbonic anhydrase) : Show と
Prasad (1970)

Es D 型 (cell esterase D) : Hopkinson 5 (1973)

Dia-I 型 および Dia-II 型 (NADH-diaphorase
I と II) : Tucker と Crowley (1978)

Acp 型 (cell acid phosphatase) : Karp と
Sutton (1967)

Alb 型 (serum albumin) と Sd₂ 型 (slow
d₂ macroglobulin) : Gahne (1963)

電気泳動法によつて出現した表現型は過去の報告例を参考にして同定し、遺伝子型を定めた。さらに各座位における遺伝子頻度と平均ヘテロ接合体頻度 (H) を各集団ごと算出した。

b) 分析結果

調査された15の遺伝子座のうち、Hba型、S_α2型、Am-II型、E_αD型、Acp型およびDia-I型の計6座位においては、全集団を通じて遺伝的変異が発見されなかった。

Table 11 にバンテングにおけるHbb型変異の出現頻度とその遺伝子頻度を示した。バリ牛を含む一般家畜牛で発見されている電気泳動的Hbb型変異、すなわちHbb-A、Hbb-BおよびHbb-Xはバンテングにおいても存在した。

バリ牛において common allele として存在しているHbb^xはバンテングにおいても最も高頻度で存在した。Table 12 はいくつかのバリ牛集団におけるHbb型分析の結果を示している。調査されたバリ牛6集団におけるHbb型遺伝子頻度は地域や調査年度を通じて極めてよく一致しており、相互の間に有意な差は認められない。

またこれらの6集団をプールした場合、観察された表現型頻度とハーディ・ワインベルグの

法則から導びかれるそれとの間に有意な差は認められなかった。従ってバリ牛集団における Hbb 型遺伝子頻度は急激な変化を起しているといと推定される。Table 12 において、バリ牛とバンテングにおける Hbb 型遺伝子の出現度数を比較したが、両者の間に有意な差は認められなかった ($0.3 < P < 0.5$)。

Table 13 は上述のバリ牛を含めたインドネシアの家畜牛地方種、品種あるいは地域集団における Hbb 型変異の分析結果を示している。Hbb^x 遺伝子はバリ牛において最も高頻度で、頻度に差はあるが、インドネシアの種々の家畜牛に広く存在する。しかし、ゼブ系牛であるフィリール・オングールやヨーロッパ系品種に累進交雑されたグラタイ種においては明らかにこの遺伝子の頻度は低く、純粋のオングール種とされるスンバ島産のオングール集団には存在しなかった。そして、部分的なバリ牛型毛色パターンを有する個体からなる Bali-like やそのような個体が発見されるマズラ牛

集団における Hbb^x 遺伝子の頻度は高い傾向を示している。

Table 14 (a) ~ (c) は 1981 年に得られた試料についての分析結果である。多型が発見された 9 遺伝子座について、バンテングとバリ牛の集団を比較すると、すべての座位について両者の common alleles は一致している。さらにバリ牛に存在する 20 種の対立遺伝子は、 Alb^B および Alp^A 遺伝子を除き、すべてバンテングにも発見されている。従って、バリ牛とバンテングの遺伝子構成は極めてよく一致しているとみることができる。フィリッパ・オングールとオングール種は、Tf 型と Alp 型を除く 7 遺伝子座において、バリ牛またはバンテングと異なる common alleles を持っている。しかもこの 2 遺伝子座のうち、Tf 型については Tf-D₁ と Tf-D₂ が区別されている。しかし、 Alp 型については調査された集団を通して有意な差はない。従って、バリ牛（またはバンテング）とゼブ牛の間には明確な遺伝子構成の違いが認められ

る。バリ牛とオンゴール種で異なる、た common alleles と呈する 7 遺伝子座 (Hbb 型, Alb 型, Ptf 2 型, CA 型, Dia-II 型, Am-I 型 および Cp 型) についてみると, マズラ牛の common alleles は大部分オンゴール種のそれらと一致している。しかし, Table 14 に示されているように, マズラ牛における各対立遺伝子の頻度は一般にバリ牛とオンゴール種の間にある例が大部分を占める。

遺伝的多型が発見されるか、た遺伝子座を含まれた 15 遺伝子座を通しての平均ヘテロ接合体の期待頻度 (H) はバリ島産バリ牛で 0.0780 (Tf 型を除く 14 座位), 南スラウエシ産バリ牛で 0.0801, ボゴール農大のバリ牛で 0.1391, マズラ牛で 0.2194, フィリアル-オンゴールで 0.1857, オンゴール種で 0.1910, バンテングで 0.1551 であった。バリ牛 3 集団の H はバンテングの H より低い傾向を示した。またマズラ牛の H は最大であった。

3. 蛋白・酵素の遺伝的多型からみたバリ牛とバンテングの関係

分析された15の遺伝子座における common alleles はバリ牛とバンテングの間で一致していた。また多型現象を示した9遺伝子座の20の対立遺伝子のうち、18種までが両者に共通で、2種のみが6個体（または5個体）のバンテングに存在しなかったにすぎない。従って、バリ牛とバンテングの遺伝子構成は相互に極めてよく一致していると認められる。また、 Hbb^x や CA^A 遺伝子はバリ牛に特異的に高頻度に出現し、東南アジア以外の地域での報告例は極めて少ないかまたは皆無である。ところが、これらの遺伝子はバンテングにおいては common alleles となっている。一方、バリ牛とバンテングの遺伝子構成は Table 14 で示されたように、他のインドネシア産家畜牛、特にゼブ系牛に対して顕著な差が認められる。以上のことからバリ牛がバンテングに対して

最も遺伝的に類似していることは明白である。
 よして、バリ牛の主要な祖先がバンテングで
 あ、たことはほとんど疑がう余地がない。

従って、バリ牛の Hbb 型 common allele であ
 る Hbb^X がバンテングに由来していることも確
 かであろう。「Ⅳ」章において、 $\beta^{X \text{ Bali}}$ (Hbb-X)
 が一次構造レベルで分析されているが、これ
 はバリ牛(バリ島産)から得られたものであ
 る。電気泳動法によればバリ牛の Hbb-X とバン
 テングの Hbb-X との間に差は認められない。
 しかし、バンテングより得られた β -鎖につい
 ては一次構造レベルで分析し、バリ牛のそれ
 との完全な同定が成される必要はある。同様
 にバリ牛に存在する電気泳動法による変異、
 Hbb-A と Hbb-B がゼブ牛に存在するそれらと
 同一かどうか、またバンテングにも発見され
 た Hbb-A と Hbb-B と同一かどうかはさらに明
 確にする必要がある。

仮に、ゼブ牛、バリ牛およびバンテングに
 存在する Hbb-A, Hbb-B および Hbb-X が完全

に同一の β -鎖による変異であるとすると、バンテニグは、Fig. 15 (「Ⅱ章」) に示されたように、複数アミノ酸残基置換によって分化した β -鎖変異による多型を示していることにある。野生種におけるこのような多型現象は、人類とともに大きな移動をしたマウスなどの例外を除いて知られていない (Manwell と Baker, 1976)。このマウスの例は、一度遺伝的分化したマウス・グループの再合流によると考えられていた。従って、むしろバンテニグに存在する Hbb-B がゼブ牛に存在する Hbb-B と一次構造のレベルで同一である可能性が考えられる。

Table 12 で示したように、バンテニグとバリ牛は、Hbb-型遺伝子頻度において、有意な差がない。そのため、バリ牛に存在する Hbb-A や Hbb-B がバンテニグに由来するとみることができ。しかし、一方バリ牛は一般家畜牛と遺伝的交流をしていることが「Ⅱ章」で示唆されているし、またこのようなことを示唆す

る報告もある (Namikawa と Widodo, 1978)。

それ故, バリ牛に存在する $Hbb-A$ と $Hbb-B$ が
 ゼブ牛から持ち込まれた可能性も考えらる。

Table 12 に示されているように, バリ牛 239 個
 体に Hbb^A と Hbb^B がそれぞれ 46 個 と 52 個 存在す
 る。この出現度数を Mangalraj (1968) が報告し
 ているインド産オングールのそれらと比較す
 ると, オングール種において Hbb^A 遺伝子の頻
 度が高く, 有意な差 (χ^2 -test, $P \approx 0.01$) が認めら
 れる。オングール種はインドネシアで最も遺
 传的に大きな影響を持つてきたゼブ系牛品種
 のひとつである。また Namikawa (1981) はイ
 ンドのゼブ牛 15 品種 (総個体数, 2879 頭) の
 Hbb 型に関する研究報告をよとめ, 品種間での
 平均遺伝子頻度を $Hbb^A : 0.61$, $Hbb^B : 0.39$, Hbb^X
 $: 0.00$ と算出している。これらの頻度を期待
 値として, バリ牛の Hbb^A と Hbb^B の出現度数の
 割合と比較すると, バリ牛における Hbb^B の頻
 度が高いために有意な差 (χ^2 -test, $P < 0.01$) が
 認めらる。従って, バリ牛に存在する $Hbb-A$

と $Hbb-B$ は、部分的にはゼブ牛に由来するかもしれないが、バンテングに由来しているとも推測される。しかし、バンテングは6個体分析されているにすぎず、バンテングにおける遺伝子頻度の信頼度は低い。また少数のゼブ牛がバリ牛の成立過程で関与したとすれば、ゼブ牛由来の遺伝子の頻度が機会的に大きく変動することが考えられる。関与した少数のゼブ牛が偶然 Hbb^B を多く持つていれば当然バリ牛集団中の Hbb^B の割合は Hbb^A に対して高くなるであろう。バリ牛とバンテングの Hbb 型多型現象については今後明らかにしてゆかねばならない問題が残されている。特に、バンテングとバリ牛に存在する $Hbb-B$ と $Hbb-A$ が他の一般家畜牛のそれらと一次構造のレベルで同定されるか、あるいは区別できる方法が開発される必要があるとされている。しかし、これらの問題点はバリ牛の主要な祖先がバンテングであるとの結論に矛盾するものではなく、バリ牛そのものが一般家畜牛から多少の

遺伝子を受け入れた可能性を意味するにすぎない。

4. 要約

6 個体のバンテングと 239 個体のバリ牛の Hbb 型の電気泳動的変異を調べた結果, common allele は両者とも Hbb^X で一致していた。遺伝子頻度はバリ牛で Hbb^X : 79.5%, Hbb^A : 9.6%, Hbb^B : 10.9%, バンテングで Hbb^X : 66.7%, Hbb^A : 25.0%, Hbb^B : 8.3% であった。これらの Hbb 型遺伝子頻度の間に有意な差を認めることはできなかった。 Hbb^X は純粋なオングール種と信じられている集団 (インドネシアのスンバ島産) を除き, 調査されたインドネシア産家畜牛集団のすべてに出現した。この Hbb^X のインドネシアにおける広い分布はバリ牛からの gene-flow によると考えられた。たとえばバリ牛型の毛色を部分的に有する個体から成る集団では Hbb^X の頻度がバリ牛に次いで高く 23.1%, また地方品種であるマズラ牛でも 21.7% に達する。

バリ牛の集団, マズラ牛, スンバ島産オング

ゴール, フィリアル・オ・ゴールおよびバンテ
ングの15遺伝子座によって支配される蛋白・
酵素の変異を電気泳動法により分析した結果,
9遺伝子座で多型が発見された。バンテング
とバリ牛の15遺伝子座における common alleles
はすべて一致し, バリ牛の9多型遺伝子座に
存在した20種の変異のうち18種までがバンテ
ングにも発見された。すなわち, バンテング
の有する変異はすべてバリ牛に存在した。従
って, バリ牛とバンテングの遺伝子構成は相
互に極めてよく類似しているとみられる。
蛋白・酵素の遺伝的変異からみると, バリ牛
の主要な祖先がバンテングであることは間違
いないと結論される。

ゼブ系牛(オ・ゴール種とフィリアル・オ
・ゴール)は, 9多型遺伝子座のうちの7遺
伝子座において, バリ牛と異なる common alleles
を有しており, バリ牛とバンテングから遺伝
的に大きく分化していることが判明した。マ
ズウ牛の遺伝子構成は比較的ゼブ牛に近い傾

向があるが、個々の遺伝子頻度はゼブ牛とバリ牛の間にある場合がほとんどである。これはマズウ牛の成立に対してバリ牛が遺伝的寄与をした結果と考えられ、マズウ牛が調査された集団の中で最も大きな H （平均ヘテロ接合体頻度）を有していたことと一致する。

バリ牛に存在する $Hbb-X$ 変異はバンテングに由来することは以上の比較から明らかであろう。しかし、バンテングやバリ牛に存在する $Hbb-A$ と $Hbb-B$ は電気泳動法によってゼブ牛の $Hbb-A$ と $Hbb-B$ から区別できる。従って、バリ牛集団に存在する $Hbb-A$ と $Hbb-B$ がバンテングに由来するか、ゼブ牛によって持ち込まれたのか、あるいは両方によるのかは断定できなかつた。これらの変異の詳細な同定が一次構造のレベルで実施される必要がある。しかし、これらの問題はバリ牛の主要な祖先がバンテングであるとの結論を否定するものではなく、バリ牛のものが多少の遺伝子を一般家畜牛から受け入れた可能性を意味

してゐるにすぎない。

Table 11 .

Hbb phenotypes and the gene frequencies in the bantengs (Bos banteng) kept at Surabaya zoo and Ragunan (Jakarta) zoo of Indonesia in 1981

	(N)	A	AB	AX	B	BX	X	Hbb ^A	Hbb ^B	Hbb ^X
Surabaya zoo	(3)	0	0	1	0	0	2	1	0	5
Ragunan zoo	(3)	1	0	0	0	1	1	2	1	3
Total	(6)	1	0	1	0	1	3	3	1	8
		0.4 ^a	0.2	2.0	0.0	0.7	2.7	.250	.083	.667

a: Expected values from Hardy-Weinberg's law.

Table 12.

Hbb phenotypes and the gene frequencies in the populations of the Bali cattle

Sample source (year)	(N)	A	AB	AX	B	BX	X	Hbb ^A	Hbb ^B	Hbb ^X
Bali I.	('74)(12)	0	0	1	0	1	10	.042	.042	.917
"	('77)(50)	1	1	8	0	10	30	.110	.110	.780
"	('78)(65)	0	5	7	1	10	42	.092	.131	.777
"	('81)(68)	1	0	11	0	13	43	.096	.096	.809
South Sula-	wesi('81) (37)	1	0	5	2	5	24	.095	.122	.783
Bogor Agric.	Univ. ('81) (7)	0	0	2	0	1	4	.143	.071	.786
Total	(239)	3	6	34	3	40	153	.096	.109	.795
		2.2 ^a	5.0	36.5	2.8	41.4	151.1			

Comparison of Hbb gene frequencies between Banteng and the Bali cattle

	Hbb ^A	+	Hbb ^B	Hbb ^X	(2N)
Banteng('81)	3	+	1	8	(12)
Bali cattle	46	+	52	380	(478)

$\chi^2 = 0.520$ (with Yates' correction), DF=1, $0.3 < P < 0.5$

a: Expected values from Hardy-Weinberg's law.

Table 13 .

Hbb phenotypes, the expected frequencies and the gene frequencies of the various cattle raised in Indonesia

Populations(year) (N)	A	AB	AX	B	BX	X	Hbb ^A	Hbb ^B	Hbb ^X
Bali cattle('74, '77, 78, '81) (239)	3 2.2	6 5.0	34 36.5	3 2.8	40 41.4	153 151.1	.096	.109	.795
Bali-like('75, '76, '77) (13)	6 4.9	1 2.5	3 3.7	1 0.3	1 0.9	1 0.7	.615	.154	.231
Madura cattle('77, '78) (90)	38 38.7	15 15.1	27 25.6	2 1.5	4 5.0	4 4.2	.656	.128	.217
Aceh cattle('78) (27)	11 12.7	9 6.9	6 4.8	0 0.9	1 1.3	0 0.5	.685	.185	.130
Padang native('78) (18)	7 6.1	3 4.7	4 4.1	2 0.9	1 1.6	1 0.7	.583	.222	.194
Jawa local & Madura cattle('81) (40)	16 15.0	12 11.6	5 7.4	2 2.3	3 2.9	2 0.9	.613	.238	.150
Jawa local('75, '76, '77, '78) (75)	31 30.7	15 17.9	19 16.6	5 2.6	3 4.9	2 2.3	.640	.187	.173
Filial Ongole('75, '76, '77, '78, '81) (102)	40 43.4	49 41.8	4 4.5	6 10.1	3 2.2	0 0.1	.652	.314	.034
Ongole in Sumba I. ('81) (35)	7 10.3	24 17.4	0 -	4 7.3	0 -	0 -	.543	.457	.000
Grati cattle('75, '76, '77) (61)	52 51.4	8 8.3	0 0.9	0 0.3	1 0.1	0 0.0	.918	.074	.008
(total) (700)									

Table 14 .

Genotypes and gene frequencies at nine polymorphic loci in the Indonesian cattle and bantengs

(a) Hbb locus(hemoglobin β -chain)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(68)	(37)	(7)	(40)	(35)	(21)	(6)
AA	1	1		16	7	11	1
AB				12	24	9	
AX	11	5	2	5		1	1
BB		2		2	4		
BX	13	5	1	3			1
XX	43	24	4	2			3
A	0.0956	0.0946	0.1429	0.6125	0.5429	0.7619	0.2500
B	0.0956	0.1216	0.0714	0.2375	0.4571	0.2143	0.0833
X	0.8088	0.7838	0.7857	0.1500		0.0238	0.6667
H	0.3276	0.3619	0.3572	0.5459	0.4963	0.3730	0.4861

(1)BB: Bali cattle from Bali island, (2)BS: Bali cattle from South Sulawesi, (3)BI: Bali cattle kept at I.P.B. (4)MA: Madura cattle at a market of Surabaya, (5)OS: Ongole breed from Sumba island, (6)FO: Filial Ongole from East Jawa, (7)BA: bantengs kept at Ragunan(Jakarta) and Surabaya zoos.

H: expected heterozygosity at the locus.

(b) Alb locus(serum albumin)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(68)	(37)	(7)	(40)	(35)	(21)	(5)
AA				3	1	1	
AB		1		10	9	7	
AC	7	3	1	6		1	1
BB	1			14	25	11	
BC	2		1	6		1	
CC	58	33	5	1			4
A	0.0515	0.0541	0.0714	0.2750	0.1571	0.2381	0.1000
B	0.0294	0.0135	0.0714	0.5500	0.8429	0.7143	
C	0.9191	0.9324	0.8571	0.1750		0.0476	0.9000
H	0.1517	0.2388	0.2552	0.5913	0.2648	0.4308	0.1800

(Table 14 continued)

(c) Tf locus (serum transferrin)

Population	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(37)	(7)	(40)	(35)	(21)	(5)
AA			1		1	
AD				6	2	
AE				8	1	
DD	32	4	29	5	8	2
DE	5	3	10	12	9	3
EE				4		
A			0.0250	0.2000	0.1190	
D	0.9324	0.7857	0.8500	0.4000	0.6429	0.7000
E	0.0676	0.2143	0.1250	0.4000	0.2381	0.3000
H	0.1261	0.3368	0.2613	0.6400	0.5158	0.4200

(d) Ptf 2 locus (serum post transferrin)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(22)	(37)	(7)	(40)	(35)	(21)	(5)
FF	21	36	7	1			3
FS		1		11	11	6	2
SS	1			28	24	15	
F	0.9545	0.9865	1.0000	0.1625	0.1571	0.1429	0.8000
S	0.0455	0.0135	0.0000	0.8375	0.8429	0.8571	0.2000
H	0.0869	0.0266	0.0000	0.2722	0.2648	0.2450	0.3200

(e) CA locus (cell carbonic anhydrase)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(67)	(37)	(7)	(40)	(35)	(23)	(5)
SS	2		2	12	26	6	
SA	5	3	2	17	4	11	1
AA	60	34	3	11	5	6	4
S	0.0672	0.0405	0.4286	0.5125	0.8000	0.5000	0.1000
A	0.9328	0.9595	0.5714	0.4875	0.2000	0.5000	0.9000
H	0.1254	0.0777	0.4898	0.4997	0.3200	0.5000	0.1800

(Table 14. continued)

(f) Dia-II locus (cell NADH-diaphorase II)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(67)	(37)	(7)	(40)	(35)	(22)	(5)
FF				31	30	19	
FS		1	1	7	1	3	
SS	67	36	6	2	4		5
F		0.0135	0.0714	0.8625	0.8714	0.9318	
S	1.0000	0.9865	0.9286	0.1375	0.1286	0.0682	1.0000
H	0.0000	0.0266	0.1326	0.2372	0.2241	0.1271	0.0000

(g) Am-I locus (serum amylase I)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(68)	(37)	(7)	(40)	(35)	(21)	(5)
BB				22	32	17	
BC	3	1	2	16	3	4	2
CC	65	36	5	2			3
B	0.0221	0.0135	0.1429	0.7500	0.9571	0.9048	0.2000
C	0.9779	0.9865	0.8571	0.2500	0.0429	0.0952	0.8000
H	0.0432	0.0266	0.2450	0.3750	0.0821	0.1723	0.3200

(h) Cp locus (serum ceruloplasmin)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(53)	(29)	(7)	(39)	(32)	(21)	(5)
FF	6	3		20	23	13	1
FS	3	1	1	6	6	4	1
SS	44	25	6	13	3	4	3
F	0.1415	0.1207	0.0714	0.5897	0.8125	0.7143	0.3000
S	0.8585	0.8793	0.9286	0.4103	0.1875	0.2857	0.7000
H	0.2430	0.2123	0.1326	0.4839	0.3047	0.4082	0.4200

(i) Alp locus (serum alkaline phosphatase)

Population	(1)BB	(2)BS	(3)BI	(4)MA	(5)OS	(6)FO	(7)BA
(N)	(68)	(37)	(7)	(40)	(35)	(21)	(5)
AA, Ao	8	4	1	1	7	2	
oo	60	33	6	39	28	19	5
A	0.0607	0.0556	0.0742	0.0126	0.1056	0.0488	
o	0.9393	0.9444	0.9258	0.9874	0.8944	0.9512	1.0000
H	0.1140	0.1050	0.1374	0.0249	0.1889	0.0928	0.0000

V. 牛へモグロビン β -鎖変異 (Hbb型) 支配遺伝子の地理的分布と家畜牛の系統分化

1. Hbb型支配遺伝子を指標とする意義

へモグロビン型の電気泳動的変異は家畜牛の蛋白・酵素の遺伝的変異の中で最も広汎に調査されている形質である。現在、世界的規模で家畜牛の品種や地域集団の系統を論ずることができ、しかも詳細な同定が比較的充分に成された信頼度の高い標識遺伝子はへモグロビン型のみと、いって過言でない。

Cabannes と Serain (1955^a; 1955^b) は、アルジェリアの家畜牛の成体型へモグロビンにおいて、最初に多型を発見し、 α (Hbb-A) と β (Hbb-B) の2成分の存在を報告した。この変異はその後 Hbb^A と Hbb^B の2種の共優性対立遺伝子によって支配され、他の地域の家畜牛においても広く多型現象を示すことが明らかになっている (Bangham, 1957; Shreffler と

Salisbury, 1959 ; Mangalrajら, 1968) 。 Hbb^A はほとんどすべての家畜牛において common allele であり, Hbb^B はヨーロッパ系品種において 0.00 ~ 0.15 の頻度で, またインドのゼブ牛品種やアフリカのゼブ型の家畜牛で 0.30 ~ 0.50 の頻度で出現する (Bangham と Blumberg, 1958 ; Makaveyef, 1968 ; Braend, 1972 ; Naikら, 1969 ; Osterhoff, 1975) 。

一方, Schroederら (1967) は β^A ($Hbb-A$) と β^B ($Hbb-B$) のグロビン蛋白質の一次構造を分析・比較し, β^B が β^A から少なくとも3個の独立したアミノ酸座位におけるアミノ酸残基置換によって分化していることを証明した。「五章」で考察されたように, $Hbb-A$ から $Hbb-B$ がどのような過程で分化しているのか, どのようにしてゼブ牛に共存するに至ったのかについてはなお明確にされていない点がある。しかし, これら2種の β -グロビン蛋白質における分子レベルでの進化からみると, その分化の程度は大きなものである。たとえば,

Dayhoff (1972) は約150種のヒトのヘモグロビン型変異の報告をまとめているが、例外的な1例の変異を除いて、すべて1個の点突然変異によって生ずるアミノ酸残基置換で説明できるものである。従って、Hbb-A と Hbb-B の間に存在する3個のアミノ酸残基置換は1回の突然変異によって単純に起こったのではなく、少なくとも3回の突然変異と固定のくり返しによっていると考えられる。この機構は長期にわたって隔離された2つのグループ間において可能であり、Hbb-A と Hbb-B が隔離された集団において分化し、その後再合流したと考えられる。Hbb-B は多数のゼブ牛品種に特異的に高頻度に存在するので、この遺伝的変異はゼブ牛から拡がったと推定される。Hbb-B は東アフリカなどのゼブ系牛にも高頻度で出現する。アフリカにおけるインド系ゼブ牛の移動については、歴史的、解剖学的および遺伝学的手法により、すでに詳細に研究されている (Epstein, 1956; Osterhoff, 1975)。

インド産ゼブ牛品種において, Naik と Sanghvi (1965), Naik ら (1965) および Naik ら (1969) は稀な変異である Hbb-X を, Crockett ら (1963), Sen ら (1966), Khanna ら (1970) および Singh と Khanna (1973) はやはり稀な変異 Hbb-C を報告している。しかし, これらは電気泳動的変異として同一のものである (Crockett ら, 1963; Naik と Sanghvi, 1965)。

またゼブ系牛の一品種であるアメリカン・ブー・マン種の Hbb-X と Namikawa と Widodo (1978) の報告している東南アジアの Hbb-X との間でも電気泳動的な差異はなかった (Meyer, E. H. M. と並河の未発表同定試験データによる)。

従って, 本研究においてはこれらの変異をすべて Hbb-X と呼んでいる。Hbb-X はゼブ牛品種において低頻度 (約 0.1%) である (Naik ら, 1969) ので, ゼブ系家畜牛の特徴としての特標識の意味は少ないし, 無視してもさしつかえないであろう。アジア起源であるゼブ牛の Hbb-X と南アフリカ在来牛に出現する "Hbb-C" と

が別個の変異であることは証明されている (Schwellunus と Guérin, 1977)。Namikawa と Widodo (1978) および Namikawa (1981) は東南アジア諸国の家畜牛に Hbb-X が一般に存在すること, そして特に一般家畜牛から別種とされているバリ牛に Hbb-X が最高頻度で発見されることを報告している。これらの事実は「IV章」のインドネシア産家畜牛における Hbb 型分析においてさらに確認されている。一方, Hbb-X (β^X Bali) の一次構造分析の結果(「IV章」)によれば, Hbb-A (β^A) から2個のコドン塩基置換による1個のアミノ酸残基置換によって分化しており, Hbb-B (β^B) は Hbb-X からさらに2個のアミノ酸残基置換によって分化している。

「IV章」において考察されたように, これら3種の Hbb 型変異は牛の家畜化の初期にすでに分化していた変異で, それぞれの変異を common 変異として有していた野生種の存在を示唆している。従って, 家畜牛, 特にゼブ

牛やバリ牛を含むアジアの家畜牛の基本的な系統分化は Hbb-A, Hbb-B および Hbb-X の分布と密接に関連していると考えられる。

2. 東および東南アジア産家畜牛における Hbb^B 型 支配遺伝子の頻度分布と系統分化

a) 用いたデータと分析方法

本研究で分析された東および東南アジア産家畜牛 27 集団の Hbb^B 型に関するデータは阿部ら (1968), 並河と阿部 (1970), Namikawa (1972), 並河と天野 (1974), 並河ら (1976), Namikawa と Widodo (1978), 並河ら (1978) および Namikawa (1981) より引用した。調査対象とされた家畜牛集団, 分析例数および「引用」の詳細は Table 15 の表中に示した。

山根 (1943) によれば, ジャワ中部のボロブドゥール仏跡に印度肩峰牛 (ゼブ牛) の彫刻があり, また同氏の調査時にすでに数品種のゼブ牛が移入され, 在来牛の改良がされていた。近年においてもアメリカン・ブラーマンなどのゼブ系品種が東南アジアに導入されている。従ってこれらの地域における Hbb^B

の出現はゼブ牛によって持ち込まれた結果とみることができると。前項「1」で述べたように Hbb^B はゼブ牛品種のみに特異的に高頻度で出現する遺伝子であるので、東南アジア産家畜牛の Hbb^B の由来はゼブ牛に求めることができる。Hesselholt ら (1965), Sen ら (1966), Mangalraj ら (1968), Buvanendran と Nugara (1968), Naik ら (1969), Fayed ら (1970), Khanna ら (1970), Dwaraknath と Joshi (1971) および Singh と Khanna (1973) が報告しているインド-パキスタンのゼブ牛品種の Hbb 型遺伝子頻度は15品種間で平均すると、 $Hbb^A : 0.61$, $Hbb^B : 0.39$, $Hbb^X : 0.00$ となる。これらの値は調査された集団におけるゼブ牛由来の遺伝子の割合を推定する時に用いられる。

第2に、 Hbb^A はヨーロッパや東アジアの家畜牛において最も common な遺伝子として出現するか、または集団中で固定している。これらの牛はいわゆる primigenicus 型と呼ばれるグループに属している。当然のことながらこ

のグループの家畜牛には、ゼブ牛にみられるような肩峰は存在しない。この型の牛は本研究において北方型と呼ばれる。そしてこの型の家畜牛は元来 Hbb^A について monomorphic であったとみなされる。北方型家畜牛に発見される Hbb^B 遺伝子はゼブ牛由来と解釈されるであろう。ある集団におけるゼブ牛由来で説明される Hbb^A 遺伝子の量、すなわち、ゼブ牛由来の Hbb^B 遺伝子の流入とともに入ってきた Hbb^A 遺伝子の推定量よりも過剰の Hbb^A 遺伝子は北方型家畜牛由来であると推定される。

第3に、「Ⅲ章」および「Ⅳ章」で示されたように Hbb^X はバリ牛に common な遺伝子である。Table 15 に示したようにバリ島産バリ牛における Hbb 型遺伝子頻度は、127 個体において、 Hbb^X : 79.1% , Hbb^A : 9.4% , Hbb^B : 11.4% である。バリ牛に存在する Hbb^A と Hbb^B がバンテング由来である可能性も充分示唆された（「Ⅳ章」）が、ゼブ牛に由来している部分も否定できる。本分析においては、「純粋なバリ

牛」は元来 Hbb^X で固定していたと仮定した。
従って、ある集団におけるバリ牛由来の遺伝子の量は過少評価され、相対的にゼブ牛由来と推定される遺伝子の量は過大評価されているかもしれない。

3種の典型的な家畜牛、すなわちゼブ牛、バリ牛および北方型 (primigenius 型) 家畜牛の種々の程度の雑種化によって、東および東南アジア諸地域の家畜牛が成立してきたとの仮定に立つと、これらの3種の型の牛からの遺伝子流入の大きさが推定できる。ある集団における Hbb^A , Hbb^B , Hbb^X の各遺伝子の頻度を Q_A , Q_B および Q_X とし、ゼブ牛、バリ牛および北方型家畜牛からの遺伝子流入の割合をそれぞれ P_{Ind} , P_{Bal} および P_{Nor} とすると、その集団における Q_A , Q_B および Q_X に基づく、 P_{Ind} , P_{Bal} および P_{Nor} は次のように推定される。

$$\begin{cases} Q_A = P_{Nor} + 0.61 \cdot P_{Ind} \\ Q_B = 0.39 \cdot P_{Ind} \\ Q_X = P_{Bal} \end{cases}$$

P について解くと,

$$\begin{cases} P_{Ind} = Q_B / 0.39 \\ P_{Nor} = Q_A - 0.61 \cdot P_{Ind} \quad (\text{または} = Q_A - 0.61 \cdot Q_B / 0.39) \\ P_{Bal} = Q_X \end{cases}$$

となる。

b) 分析結果

調査された家畜牛集団における Hbb 型遺伝子頻度は Table 15 に、それらの地理的分布は Fig. 16 に示した。27 集団のうち次の 5 集団については Fig. 16 に示されている。

(1) Holstein 種は日本産の集団であるが、これは明らかにヨーロッパ原産である。(10) 台湾雑種牛はゼブ牛によって明らかに雑種化されたことが判明している集団である。このことは (9) 台湾黄牛に比較して Hbb^B 遺伝子が高く、Hbb^X 遺伝子が低く出現していることから確認される。(19) Local Indian Dairy (マレーシア産) と (26) Filial Ongole (ジャワ産) は

インドから移入されたゼブ牛の子孫と信じられていて、他の家畜牛の影響は少ないと考えられる。これらのゼブ系牛の Hbb 型遺伝子頻度は Fig. 16 に示されているインド-パキスタン産ゼブ牛品種のそれと類似している。(27) Grati 種はヨーロッパ品種に累進交雑されて作られた品種である (Mason, 1969)。この品種は従って Hbb^A にほぼ固定しているが、Hbb^B と Hbb^X も残存している。

Fig. 16 にみられるように、東および東南アジア産家畜牛の大部分は3種の Hbb 型遺伝子による高度の多型現象を呈している。Hbb^X 遺伝子の頻度は (25) バリ牛を最高として、除々に遠くの集団に存在するにともなって減少する。これは Hbb^X がバリ牛からの gene-flow によって拡散したとの推定を支持する結果である。Hbb^X の分布は広く、韓国の在来牛でも稀に発見される程である。Hbb^B の頻度は日本の在来牛である見島牛に存在せず、韓国本土の在来牛2集団において比較的低い。済州島在来牛 (8) に

おける Hbb^B の頻度は比較的高い。この理由として、済州島在来牛は隔離された島嶼型集団であるため、random genetic drift によって偶然高い頻度になったと考えられる。Namikawa (1972) は、韓国本土在来牛2集団および済州島在来牛その他のアジア産家畜牛集団を加えて比較し、多数の遺伝的形質を全体としてみると韓国のこれらの種の在来牛集団が相互に高い類似性を有していると認めている。東南アジア在来牛における Hbb^B の頻度は地理的に一定の勾配を示さる。たとえば、インドよりも遠くに位置する台湾やフィリッピンの在来牛において Hbb^B の頻度が高く、タイやマレーシアの在来牛においてむしろ低い傾向が認められる。これはゼブ牛が地理的条件によって移動したのではなく、直接これらの地域に導入されたことを示唆している。

P_{Ind} , P_{Bal} および P_{Nor} の各集団における推定値は Table 15 に示されており、地理的分布は Fig. 17 に図示されている。 P_{Ind} が過大に推定

されたことによつて、 P_{Nor} が負の値をとつた例は27集団の中での3集団にすぎなかつた。この3集団のうちの一つはバリ牛であつたが、バリ牛に存在する Hbb^B と Hbb^A の相対頻度については「IV章」の「3項」ですでに論議されてあり、ここで得られた結果に新しい意味はな

い。

3. 東および東南アジア産家畜牛地域集団に対する北方系牛，ゼブ牛およびバリ牛の遺伝的寄与

東および東南アジア諸地域の家畜牛が北方系牛（北方型家畜牛，いわゆる *primigenius* 型の家畜牛），イント産ゼブ牛およびバリ牛の種々の程度の混合により成立したとみなされた。この推定は，「Ⅱ章」の研究において明らかにされたように，Hbb型における3種のβ鎖グロビン蛋白質の一次構造レベルでの分化が大きく，牛の家畜化の初期にすでに存在していたが，あるいは野生種において分化していた変異と推察されること，および北方系牛がHbb-Aによって，ゼブ牛がHbb-AとHbb-Bにより多型によって，そしてバリ牛がHbb-Xによって特徴づけられることに基づいている。

望月（1927^a；1927^b）および山根と加藤（1936）は，東方アジアの家畜牛はヨーロッパ系牛（北方系牛）とゼブ牛の混血に由来し，

ゼブ牛の影響は韓国の在来牛で小さく、台湾黄牛で大きい、と結論している。また Phillips (1961) は世界の家畜牛を3種の主要な型に分類し、その分布を示している。それによると、東南アジアの家畜牛はゼブ牛に、韓国、日本のはヨーロッパ型に、中国大陸南部のはこれらの中間型に属している。しかし、本研究結果は、東南アジアの系統成変がもっと複雑であることを示している。

日本や韓国の家畜牛における Hbb 型遺伝子座における多型現象はゼブ牛由来の Hbb^B が大陸南部の黄牛などによって運ばれてきたことにより生じたと考えられるし、また極めて低頻度の Hbb^X は無視してさしつかえないであろう (Fig. 16)。しかし、東南アジアの在来牛のほとんど全部において、ゼブ牛、バリ牛および北方系牛による遺伝的寄与率 (それぞれ P_{Ind} , P_{Bal} および P_{Nor} とした) は無視できない大きさで地理的広がりそれぞれ示している (Fig. 17)。調査の対象となった各家畜牛

集団における P の値は Table 15 に、その地理的分布は Fig. 17 に示されている。

済州島在来牛を除く韓国在来牛や日本の家畜牛における P_{Bal} は 0.015 以下であるので、これらの牛に対するバリ牛の影響はほとんどないと結論される。またこれらの家畜牛における P_{Nor} は 0.748 ~ 1.00 の範囲にあるので、その主要な起源は北方系牛、すなわち原牛に近い牛にあると考えられる。済州島在来牛については P_{Nor} : 0.350, P_{Ind} : 0.633, P_{Bal} : 0.017 と推定され、 P_{Ind} が他のこの地域の家畜牛のそれらと比較すると顕著に大きい。この島嶼集団を多くの形質を用いて他集団と比較すると、これが明らかに韓国本土の在来牛集団に近いことが示されている (Namikawa, 1972)。

従って、韓国や日本の在来牛はすべて北方系牛に属する牛を主要な祖先として有していると結論される。この結論は Senn (1972) の韓国在来牛における染色体分析の結果 (Y染色体がサブメタセントロリック型であること),

と一致している。

一方、東南アジア諸地域において P の値はさまざまであった。Fig. 17 にみられるように、 P_{Bal} の値はバリ牛の分布地ヤインドネシア在来牛から遠くにするにしたがって小さくなり、明確な勾配が認められる。 P_{Bal} は $0.05 \sim 0.250$ の範囲で東南アジア全域で推定される。芝田 (1969) が台湾黄牛、フィリッピン黄牛を初めとし、東南アジアに広く分布する在来牛の総称として「黄牛」という言葉を用いている。東南アジアに特有の黄牛といわれる在来牛グループは本研究によれば $5 \sim 25\%$ 位の遺伝子がバリ牛由来である。この事実は、黄牛が世界の他の地域の家畜牛から基本的に区別される特徴として、注目すべきことであろう。特に、マダラ牛などインドネシアの地方品種や地域在来牛集団の P_{Bal} , P_{Ind} および P_{Nor} は常に 0.130 以上の値をとり (Table 15), これらの家畜牛に対してゼブ牛、水牛系牛およびバリ牛がいずれも有意に遺伝的寄与をしたこ

とは明白である。

Fig. 17 にみられるように、台湾とフィリピン在来牛は大きな P_{Ind} と小さな P_{Nor} の値で特徴づけられ、 P_{Bal} の値はタイ国やマレーシアの在来牛のそれらと同じレベルにある。一方、タイ国、マレーシア、スマトラおよびジャワの在来牛や地方品種は予想外に大きな P_{Nor} 値を有していることで台湾やフィリピンの在来牛から区別される。タイ国からジャワに到る地域で推定される予想外に大きな P_{Nor} は、マレー半島をルートとしてしばしば人類が南下し、 Hbb^A 遺伝子を持つ家畜牛がそれにとどまり、ジャワに達していることを示しているかもしれない。東南アジア大陸部での牛の家畜化の開始は予想外に古いことが示唆されている。Higham と Leach (1971) は東北タイの Non Nok Tha の遺跡から出土した牛が家畜牛とされている。この遺跡は C^{14} 測定によって、紀元前 3500 年、おそらく 5000 年にかかのぼると推定され、米作および青銅彫刻の証拠も同時に

発見されている。従って、ゼブ牛が東南アジアに移入する以前にすでに家畜化された牛が分布していた可能性から残されている。

バリ牛の遺伝子が東南アジアの在某些中に広く浸透していることは明らかである。バリ牛の野生種はバンテングと考えられる(「四章」), それは東南アジアに分布している(Payne と Rollinson, 1973)。この事実は、生殖的隔離がある程度生じている二つのグループ間、時には別種とされるグループ間でも、家畜化下の条件において遺伝的交流が再発生することを示している。このような家畜化にともなう現象は、家畜の系統学的研究が、時としては別種とされるような野生種(亜種)を含めて成されるべきであることと意味している。高度に家畜化されたマウスにおける亜種も含めた起源研究(森脇と米川, 1982)などは家畜化された動物の系統を追求する研究にとってひとつのモデル的存在であろう。

4. 世界の家畜牛における Hbb 型支配遺伝子の分布とそれらの系統に関する考察

前述したように、ヘモグロビン型変異は電気泳動法によって最も広汎に調査された遺伝的形質である。世界的規模で家畜牛の品種内や地域集団間で遺伝的分化を論ずることができると信頼できる標識遺伝子は現在の段階ではヘモグロビン型のみであろう。Fig. 18 は並河 (1980) によってまとめられたヘモグロビン型遺伝子の分布である。この図の作製にあたっては、主として Mason (1969) を参考にし、近代品種についてはこれらの原産地に示し、またこれらの品種によって高度に粗種化されたことが明らかになる集団は除外した。稀な遺伝子 (1% 以下) や低頻度でかつその分布がひとつの集団に限定して出現する遺伝子は最も common な遺伝子にブールした。同一の地域集団や品種で複数の報告がある場合はこれらの遺伝子頻度の平均値を用いた。Fig. 18 に

分布が示されている Hbb^A , Hbb^B , Hbb^X および Hbb^C は「五章」で論議された β^A , β^B , $\beta^{X \text{ Bali}}$ および $\beta^{C \text{ Rhodesia}}$ に対応する遺伝子である。 Hbb^D は「五章」で述べられている $\beta^{D \text{ Zambia}}$ とは異なる遺伝子に対応している。また図中における家畜牛の3型、すなわちヨーロッパ系牛、ゼブ牛およびその中間型の地理的分布は Phillips (1961) によるもので旧大陸部分について改写したものである。

Hbb^A はヨーロッパ、アジアおよびアフリカの家畜牛に広く分布し、ほとんどの地域で最も common な遺伝子として出現する。 Hbb^B はインドのゼブ牛およびそれが移動したものと考えられているアフリカのゼブ牛に高頻度で出現している。しかし Hbb^B は50%の頻度を超える場合がほとんどない。 Hbb^C はアフリカ南部の家畜牛に比較的広く分布し、 Hbb^D はアフリカの瘤のない牛の分布域に局在している。一方、 Hbb^X は東南アジアに広く分布している。

ヨーロッパ系牛のうち北欧産の集団で Hbb^A

はほぼ固定している。これらの牛の多くは、かつて類原牛種と称せられ、原牛直系の品種と考えられていた(芝田, 1969)。中部および南部ヨーロッパの品種には Hbb^A に加えて Hbb^B もある程度の頻度で存在する。アルプス地方の家畜牛はブラッキケロス型とされ、アーリアン族の西漸にともなってヨーロッパに入ったアジア型の家畜牛のグループに分類されてきた(芝田, 1969; Keller, 1919)。ジャージー種やガンジージ種もこのグループに分類されてきたが、 Hbb^B の頻度は極端に高い (Fig. 18 (61) と (60))。しかし、これはこれらの家畜牛が島嶼集団であり、遺伝子頻度の機会的変動によって偶然このような頻度に達したものと考えられ、セブ牛の遺伝的影響を直接反映しているとは考え難い。単一の遺伝子座に基づく研究ではこの種の欠点、特に島嶼集団や高度に品種化された集団を比較する場合に生ずる。スイスの水辺栈上生活時代はおよそ紀元前5000年といわれ、そこから出土する泥炭

牛（ブラウッキケロス型の家畜牛）はアジアに由来する家畜牛であるとの説は有力であり（芝田, 1969; Zeuner, 1963; 加茂, 1973), 同時代の後期になつてから, もっと大型の原牛型の遺骨が発見されること（Keller, 1919）はこの説を支持するものである。ヨーロッパや西アジアの遺跡より出土する古代の牛は, 時代によつて, 大きさや型が急激に変化する事が知られている（Keller, 1919; Jewell, 1962; Reed, 1961-1962）。さらに Howard（1961-1962）は新石器時代にブラウッキケロス型家畜牛と原牛との間で交雑があつたことを示唆している。従つて, 現在のアルプス地方に分布する 10% 前後の Hb^B の出現はアジアの家畜牛に由来していると推定される。

アフリカの家畜牛には形態的にさまざまのタイプのものが存在する。古代において北東部および北西部の一部へは瘤のない長角の牛とブラウッキケロス型の家畜牛が移動し, 北東部より東部へ, さらにさらに南部へは neck-

humped zebu と後の chest-humped zebu (インド由来のゼブ牛) が入って、たとえさる (Epstein, 1956)。そして現在のアフリカではこれらの肉の交雑型 (Sanga タイプ) を含めて飼養されている。Fig. 18 にみられるように、アフリカの瘤の付いた牛の分布域では一般に Hbb^A の頻度は高い。一方、インド型ゼブ牛の分布域である東部および中部では Hbb^B の頻度は高く、インドのゼブ牛と比較しても差はほとんど認められない。アフリカの chest-humped zebu は紀元後7世紀以前には分布しておらず、7世紀にアラブ人やインド人による交易が活発に行われるようになって以後入っていった (Epstein, 1956)。アフリカの南部に分布する neck-humped zebu はそれ以前に分布した在来牛であり、その代表的なものはアフリカ南端地方に分布するアフリカンダー種 (Africander 種) である。この型の牛の起源については Epstein (1956) に詳細に分析されている。 Hbb^B の頻度は、Fig. 18 にみられるように、

アフリカ南部において比較的 low, インド起源のゼブ牛に比較すると明らかに差が認められる。またこの地域には Hbb^C が広く分布している点の特徴である。 Hbb^C は neck-humped zebu 型の家畜牛において Hbb^A より生じた変異型遺伝子であることが推測される。事実, 「四章」の Fig. 15 で示されたように, Schroeder (1972) の報告した β^C Rhodesia (ローデシアの $Hbb-C$) は β^A ($Hbb-A$) より1個のアミノ酸残基置換で生じた変異である。従って, Osterhoff (1975) が述べているように, Hbb^C はアフリカの古型の家畜牛に特有な遺伝子と考えられ, この地域の系統史研究上重要な標識遺伝子として位置づけられよう。

インドのゼブ牛は Hbb^A と Hbb^B の両者を高度の多型状態で有している。そして, 品種を超えてこの多型が維持されていることは, これらの品種が充分な個体数よりなっていることによるか, あるいはこれらの品種が高度に相互の間で隔離されていることによるかと考え

られた。いづれにしてもゼブ牛における Hbb^A と Hbb^B の多型現象がゼブ牛成立の初期にすでに存在していたことを示唆している。豊かな肩峰と大きな胸垂を有し、現在のゼブ牛と区別できない型の家畜牛はモヘンジョダロの遺跡より出土した印章にも現われている。加茂(1973)によれば、瘤牛の起源は紀元前4000年にまで遡ることができるとしている。Fig. 18における Hbb^B の分布もまたこの遺伝子がゼブ牛に由来していることを示している。従って、 Hbb^B 遺伝子の頻度がゼブ牛の遺伝的影響の大きさを示すと一般に考えることができよう。「五章」で論議されたように、 Hbb^A と Hbb^B に対応するグロビン蛋白質の分子レベルでの分化は大きく、これらの変異がいかにしてゼブ牛集団に共存するに至ったかは依然として興味ある問題として残されている。ゼブ牛は一般的形態、染色体および分布域においてヨーロッパ系牛から明確に区別されるグループである。しかしその成立過程については充分に明らかにされ

ていえる。ゼブ牛の起源に関する雑種起源説 (Manwell と Baker, 1976) の可能性は充分残されていると考えられる。ゼブ牛の起源を明らかにするには近縁種も含めた研究が必要であろう。この意味で、「五章」のバリ牛型 Hbb 型変異 (β^X Bali) の分析結果は、東南アジア産家畜牛のみならず、ゼブ牛の系統史、あるいは家畜化の過程を明らかにする上でも重要な情報を提供している。

東アジアおよび東南アジアの家畜牛における Hbb 型変異の分布については前項で論議したので、ここでは詳しく触れない。この地域に出現する Hbb^X は他のアジア地域、ヨーロッパおよびアフリカには存在せず、特有な遺伝子であることは Fig. 18 においても明らかである。また Hbb^A , Hbb^B および Hbb^X の3種の遺伝子による高度の多型現象はこの地域以外にはない。家畜牛の高度の品種化が乏しく、別種とされるバリ牛まで含めた集団間でも遺伝的交流が存在することはこの地域の特徴である。

5. 要約

東および東南アジア諸地域の家畜牛に、 Hbb^A , Hbb^B および Hbb^X の3種のヘモグロビン β -鎖変異配遺伝子が存在した。これらの対立遺伝子は広く多型現象を示していた。 Hbb^A , Hbb^B および Hbb^X に対応するグロビン蛋白質の一次構造レベルでの名称は、「五章」で示されているように、 β^A , β^B および β^X Bali である。そして、 β^A と β^B 分子の分化が β^A と β^X Bali のそれよりもむしろ大きかった。この事実とこれら3種の対立遺伝子の分布から、 Hbb^A は北方系牛（いわゆる原牛型の牛）に由来し、 Hbb^B と Hbb^A の高度の多型はゼブ牛の特徴であり、さらに Hbb^X はバリ牛（またはバンテング）に由来していると考えられた。この結論を基礎として、東および東南アジアの家畜牛が上記3種の典型牛種の種々の程度の混合によって成立してきたと仮定した。そして、各々の家畜牛集団に打ちよる北方系牛、ゼブ牛およびバリ牛の遺伝

的寄与の大きさ（それぞれ P_{Nor} , P_{Ind} および P_{Bal} ）を推定した。その結果、 P_{Bal} はバリ牛を
 除くインドネシア産在来牛の地域集団や地方
 品種において $0.130 \sim 0.231$, タイおよびマレ
 シア産在来牛集団で $0.057 \sim 0.115$, さらに
 台湾およびフィリピン産在来牛で $0.106 \sim 0.250$
 であった。一方、日本や韓国の家畜牛では P_{Bal}
 は 0.017 以下でほとんど無視できる値であ
 った。従って、バリ牛は東南アジアの在来牛に
 広く遺伝的影響を与えたと結論される。 P_{Nor} は、
 タイ、マレーシア、スマトラおよびジャワに
 到る地域の在来牛集団において、大体 $0.236 \sim$
 0.604 の範囲にある。この事実は北方系牛の影
 響がこのルート上において予想外に大きかっ
 たことを示し、マレー半島をルートとして、
 ゼブ牛やバリ牛とは異なる家畜牛が南下した
 ことの結果と考えられた。一方、日本や韓国
 の家畜牛集団における P_{Nor} は、済州島在来牛
 を例外として、 0.748 以上であることが示さ
 れた。台湾およびフィリピン産在来牛の P_{Ind}

は $0.641 \sim 0.864$ の範囲にあり、ゼブ牛品種による影響が他の東南アジア地域に比較して大きいと推定された。

以上のことより、韓国や日本の在来牛の主要な起源は北方系の家畜牛、すなわち原牛に近い牛にあったと結論されよう。一方、東南アジアに広く分布する在来牛は種々の程度で明らかに北方系牛やゼブ牛による遺伝的影響を受けている。しかし、これらの在来牛の遺伝子構成におけるもっと大きな特徴は、一般の家畜牛と別種といわれているバリ牛に由来する遺伝子を無視できる程度に広く有していることにある。東南アジアの在来牛の多くは黄牛と呼ばれるが、この型の在来牛の成立にバリ牛が関与したことは明らかである。

旧世界における Hbb 型支配遺伝子の分布を多数の研究報告に基づいてまとめ、インドおよびアフリカのインド型ゼブ牛の分布域と Hbb^B 遺伝子の頻度分布との間には高い一致性が認められた。 Hbb^C は Hbb^A の頻度が比較的高

い地域、すなわちアフリカ南部の古い型の在来牛に、低頻度であるが広く分布している。これは Hbb^C が Hbb^A から生じた変異型遺伝子であるとの分子進化のレベルでの示唆と一致している。ヨーロッパから東アジア、さらにアフリカのほとんどの家畜牛の分布域では Hbb^A 以外の遺伝子の頻度は低い。 Hbb 型支配遺伝子の旧大陸における分布図からみても、 Hbb^X が東南アジア、特にバリ島を中心とする地域に特有の遺伝子であることは明らかであった。

Table 15 .

Allelic frequencies at hemoglobin- β locus(Hbb) in the cattle of eastern Asia and estimated proportion of genes derived from three distinct types of cattle, i.e., Indian zebu, Bali cattle and Northern-type cattle

Breed or Population	(N)	Hbb allele			Proportion of genes originated from		
		Hbb ^A	Hbb ^B	Hbb ^X	Northern-type (P _{Nor})	Indian zebu (P _{Ind})	Bali cattle (P _{Bal})
European							
(1) Holstein ^{a)}	(190)	1.	0.	0.	1.	0.	0.
Japanese							
(2) Mishima ^{b)}	(37)	1.	0.	0.	1.	0.	0.
(3) Japanese Black ^{a)}	(250)	0.990	0.010	0.	0.974	0.026	0.
(4) Tokara ^{a)}	(25)	0.940	0.060	0.	0.846	0.154	0.
(5) Japanese Brown ^{c)}	(178)	0.910	0.087	0.003	0.774	0.223	0.003
Korean native							
(6) Pusan ^{c)}	(97)	0.912*	0.072	0.015	0.799	0.185	0.015
(7) Seoul ^{d)}	(162)	0.898	0.096	0.006	0.748	0.246	0.006
(8) Cheju Island ^{d)}	(89)	0.736	0.247	0.017	0.350	0.633	0.017
Taiwan							
(9) Taiwan Yellow ^{c)}	(132)	0.557	0.337	0.106	0.030	0.864	0.106
(10) Taiwan mixed ^{b)}	(132)	0.568	0.371	0.060	-0.012	0.951	0.060
Philippine native ^{e)}							
(11) Luzon	(94)	0.548	0.282	0.170	0.107	0.723	0.170
(12) Cebu	(31)	0.597	0.258	0.145	0.193	0.662	0.145
(13) Palawan and Mindoro Is.	(22)	0.500	0.250	0.250	0.109	0.641	0.250
Thai native ^{f)}							
(14) Northeast district	(34)	0.721	0.191	0.088	0.422	0.490	0.088
(15) North district	(28)	0.625	0.321	0.054	0.123	0.823	0.054
(16) South district	(52)	0.750	0.135	0.115	0.539	0.346	0.115
West Malaysian ^{g)}							
(17) Kedah-Kelantan, west area	(45)	0.778	0.111	0.111	0.604	0.285	0.111
(18) Kedah-Kelantan, east area	(44)	0.727	0.216	0.057	0.389	0.554	0.057
(19) Local Indian Dairy	(15)	0.533	0.467	0.	-0.197	1.197	0.
Indonesian							
(20) Aceh, Sumatra ^{b)}	(27)	0.685	0.185	0.130	0.396	0.474	0.130
(21) Padang, Sumatra ^{b)}	(18)	0.583	0.222	0.194	0.236	0.569	0.194
(22) Jawa local ^{b, h)}	(75)	0.640	0.187	0.173	0.348	0.479	0.173
(23) Madura, the island ^{b, h)}	(90)	0.656	0.128	0.217	0.456	0.328	0.217
(24) Bali-like, East Jawa ^{h)}	(13)	0.615	0.154	0.231	0.374	0.395	0.231
(25) Bali, the island ^{b, h)}	(127)	0.094	0.114	0.791	-0.084	0.292	0.791
(26) Filial Ongole ^{b, h)}	(81)	0.623	0.340	0.037	0.091	0.872	0.037
(27) Grati, East Jawa ^{h)}	(61)	0.918	0.074	0.008	0.802	0.190	0.008

*: A single rare variant was pooled. a): NAMIKAWA(1972), b): Present data, c): ABE et al.(1968), d): NAMIKAWA and ABE(1970), e): NAMIKAWA et al.(1978), f): NAMIKAWA and AMANO(1974), g): NAMIKAWA et al.(1976), and h): NAMIKAWA and WIDODO(1978).

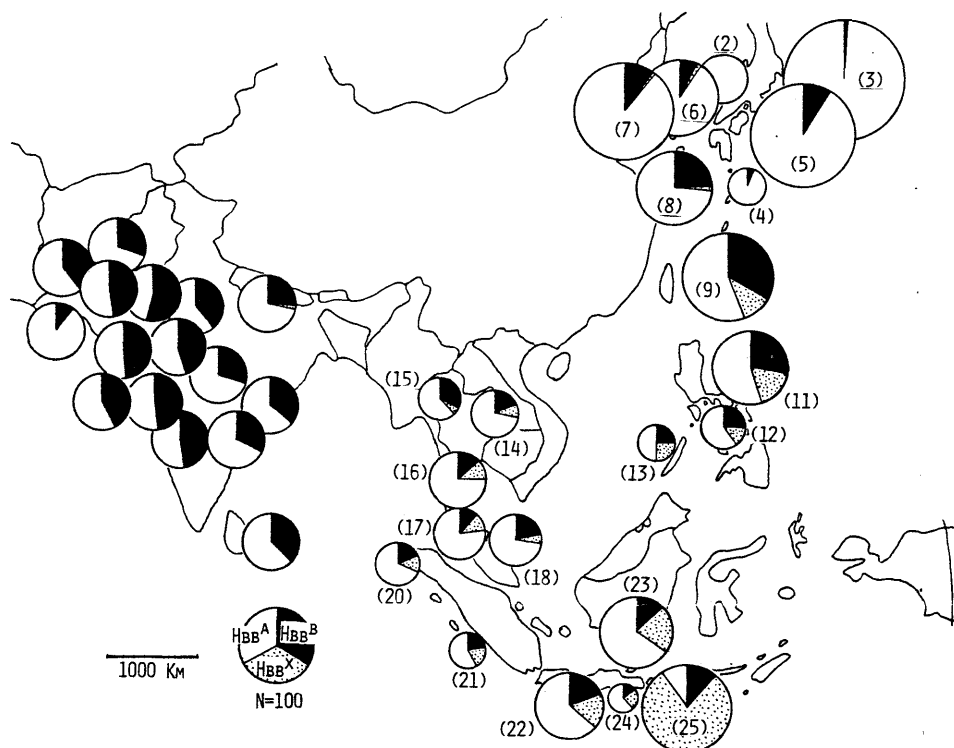


Fig. 16 . Distribution of hemoglobin- β (Hbb) alleles in the cattle of eastern Asia. Data on Indo-Pakistanese and Ceylonese breeds of cattle were cited and compiled from Hesselholt et al.(1965), Sen et al.(1966), Mangalraj et al.(1968), Buvanendran and Nugara(1968), Naik et al.(1969), Fayed et al.(1970), Khanna et al. (1970), Dwaraknath and Joshi(1971), and Singh and Khanna(1973). Respective sample sizes were large enough so that distributions are indicated in circles of equal size.

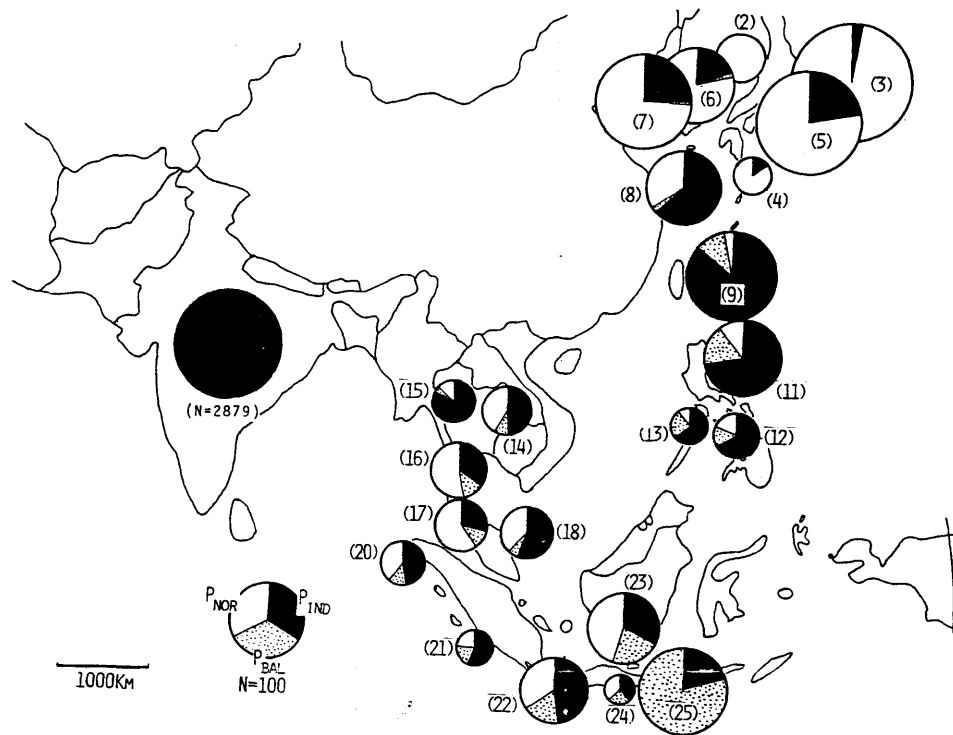


Fig. 17 . Estimated amounts of gene flow to the cattle populations of Southeast Asia, based on the hypothesis that three way hybridization had occurred for establishing the present-day cattle populations in this area (for detailed explanation see the text and Table 15).

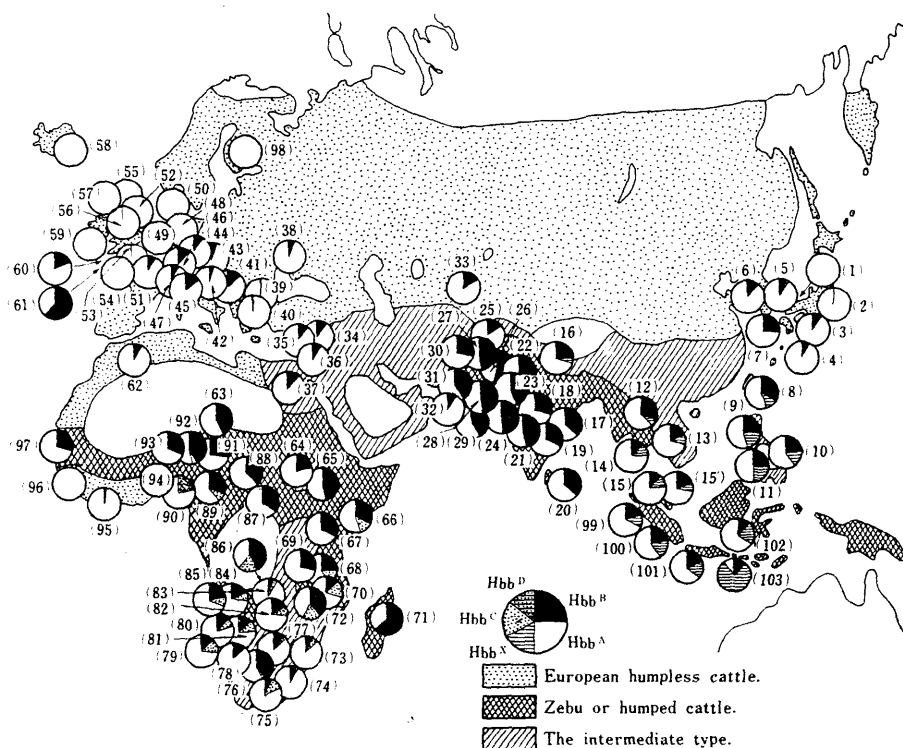


Fig. 18 . Geographical distribution of the alleles controlling hemoglobin β -chains in the domestic cattle of the Old world. The map is drawn based on the Phillips' (1961) which describes the world distribution of three major types of cattle, *i.e.*, European humpless cattle, zebu (or humped cattle) and the intermediate type (from the compilation by Namikawa, 1980).

(Number in the figure) Name of population or breed, Number of animals analysed

- (1) Mishima, 37 (2) Japanese Black, 250 (3) Japanese Brown (Kochi), 178 (4) Tokara, 25 (5) Korean native (Pusan), 97 (6) Korean native (Seoul), 162 (7) Cheju Island native, 89 (8) Taiwan Yellow, 132 (9) Philippine native (Luzon), 94 (10) Philippine native (Cebu), 31 (11) Philippine native (Palawan and Mindoro), 22 (12) Thai native (north area), 28 (13) Thai native (northeast area), 34 (14) Thai native (south area), 52 (15) Kedah-Kelantan (Malaysia, west), 45 (15') Kedah-Kelantan (Malaysia, east), 44 (16) Kumauni, 170 and 233 (17) Ongole, 64 (18) Desi, 100 (19) Kangayam, 22 (20) Sinhala, 58 (21) Khillari, 328 (22) Rath, 278 (23) Malvi, 302 (24) Danji, 233 (25) Afgan, 55 (26) Nagori, 50 (27) Hariana, 102 and 371 (28) Gir, 404 (29) Kankrej, 343 (30) Sahiwal, 75 and 85 (31) Red Sindhi, 45 (32) Tharparkar, 173 and 98 (33) Zebu type, 99 (34) Damascus, 116 (35) Cyprus, 133 (36) Oksh, 23 (37) Egyptian, 114 (38) Ukrainian Whiteheaded, 21 (39) Grey Iskur, 275 (40) Rhodope Shorthorn, 80 (41) Grey Steppe, 150 (42) Istrian, 244 (43) Hungarian Grey, 683^a (44) Bohemian Red Spotted, 50 (45) Aosta Red Pied, 421 (46) Swiss Brown, 231 and 137 (47) Brown Alpine, 1956 (48) German Black Pied, 2634 (49) Friesian, 35 (50) Red Danish, 1132 (51) Charolais, 500 (52) Shorthorn, 33 and 50 (53) Montbéliarde, 107 (54) Normande, 29 (55) Aberdeen Angus, 172 and 100 (56) Hereford, 179, 100 and 28 (57) Ayrshire, 42 and 38 (58) Icelandic, 971 (59) Kerry, 25 (60) Guernsey, 73, 34 and 33 (61) Jersey, 182 and 467 (62) Algerian Hill, 80 (63) Zebu Arabe, 173 (64) Nganda, 33 (65) Sudan zebu, 52 (66) East African zebu, 101 (67) Shorthorned zebu (Uganda), 76 (68) North Malawi zebu, 57 (69) Ankole, 70 (70) Malawi zebu (Central), 55 (71) Malagasy zebu, 199 (72) Angoni, 62 (73) Nguni, 300 (74) Lesotho-Nguni, 100 (75) Africander, 1428 (76) Tuli, 199 (77) Mashona, 124 (78) Caprivi-Sanga, 97 (79) Sango, 248 (80) Angola-Cunene, 140 (81) Ovomvo, 200 (82) Barotse, 21 (83) Nkone, 156 (84) Angola-Quilenques, 90 (85) Angola-Malanje, 134 (86) Tonga, 18 (87) Zebu-Soudan, 67 (88) Zebu Bororo, 242 (89) Adamawa Gudari, 55 (90) Muturu, 107 (91) White Fulani, 49 and 90 (92) Red Bororo, 24 (93) Azaouak, 172 (94) N'Dama, 50 and 63 (95) N'Dama, 20 (96) N'Dama, 51 (97) Zebu Gobra, 35 (98) Finnish, 40 (99) Aceh (Sumatra), 27 (100) Padang (Sumatra), 18 (101) Jawa local 52 and 25 (102) Madura, 46 and 44 (103) Bali, 62 and 65.

Ⅵ 東および東南アジア産家畜牛地域集団間における遺伝的分化と系統関係

1. 従来の系統学的研究と本研究の目的

現在飼養されている種々の家畜牛集団間における遺伝的分化を測定し、遺伝的関係を明らかにすることは家畜牛の系統関係を追求する上で最も重要な方法のひとつであろう。このような研究は同時に家畜牛における遺伝的変異性を広く把握する結果をも導くであろう。

東および東南アジアにおける家畜牛飼養の歴史は長い。HighamとLeach(1971)は東北タイの有史前の遺跡であるNon Nok Thaで、予想外に早い米作、青銅鑄造および牛飼養の証拠を報告している。C¹⁴測定法によればこの遺跡は少なくとも紀元前3500年、おそらくは紀元前5000年にまでさかのぼる程古いものであった。このような古い牛の家畜化は西アジアや

ヨーロッパでの牛の家畜化の開始時期に充分匹敵するものである。

Phillips (1961) は世界の家畜牛を3種の典型, すなわちヨーロッパ系牛 (*humpless cattle*, *Bos taurus taurus*), ゼブ牛 (*humped cattle*, *Bos taurus indicus*) およびこれらの中間型に分類し, これらの世界における地理的分布を示している。その図によれば, 中国大陸南部の家畜牛は中間型, その北部, 韓国および日本の家畜牛はヨーロッパ系牛, そして東南アジアの家畜牛はゼブ牛に属する。またいくつかの形態学的研究によれば, 東および東南アジアの家畜牛のあるものはヨーロッパ系品種あるいは原牛に類似し, またあるものは明らかにゼブ牛の特徴をいくつか持っていた (望月, 1927^a; 1927^b; 山根と加藤, 1936)。このように東および東南アジアの在来牛はヨーロッパ系牛とゼブ牛の間の種々の程度の混合より成立してまたと一般に考えられてきた (芝田, 1969)。しかし, 近年 Namikawa と Widodo (1978)

および Namikawa (1981) は東南アジア産家畜牛
におけるヘモグロビン型多型の分布から、ゼ
ブ牛や北方系牛（ヨーロッパ系牛）のみでな
く、インドネシアのバリ牛がこの地域におい
て第3の遺伝子給源としての役割を占めている
ことを示唆した。

以上のように、東および東南アジアの家畜
牛は長い歴史と複雑な起源を有していると考
えられる。従って、この地域の家畜牛集団間
の遺伝的分化は、ヨーロッパ産牛品種間のよ
うに比較して、より広いことが期待される。

Kiddら (1980) はヨーロッパ産の15品種にお
ける遺伝的関係を分析しているが、これらは
すべて北方系牛に属するものである。また、

Singh と Bhat (1981) はインドのゼブ牛品種
間で遺伝的関係を分析している。しかし、こ

れまで Phillips (1961) による3典型牛種を含
む多数の牛種間で遺伝的関係が分析された例
は少ない。本章の研究においては、いくつか

のヨーロッパ系品種やゼブ系品種も加えた東

および東南アジア産家畜牛相互間における遺伝的関係が分析される。遺伝的データは蛋白および血液型における変異から得られたが、これらの形質は集団間での比較・同定が容易である。すなわち、これらの形質は不連続形質であるので、遺伝子頻度として数値化でき、集団間での差異もまた容易に推定することができる。さらにこれらの形質は形態学的形質に比較して、淘汰の対象となったり、選抜されたりすることが少ないと考えられ、系統分化を明らかにする上で信頼度も比較的高いと考えられる。

2. 東および東南アジア産家畜牛集団間における遺伝的分化の測定

a) 用いた遺伝学的データ

分析の対象となつた家畜牛地域集団、地方品種および近代品種は27集団であり、これらの分析試料採取地および分析個体数はTable 16およびFig. 19に示されている。また27家畜牛集団から得られた遺伝的データはTable 17にまとめられている。これらの基礎データは大部分既報の研究報告より引用し、27集団に共通して調査されている蛋白型支配遺伝子座および血液型因子のみについてまとめたものである。Alb型についてはAlb-B変異の分析が充分に成されておらず、「IV章」で示されているAlb-Cが本章ではAlb-Bとして処理されている。分析対象となつた27集団の概要は次のとおりである。

(1) ホルスタイン種は日本産のものであり、

蛋白変異型座位については Namikawa (1972) から、血液型については日本ホルスタイン登録協会(1966)からデータを引用した。ホルスタイン種がヨーロッパ産の近代品種のひとつであることはよく知られている。(2) Grati 種はインドネシア在来牛をヨーロッパ産乳用品種、特にホルスタイン種に累進交配して作られた乳用品種である (Mason, 1969)。この品種は東ジャワの比較的高地で飼養されている。用いられたデータは Namikawa と Widodo (1978) および Namikawa ら (1980) による。(3) 見島牛は最も純粋に保たれてきた日本の在来牛として一般に信じられている。この牛の飼養地である見島(山口県)において、外国種による雑種化の事実はない。この集団の大きさは、林田と大塚(1967)によれば、1964年において約220頭であった。しかし、現在は約40頭という。この牛に関する大部分のデータは木原ら(1965)、富田(1967)、野澤(1967) および Namikawa (1972) より引用した。(4) ト

カラ在来牛は1971年に調査された(並河, 1972)。トカラ列島には内地から多数の黒毛和種が導入され、これらの牛は現地において記録されていた。従って、本研究で分析された集団はこれらの導入された個体と除くものから成っている。(5)韓国在来牛の済州島産の集団は並河と阿部(1970)によって分析されたものである。(6)黒毛和種のデータは阿部ら(1968)およびNamikawa(1972)より引用した。黒毛和種の成立過程においてヨーロッパ産品種が遺伝的に関与したことは歴史的にも明らかである。(7)褐毛和種(高知産)は阿部ら(1968)よりデータを引用した。(8)韓国在来牛(Pusan)と(9)韓国在来牛(Seoul)はいずれも都市の屠場で試料採取された。データは阿部ら(1968)および並河と阿部(1970)より引用した。当時において、韓国では外国品種による雑種化は一部の地域に限定され、在来牛のみが広く一般に分布していた。従って、屠場で得られた試料は純度の高い在来牛からのものと考え

られた。

(10) 台湾黄牛は台湾の在来牛である。台湾においてはゼブ牛品種による雑種化が広く行われたので、分析試料は外見上なるべくゼブ牛の特徴が少しい個体から採り、これを台湾黄牛集団とした。この集団に関するデータの大部分は阿部ら(1968)から引用した。(11) 台湾雑種牛は台湾で一般に飼養されている牛であり、それらの試料は1970年代に数回にわたって採取されたものをプールした。採取場所は屠場で、採取個体は明らかにゼブ牛の特徴を示すものが多かった。(12), (13)および(14)のフィリッピン在来牛3集団は、Fig. 19 に示されているように、フィリッピンの異なる島において調査された。試料採取はゼブ牛の特徴が外見上少しい地域または集団で行なうように配慮された。データは並河ら(1978)から引用した。(15) Padang在来牛はインドネシアの特別な型の牛ではなく、西スマタラのPadang地域の雑多な集団から比較的ゼブ牛の影響が少

なりと思われ、個体を選んだものである。試料は1978年に採取され、分析された(Namikawaraら, 1980)。(16), (17)および(18)のタイ国在来牛の集団は同国の3地域において調査された集団であり、データは並河と天野(1974)より引用した。(19)および(21)Kedah-Kelantan牛は西マレーシアの典型的在来牛である。これらの2集団はそれぞれ西マレーシアの東部および西部で調査されたが、特に西部集団は外見上において純度の高い在来牛集団であった。データは並河ら(1976)より引用した。(20)Aceh牛は北スマトラで飼養されているインドネシアの地方品種のひとつである。この集団は1978年に調査され、分析された(並河ら, 1980)。(22)マズラ(Madura)牛は体型および毛色において高度に均一化しているインドネシアで最も有名な地方品種であり、この牛はマズラ島で成立して来た(PayneとRollinson, 1976)。この集団の試料は、一部マズラ島で採取されたが、大部分は東ジャワのスラバヤ屠場で集

められた。データは Namikawa ら (1980) より引用した。(23) Jawa local は主として東ジャワで飼養されている一般の牛で、ゼブ牛またはインドネシアの地方品種に分類される1グループである。しかし、この集団の個体は多かれ少なかれゼブ牛の特徴を明らかにしている。データは Namikawa ら (1980) より引用した。(24) Filial Ongole はインドから移入されたオングール (Ongole) 種の子孫とされている (Mason, 1969)。データは Namikawa ら (1980) より引用した。(25) Local Indian Dairy はマレーシアにおいて調査・分析された (並河ら, 1976)。この型の牛はインドの乳用型ゼブ牛品種をマレーシアに移入したことに始まったといわれている。(26) アメリカン・ブラーマン (American Brahman) 種はタイ国で調査された (並河と天野, 1974)。この品種がいくつかのインドのゼブ牛品種から成立した近代的品種であることはよく知られている (Mason, 1969)。(27) バリ (Bali) 牛はインドネシアの

バリ島を中心に飼養されているユニークな家畜牛である。「II章」で述べられているように毛色のパターンにおいて、他の家畜牛から明確に区別でき、またこのパターンは野生バンテングのそれと一致する。「IV章」の結論、Mason(1969)およびPayneとRollinson(1973)は、バリ牛がバンテングの家畜化型であるという点で、一致している。このバリ牛集団の分析試料はすべてバリ島において得られ、分析された(Namikawaら, 1980)。

本研究において、(1)から(9)までの集団は北方系家畜牛集団、(10)から(27)までの集団は南方系家畜牛集団と呼ぶことにする。

b) 遺伝的距離測定法と主成分分析法

調査対象として、27家畜牛集団における3個の蛋白多型遺伝子座と9個の血液型システムに関する基礎データはTable 17にまとめられている。3個の蛋白多型遺伝子座において

は、gene counting 法によつて、対立遺伝子の頻度を集団毎に求めた。FV, J, L, Z および R' の計 5 血液型システムにおける遺伝子頻度は平方根法によつて求めた。残りの 4 血液型システムは多くの Phenogroups を有し、Phenogroup の頻度を推定することは困難であった。従つて、これらのシステムにおいては単に単一の血液型因子を支配する遺伝子の頻度を平方根法によつて求めた。たとえば、A システムにおいては 2 種の血液型因子 (A と Z') が基礎データに採用されているので、2 組の対立遺伝子、すなわち、 $A^{A+} \sim A^{A-}$ および $A^{Z'+} \sim A^{Z'-}$ の頻度を、それぞれ A^{A+} および $A^{Z'+}$ が優性であることを基礎として、平方根法によつて求めた。このように、A, B, C および SU 血液型システムにおいて、それぞれ 2, 11, 2 および 3 個の遺伝子座が存在するとして対立遺伝子の頻度が求められた。これらの結果は Table 17 にまとめられている。

2 集団間の遺伝的距離測定法にはいくつか

の方法が提唱されている。本分析においては Namikawa (1972) が用いた geometric distance 法によつて、この方法によれば遺伝的距離は次のように計算される。

$$D_m = \left[\sum_{i=1}^n (x_{ij} - x_{ik})^2 \right]^{\frac{1}{2}}, \quad \text{ここに } D_m \text{ は}$$

j 番目と k 番目の 2 集団における m 番目の遺伝子座における遺伝的距離である。 x_{ij} と

x_{ik} はそれぞれ j 集団と k 集団における i 番

目の対立遺伝子の頻度である。全遺伝子座

からの 2 集団間の遺伝的距離 (\bar{D}) は D_m の

算術平均, すなわち, $\bar{D} = \frac{1}{L} \sum_{m=1}^L D_m$ によつて求

めた。ここに L は調査された遺伝子

座の数である。

3 蛋白多型座位 (Hb 型, Alb 型および Tf 型),

5 血液型座位 (Fv, J, L, S および R') およ

び 18 個の複雑な血液型システムよりの座位 (

A, B, C および SU よりの "血液型因子座位)

の合計 26 座位より得られる \bar{D} は \bar{D}_F として示さ

れる。一応, D_m' を A, B, C および SU 血液

型システムの各々において求めた。 D_m' はこ

これらの血液型システムにおいて得られる D_{ms} の算術平均である。そして、3蛋白質多型座位の D_{ms} 、複雑である5血液型座位の D_{ms} および4個の複雑な血液型システムからの D_{ms} の合計12個の平均より求めた \bar{D} を \bar{D}_A として示すこととする。 \bar{D}_H の値が、複雑な血液型システムによる影響を強く受け、 \bar{D}_A の値がこれらのシステムによる影響を比較的受けやすいことは明らかである。

遺伝子頻度として表わされた基礎データ (Table 17) は合計59個の遺伝子頻度と各集団について示している。主成分分析法においてはこれらすべてのデータが用いられた。主成分分析法によれば、形質間の相関はありひとつの成分として要約される。従って、遺伝子頻度として表わされたデータから、集団内の遺伝的関係を推定する場合に、この方法は有効な方法のひとつであろう。なぜなら、対立遺伝子の頻度の間には常に負の相関がつけようからである。主成分分析法はさらにある

phenogroup に属する血液型因子の出現頻度における相関も要約するであろう。たとえば、牛の B システムは数十種の血液型因子とそれらから成る phenogroups を有し、牛種を通じて phenogroups の種類に明らかに類似性が認められている。Grosclaude ら (1979) によれば牛の B システムの大きさは約 0.7 センチモルガンと推定されている。従って、ある phenogroup を構成している血液型因子の間の出現における相関があるのはむしろ当然であろう。

\bar{D}_H , \bar{D}_A および主成分分析のための計算は名古屋大学大型計算機センターの FACOM M-200 計算機によって行われた。主成分分析は基礎データより得られた分散-共分散行列より計算する方法が採られた。

c) 分析結果

分析対象となった 27 種の家畜牛集団間における \bar{D}_H および \bar{D}_A の値は Table 18 に示した。

\overline{D}_H と \overline{D}_A マトリックスから得られたデンドログラムは、それぞれ Fig. 20 と Fig. 21 に図示されている。両者による図において、北方系 9 集団 (1~9) と南方系 19 集団 (10~27) の間の遺伝的分化の大きさは極めて明確に現われている。また、南方系集団における (27) バリ牛の特異な位置も注目される。

南方系集団における遺伝的関係は \overline{D}_H による方法 (Fig. 20) よりも、 \overline{D}_A による方法 (Fig. 21) によって群別化傾向がより明確である。

そして、 \overline{D}_A によるデンドログラム (Fig. 21) における家畜牛集団間の遺伝的関係は知られている限りのそれらの起源あるいは地理的分布によく一致している。

Fig. 21 に示されている \overline{D}_A からのデンドログラムにおいて、 $\overline{D}_A = 0.25$ のレベルで、大きく 5 群に群別される。オ 1 群は北方系 9 集団から成り、それらはさらに、(1 と 2) ホルスタイン - Grati, (3) 見島牛 および (4~9) 韓国-日本集団の 3 群に分割される。オ 2 群には

(10~14) 台湾-フィリッピン集団が属し、(15) Padang 在来がこれに加わる。(11)台湾雑種牛は、その大部分が外見上明らかにゼブ牛の特徴を示していたにもかかわらず、(10)台湾黄牛に対して最も遺伝的に近い関係を有している。オ3群は(16~18)タイ国在来牛、(19と21)Kedah-Kelantan 牛(マレーシア)および(20と22) Aceh-Madura (インドネシアの地方種または地方品種)から成る。オ3群の家畜牛集団の多くは、それぞれの分布地において比較的古くより地方種あるいは地域在来牛集団として一般に認められているものである。オ4群は明らかにゼブ牛型の家畜牛から成っている。

e4) フィリアル・オングール (Filiar Ongole) は19世紀初頭に移入されたインドの Ongole 種の子孫と考之されている (Mason, 1969)。そして、この牛はインドネシアの一般家畜牛に対して広く遺伝的影響を与えてきた。この影響はフィリアル・オングールと(23) Jawa local が近い関係を有していることから理解される。

(25) Local Indian Dairy (通称はLID) は乳用目的でインドから移入されたゼブ牛に由来すると信じられ、マレーシアのインド-パキスタンーズによって飼養されている例が多い。(26) American Brahman 種がゼブ系品種であることはよく知られている。最後のオオ群は(27)バリ牛のみで形成されている。

\bar{D}_A による分析結果は以上のようにまとめられるが、これを \bar{D}_F のそれと比較すると、大きな相違がひとつ指摘される。Fig. 20 と Fig. 21 の比較において明確であるが、北方系集団内の \bar{D}_F の値のバラツキは \bar{D}_A のそれとほぼ同じレベルにあり、北方系集団間の遺伝的関係も比較的類似した形で示される。この事実は、複雑な血液型システム(A, B, C および SU)の個々の血液型因子出現頻度が他の遺伝子座の対立遺伝子の頻度と同様に、北方系集団間の遺伝的分化を測定する上で有効であることを示している。ところが、南方系集団内においては、 \bar{D}_F は \bar{D}_A よりも一貫して小さい値

と示す。この事實は南方系集団において、複雑な血液型システムにおいて発見されている多数の血液型因子が遺伝的分化に関する情報と他の遺伝子座に比較して充分持つてゐることを示している。この南方系集団における興味ある現象は後述する論議で再度考察する。

Table 19 に全 27 集団において得られた第 10 主成分までのスコアを示した。第 1 主成分と第 2 主成分における各集団のスコアは Fig. 22 に図示してある。全集団より得られた第 1 主成分は全分散の約 48.5% を説明し、第 2 主成分以下は 10.0% 以下の分散を説明しているにすぎない (Table 20)。第 1 主成分における大きな分散は、Fig. 22 に明らかであるように、北方系集団と南方系集団の間の大きな遺伝的分化に起因していることが明らかである。これら二つのグループの間の判別は非常に明確で、両者の間にプロットされる集団はひとつもない。すなわち、ここで得られた第 1 主成分は北方系集団と南方系集団の遺伝的分化

を単に示しているのであって、それぞれのグループ内の遺伝的分化に関する情報については少ししか提供していない。従って、北方系集団内および南方系集団内における遺伝的分化はそれぞれ独立に起こったとみなせるであろう。それ故、全27集団より得られた成分2主成分以下の成分によって群別することには大きな意味はないので、北方系集団内と南方系集団内における詳細な遺伝的関係を知る目的で両者を別々に主成分分析した。

北方系集団内および南方系集団内において得られた成分5主成分までのスコアを各集団毎に Table 21 に示した。北方系集団内で得られた成分1主成分と成分2主成分は合計して全分散の60%以上を説明しているのに対して、南方系集団で得られた主成分は成分3主成分まで合計しても全分散の60%以下しか説明していない (Table 20)。この事実は南方系集団内における遺伝的分化の方向が、北方系集団内のそれと比較して、複雑であることを示すもの

である。

Fig. 23 において、北方系 9 集団のオ 1 およびオ 2 主成分における位置を図示した。オ 1 主成分はヨーロッパ系牛 ((1) ホルスタイン種と (2) Grati 種) と東アジアの家畜牛 ((3) ~ (9)) の間の遺伝的分化を説明している。インドネシア産の Grati 種がホルスタイン種に近い遺伝的関係を有していることは、この品種がヨーロッパの乳用品種と深いかかわりを持って成立したことと一致する。オ 2 主成分は単に (3) 見島牛が他の北方系牛から区別されることを示している。この理由の一部として、見島牛が島集団であるために、変異性が減少していることがあげられよう。Table 17 にみられるように、見島牛においてはいくつかの対立遺伝子の固定がみられる。(5, 8 および 9) 韓国在来牛と (4, 6 および 7) 日本産家畜牛はひとつの群を形成する (Fig. 29)。これら 2 グループはわずかに分割される傾向を示すが、他の北方系牛との関係に比較すれば相互に極

めて近い遺伝的関係と有している。日本の黒毛和種や褐毛和種がヨーロッパ産の近代品種によつて交雑された歴史がある。しかし、本研究での分析によれば、これらの品種は雑種化の歴史のより韓国在来牛に近い遺伝的関係を有しており、一方ホルスタイン種に対して比較的大きな遺伝的分化を示している。この事実はヨーロッパ産品種による日本の品種に対する遺伝的寄与が全体として大きなものでなかったことを示している。

Fig. 24 において、南方系18集団のオ1およびオ2主成分におけるスコアをプロットして示した。(22)マズウ牛と(23)Jawa localが(27)バリ牛と(24~26)ゼブ系牛の間に位置を占めている点は注目される。オ2主成分はバリ牛とゼブ牛との間の遺伝的分化を示している。

Fig. 25は南方系集団で得られたオ1およびオ3主成分における位置を示した。オ3主成分は台湾・フィリッピン・グループからマレーシア・スマトラ・グループを判別している。すな

わち、第3主成分は東南アジア産在来牛の地理的分布と関係がある。

北方系集団内における主成分分析の結果は遺伝的距離測定法によって得られた結果とよく一致し、特にDA分析の結果との間にはほとんど異なる点はなかった。一方、南方系集団内における主成分分析の結果はDAによる結果よりもDAによる結果に対して、はるかによく一致していた。

3. アジア産家畜牛集団の遺伝的分化の要因と 遺伝子資源としての評価

分析に用いられた基礎データの有効性について用いられた基礎データは3個の構造遺伝子座と9個の血液型システムから得られたものである。蛋白・酵素を支配する構造遺伝子座における変異は電気泳動法によって区別されるので、すでに知られている変異の区別と同時に、新しい変異をも区別する可能性を持っている。従って、新しい集団を含めた遺伝的関係の分析においても有効な指標としてこのような形質は用いうる。一方、血液型因子は自然抗体として発見されたり、人為的に生産された抗体によってのみ検出が可能であるので、電気泳動法によって区別される形質と性格を異にする。たとえば、ある種の牛グループで同種免疫によって得られた抗血清は、当然のこととして、このグループあるいはそれに遺伝的に関連のあるグループ内での遺伝

的分化を詳細に検出するのであろう。現在一般に用いられている牛血液型判定用標準血清の大部分は最初ヨーロッパアメリカで作られたものであり、ゼブ牛で発見されたものは少ない。さらにバリ牛を含む東南アジア産家畜牛を用いて作られた血液型判定用抗血清は皆無に等しい状態であるので、本研究においても採用されている。従って、一般に用いられている血液型判定用血清は本研究でいう北方系に属する品種や地域集団内の遺伝的分化を効果的に判別するが、しかしゼブ牛や東南アジア産在来牛の中における遺伝的分化を判別する能力に欠けるであろう。このような原因により、北方系集団以外のグループ内の遺伝的分化の程度が過少評価されていることは充分に考えられる。本分析において、 \bar{D}_F は A, B, C および SU 血液型システムで多数の血液型因子の出現頻度によって強く左右される値である（「2項」, b) を参照）。Fig. 20 と Fig. 21 の比較で見られるように、 \bar{D}_F と \bar{D}_A の分散の

大きさは北方系集団内において同程度である。ところが、バリ牛、東南アジア各地の在来牛およびゼブ牛等から成る南方系集団内において得られた \bar{D}_F と \bar{D}_A を比較すると、明らかに \bar{D}_F の分散が小さい (Fig. 20 と Fig. 21)。この事実は多数の血液型因子が南方系集団内における遺伝的分化を識別している傾向にあることを示し、南方集団内における遺伝的分化が、本分析結果において得られたよりも、かなり大きいことを強く示唆する。

北方系集団内での遺伝的関係は \bar{D}_F および \bar{D}_A のマトリックスより得られたデンドログラム (それぞれ、Fig. 20 と Fig. 21) において大差がない。 \bar{D}_F からのデンドログラムにおいて、韓国在来牛の集団がそれ自身で一群を形成するのに対して、 \bar{D}_A からのそれでは異なっていることから、北方系集団内の遺伝的関係は \bar{D}_F によってより信頼性が高く推定されていると考えられる。この点を除けば両方法とも同じ結果を示している。しかし、南方系集団内の

遺传的関係は \bar{D}_F よりも \bar{D}_A によってより明確に示すことができた。従って、基礎データに多数の血液型因子を採用し、大きく異なる家畜系統を含む集団の遺传的分化を測定する場合、遺传的距離測定法として、 \bar{D}_F よりも \bar{D}_A を採用した方が、遺传的関係は全体としてみればよりよく推定されたと考えられる。

\bar{D}_A および主成分分析法によつて得られた遺传的関係の比較 全27集団に対する \bar{D}_A マトリックス (Table 18) とそれから作製されたデントログラム (Fig. 21) の間の相関係数 (r_{md}) は 0.8975, 北方系集団内での r_{md} は 0.9392, 南方系集団内での r_{md} は 0.7962 であった。これらの高い相関は \bar{D}_A マトリックスの情報がデントログラムの上に充分反映されていることを示す。 \bar{D}_A からのデントログラム (Fig. 21) と主成分分析法によつて得られた分布図 (Fig. 22~25) は極めて類似した結果を示している。北方系集団と南方系集団の間の大きな遺传的

分化はどちらの方法においても明確に示され、さらに南方系集団は両方法によって4群、すなわち(10~15)台湾-フィリッピン在来牛、(16~22)タイ国-マレーシア-インドネシア在来牛、(23~26)ゼブ系牛および(27)バリ牛に大別される。

主成分分析法はさらにいくつかの情報を提供している。Fig. 22において、第1主成分は北方系集団と南方系集団を明確に判別し、かつそれぞれのの中の分散についてはおおむね説明している。この事実は北方系集団内および南方系集団内における遺伝的分化が独立に生じたこと、すなわち両者の遺伝的交流が比較的少なかったことを示している。Fig. 24において、ジャワの3集団(22, 23 および 24)は(27)バリ牛と(25と26)ゼブ牛の間にプロットされている。これはインドネシアの一般の家畜牛に対し、ゼブ牛と同様にバリ牛も遺伝的に寄与したことを示していると考えられる。これは「II, IV および V 章」において得られた結

綸と一致している。Fig. 24における(22)マズ
ウ牛の位置はこの牛が異なる遺伝子給源から
の遺伝子を混合して持っているユニークな地
方品種であることを示している。

系統学的考察

Namikawa (1981) は韓国と
日本の在来牛または品種がゼブ牛由来の遺伝
子を少ししか持たず、またバリ牛の影響は無
視できると推定している。Senn (1972) の韓
国在来牛の染色体分析の結果はそれがヨーロ
ッパ産品種と同じであることを示している。
本章における分析結果は上記の研究結果と矛
盾することはなく、韓国や日本の家畜牛の祖
型が北方系牛 (humpless 型) に属し、primigenius
型の牛に主要な祖先を有していることを示し
ている。ただし、Fig. 23 にみるように、ホル
スタイン種と東アジアの家畜牛の間に遺伝的
分化が存在する。

Fig. 24 において、南方系集団のいくつかは
バリ牛とゼブ牛の間に位置する。しかし、多

数の集団はバリ牛とゼブ牛を結ぶ線から独立の方向へ離れていゝ傾向が認められる。従つて、南方系集団はバリ牛、ゼブ牛を1と2の遺伝子給源からの遺伝子の種々の程度の混合より成立したと結論される。「V章」での分析結果は北方系牛が2の遺伝子給源として南方系牛に遺伝的寄与をしたことを示唆している。しかし、本章における分析結果はこのよゝうな傾向を示さず、北方系集団と南方系集団の間に、常に大なる遺伝的分化が存在することと示している。「V章」で示されたよゝうに、南方系集団にはゼブ牛由来として説明することができなゝい高頻度のHbb-A変異が存在する。おそらく、東南アジアの家畜牛に遺伝的影響を与えたところの、ゼブ牛およびバリ牛でもなゝい2の牛は、Hbb-Aを持っていたもののその遺伝子構成を全体としてみた時、本研究で北方系牛として扱われている家畜牛からすでに分化してゐたのではないかと推察される。東および東南アジアの種々の家畜

牛にみられる遺伝的分化の主要な要因は、再分割された集団における隔離機構ではなく、むしろ異なった遺伝子給源からの種々の程度の gene-flow であると考えられる。

遺伝子資源としてのアジア産家畜牛 東および東南アジア地域の家畜牛集団間において、大きな遺伝的分化が認められた。この要因として、ゼブ牛、バリ牛を含む遺伝的に大きく分化した家畜牛が東南アジアに存在することがあげられる。もし遺伝的分化の大きさに従って、調査された集団を群別すると、ヨーロッパ系品種；韓国在来牛のような東アジア産在来牛；台湾およびフィリピン在来牛；タイ国、マレーシアおよびインドネシア在来牛（または地方品種）；ゼブ牛；バリ牛、の計6群になる。これら6群の中から1集団ずつ抽出すれば、ほぼ家畜牛における遺伝的多様性を代表できると考えられる。

本分析においても明らかのように、バリ牛

は極めてユニークな遺伝子構成をしている (Fig. 22 と Fig. 24)。バリ牛は他のいかなる家畜牛によっても置き換えることができない貴重な家畜牛である。幸運にもバリ牛はバリ島において純粋に維持され、インドネシア東部諸地域での飼養は、むしろ拡大していく傾向にある。特に、スラウェシ南部におけるバリ牛の飼養頭数は1974年から1981年の間に顕著に増加している。これは現地での野外観察でも明らかであった。しかし、Gray (1972) によればバリ牛と一般家畜牛との間のF₁雑種の雄は一般に雌性が有利。この点においてバリ牛からの遺伝的寄与も大きく受けながら地方品種として成育しているマズラ牛は重要な存在であろう。マズラ牛とバリ牛、あるいはマズラ牛と一般家畜牛との間の生殖的隔離がどのようなものであるかは興味ある問題である。しかしこのような研究は不足している。

4. 要約

東および東南アジア産在来牛，ヨーロッパ系品種およびゼブ系牛などから成る27種の家畜牛集団における遺伝的近縁関係を遺伝的距離測定法および主成分分析法により明らかにした。用いられた基礎データは，これら全27集団に共通して調査された3種の蛋白多型遺伝子座および9血液型システム（24種の血液型因子より成る。）における遺伝子頻度であった。2種の方法による分析結果に矛盾する点はなかったが，主成分分析法においてはさらにいくつかの知見が得られた。本研究において，ヨーロッパ系品種および韓国と日本の在来牛または品種は北方系集団，東南アジア諸地域の在来牛およびゼブ系牛は南方系集団と呼ばれた。

北方系9集団と南方系18集団の間に大きな遺伝的分化の存在することが一貫して示された。北方系集団はいわゆる *primigenius* 型の牛

に属すると考えられ、ゼブ牛や東南アジアの家畜牛からの遺伝的影響は少ないと推定された。南方系集団相互間における遺伝的分化は北方系集団内のそれと比較して明らかに大きかった。主成分分析法によって、ゼブ牛とバリ牛が南方系集団の中で最も相互に遺伝的分化をしいた集団であることが示された。南方系集団における遺伝的分化の多様性の要因は3種の遺伝子給源、すなわちゼブ牛、バリ牛およびオーストラリアの家畜牛（大陸から南下した家畜牛と考えられたが詳細は不明）からの種々の程度のgene-flowによると考えられた。東アジアや東南アジアの在来牛における遺伝的分化の主要な要因は、品種化などにみられる集団の隔離機構ではなく、むしろ古くより遺伝的分化を遂げていた複数のグループからのgene-flowの程度であると結論される。

本分析において対象とされた家畜牛27集団をこれらの遺伝的関係によって群別すると6群に区別された。そして、各々の群から1集

団を抽出すれば家畜牛における遺伝的変異性の大部分がこれらの中に含まれると推定された。この6群は、(1)ヨーロッパ系品種、(2)韓国在来牛など東アジア産在来牛、(3)台湾とフィリッピン在来牛、(4)タイ国、マレーシアおよびインドネシア産在来牛または地方品種、(5)ゼブ牛および(6)バリ牛である。インドネシアのバリ牛は東南アジアに特有の家畜牛で世界に類例のない存在であり、この牛の影響を最も強く受けたと推定されるにもかかわらず均一な地方品種として成立しているマズウ牛もまた貴重な存在であろう。

Table 16.

Source and numbers of cattle examined by blood grouping method and electrophoreses

Population	Sampling place	Abbr.	Hbb-type	Alb-type	Tf-type	Nine blood group systems
Holstein breed	Japan	(1)HOL	190	190	190	200-635
Grati breed	East Jawa, Indonesia	(2)GRA	61	61	61	40
Mishima cattle	Mishima I., Japan	(3)MI	37	37	171	171
Tokara native	Tokara Is., Japan	(4)TO	25	25	25	24
Korean native	Cheju I., Korea	(5)KC	89	89	89	89
Jap. Black breed	Japan	(6)JBL	250	250	246	121
Jap. Brown breed	Kohchi, Japan	(7)JBR	178	178	178	178
Korean native	Pusan, Korea	(8)KP	97	97	97	97
Korean native	Seoul, Korea	(9)KS	162	161	161	160
Taiwan Yellow	Taiwan	(10)TAY	132	128	123	121
Taiwan mixed	Taiwan	(11)TAM	132	132	131	97
Philipp. native	Luzon, Philippines	(12)PL	94	97	97	49
Philipp. native	Palawan and Mindoro Is.	(13)PPM	22	22	22	22
Philipp. native	Cebu I., Philippines	(14)PC	31	32	32	32
Padang native	Sumatra, Indonesia	(15)PAD	18	18	18	17
Thai native	North District, Thailand	(16)TN	28	28	24	46
Thai native	South District, Thailand	(17)TS	52	52	52	54
Thai native	Northeast District, Thailand	(18)TNE	34	34	34	33
Kedah-Kelantan	east area of West Malaysia	(19)MAE	44	44	44	44
Aceh cattle	Sumatra, Indonesia	(20)AC	27	27	27	26
Kedah-Kelantan	west area of West Malaysia	(21)MAW	45	45	45	45
Madura cattle	Madura I., Indonesia	(22)MAD	90	90	89	44
Jawa local	Jawa, Indonesia	(23)JLO	75	40	40	23
Filial Ongole	Indonesia	(24)FON	81	41	41	26
Local Indian Dairy	West Malaysia	(25)LID	15	15	15	15
American Brahman	Thailand	(26)AB	10	10	10	9
Bali cattle	Bali, Indonesia	(27)BAL	127	114	113	56-59

Table 17 .

Genetic data used for the analyses of geometric distance
and principal components

	Hbb ^A	Hbb ^B	Hbb ^X	Hbb ^{oth}	Alb ^A	Alb ^B	Alb ^C	Tf ^A	Tf ^{D1}	Tf ^{D2}	Tf ^E	Tf ^{oth}
(1)HOL	1.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.413	0.211	0.363	0.011	0.003
(2)GRA	0.918	0.074	0.008	0.	0.885	0.115	0.	0.275	0.425	0.175	0.125	0.
(3)MI	1.	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.284	0.689	0.	0.027	0.
(4)TO	0.940	0.060	0.	0.	1.	0.	0.	0.260	0.680	0.020	0.040	0.
(5)KC	0.736	0.247	0.017	0.	0.994	0.006	0.	0.196	0.314	0.246	0.224	0.
(6)JBL	0.990	0.010	0.	0.	0.998	0.002	0.	0.331	0.313	0.321	0.035	0.
(7)JBR	0.910	0.087	0.003	0.	1.	0.	0.	0.202	0.281	0.447	0.067	0.003
(8)KP	0.902	0.072	0.015	0.010	0.985	0.015	0.	0.304	0.242	0.253	0.196	0.005
(9)KS	0.898	0.096	0.006	0.	0.991	0.009	0.	0.226	0.223	0.326	0.201	0.021
(10)TAY	0.557	0.337	0.106	0.	0.179	0.812	0.007	0.163	0.057	0.564	0.167	0.049
(11)TAM	0.568	0.371	0.060	0.	0.197	0.803	0.	0.103	0.099	0.603	0.195	0.
(12)PL	0.548	0.282	0.170	0.	0.191	0.789	0.021	0.124	0.046	0.680	0.149	0.
(13)PPM	0.500	0.250	0.250	0.	0.091	0.864	0.045	0.023	0.	0.864	0.114	0.
(14)PC	0.597	0.258	0.145	0.	0.281	0.719	0.	0.078	0.031	0.703	0.188	0.
(15)PAD	0.583	0.222	0.194	0.	0.139	0.861	0.	0.194	0.	0.583	0.222	0.
(16)TN	0.625	0.321	0.054	0.	0.018	0.982	0.	0.	0.	0.563	0.438	0.
(17)TS	0.750	0.135	0.115	0.	0.	1.	0.	0.	0.029	0.567	0.404	0.
(18)TNE	0.721	0.191	0.088	0.	0.088	0.912	0.	0.029	0.044	0.632	0.294	0.
(19)MAE	0.727	0.216	0.057	0.	0.045	0.955	0.	0.102	0.	0.477	0.420	0.
(20)AC	0.685	0.185	0.130	0.	0.037	0.963	0.	0.148	0.019	0.630	0.204	0.
(21)MAW	0.778	0.111	0.111	0.	0.011	0.989	0.	0.089	0.033	0.478	0.400	0.
(22)MAD	0.656	0.128	0.217	0.	0.294	0.700	0.005	0.045	0.169	0.657	0.129	0.
(23)JLO	0.640	0.187	0.173	0.	0.275	0.688	0.038	0.138	0.225	0.413	0.225	0.
(24)FON	0.623	0.340	0.037	0.	0.171	0.829	0.	0.146	0.122	0.427	0.305	0.
(25)LID	0.533	0.467	0.	0.	0.033	0.967	0.	0.100	0.033	0.433	0.433	0.
(26)AB	0.750	0.250	0.	0.	0.150	0.850	0.	0.100	0.	0.100	0.800	0.
(27)BAL	0.094	0.114	0.791	0.	0.013	0.987	0.	0.004	0.739	0.212	0.044	0.
	A ²⁺	A ²⁻	A ^{Z+}	A ^{Z-}	B ^{B+}	B ^{B-}	B ^{G+}	B ^{G-}	B ^{K+}	B ^{K-}	B ^{I2+}	B ^{I2-}
(1)HOL	0.262	0.738	0.	1.	0.055	0.945	0.385	0.615	0.045	0.955	0.048	0.952
(2)GRA	0.163	0.837	0.013	0.987	0.242	0.758	0.106	0.894	0.025	0.975	0.149	0.851
(3)MI	1.	0.	0.408	0.592	0.140	0.860	0.258	0.742	0.062	0.938	0.146	0.854
(4)TO	0.622	0.378	0.087	0.913	0.388	0.612	0.592	0.408	0.134	0.866	0.355	0.645
(5)KC	0.788	0.212	0.236	0.764	0.492	0.508	0.481	0.519	0.186	0.814	0.313	0.687
(6)JBL	0.818	0.182	0.245	0.755	0.308	0.692	0.502	0.498	0.065	0.935	0.119	0.881
(7)JBR	0.626	0.374	0.132	0.868	0.070	0.930	0.391	0.609	0.289	0.711	0.282	0.718
(8)KP	0.732	0.268	0.121	0.879	0.144	0.856	0.350	0.650	0.289	0.711	0.358	0.642
(9)KS	0.823	0.177	0.221	0.779	0.414	0.586	0.372	0.628	0.288	0.712	0.315	0.685
(10)TAY	0.502	0.498	0.109	0.891	0.123	0.877	0.418	0.582	0.157	0.843	0.239	0.761
(11)TAM	0.492	0.508	0.103	0.897	0.382	0.618	0.444	0.556	0.075	0.925	0.304	0.696
(12)PL	0.505	0.495	0.155	0.845	0.231	0.769	0.315	0.685	0.042	0.958	0.192	0.808
(13)PPM	0.523	0.477	0.071	0.929	0.293	0.707	0.261	0.739	0.023	0.977	0.293	0.707
(14)PC	0.414	0.586	0.065	0.935	0.209	0.791	0.209	0.791	0.	1.	0.363	0.637
(15)PAD	0.314	0.686	0.061	0.939	0.757	0.243	0.458	0.542	0.358	0.642	0.160	0.840
(16)TN	0.377	0.623	0.193	0.807	0.403	0.597	0.248	0.752	0.067	0.933	0.278	0.722
(17)TS	0.392	0.608	0.277	0.723	0.316	0.684	0.161	0.839	0.038	0.962	0.097	0.903
(18)TNE	0.450	0.550	0.147	0.853	0.331	0.669	0.183	0.817	0.	1.	0.304	0.696
(19)MAE	0.343	0.657	0.035	0.965	0.261	0.739	0.174	0.826	0.023	0.977	0.059	0.941
(20)AC	0.412	0.588	0.101	0.899	0.350	0.650	0.293	0.707	0.123	0.877	0.101	0.899
(21)MAW	0.484	0.516	0.285	0.715	0.211	0.789	0.118	0.882	0.022	0.978	0.057	0.943
(22)MAD	0.436	0.564	0.246	0.754	0.397	0.603	0.217	0.783	0.083	0.917	0.277	0.723
(23)JLO	0.278	0.722	0.140	0.860	0.248	0.752	0.115	0.885	0.022	0.978	0.140	0.860
(24)FON	0.380	0.620	0.145	0.855	0.412	0.588	0.266	0.734	0.059	0.941	0.266	0.734
(25)LID	0.317	0.683	0.144	0.856	0.635	0.365	0.144	0.856	0.	1.	0.069	0.931
(26)AB	0.667	0.333	0.423	0.577	0.529	0.471	0.118	0.882	0.118	0.882	0.334	0.666
(27)BAL	0.376	0.624	0.043	0.957	0.208	0.792	0.098	0.902	0.017	0.983	0.311	0.689

(Table 7. continued)

	B ⁰¹⁺	B ⁰¹⁻	B ^{Q+}	B ^{Q-}	B ^{Y2+}	B ^{Y2-}	B ^{D'+}	B ^{D'-}	B ^{E2'+}	B ^{E2'-}	B ^{I'+}	B ^{I'-}
(1)HOL	0.150	0.850	0.005	0.995	0.403	0.597	0.038	0.962	0.348	0.652	0.020	0.980
(2)GRA	0.025	0.975	0.013	0.987	0.348	0.652	0.025	0.975	0.013	0.987	0.134	0.866
(3)MI	0.392	0.608	0.067	0.933	0.368	0.632	0.067	0.933	0.067	0.933	0.106	0.894
(4)TO	0.087	0.913	0.264	0.736	0.592	0.408	0.159	0.841	0.158	0.842	0.323	0.677
(5)KC	0.382	0.618	0.094	0.906	0.439	0.561	0.064	0.936	0.186	0.814	0.139	0.861
(6)JBL	0.073	0.927	0.320	0.680	0.478	0.522	0.404	0.596	0.100	0.900	0.128	0.872
(7)JBR	0.196	0.804	0.028	0.972	0.641	0.359	0.020	0.980	0.043	0.957	0.203	0.797
(8)KP	0.391	0.609	0.109	0.891	0.334	0.666	0.064	0.936	0.163	0.837	0.127	0.873
(9)KS	0.398	0.602	0.123	0.877	0.408	0.592	0.113	0.887	0.175	0.825	0.109	0.891
(10)TAY	0.267	0.733	0.267	0.733	0.278	0.722	0.038	0.962	0.250	0.750	0.119	0.881
(11)TAM	0.311	0.689	0.350	0.650	0.417	0.583	0.037	0.963	0.201	0.799	0.163	0.837
(12)PL	0.272	0.728	0.205	0.795	0.330	0.670	0.074	0.926	0.192	0.808	0.021	0.979
(13)PPM	0.523	0.477	0.261	0.739	0.293	0.707	0.047	0.953	0.121	0.879	0.047	0.953
(14)PC	0.250	0.750	0.315	0.685	0.363	0.637	0.016	0.984	0.134	0.866	0.016	0.984
(15)PAD	0.126	0.874	0.196	0.804	0.406	0.594	0.092	0.908	0.126	0.874	0.314	0.686
(16)TN	0.309	0.691	0.220	0.780	0.534	0.466	0.128	0.872	0.206	0.794	0.206	0.794
(17)TS	0.139	0.861	0.172	0.828	0.347	0.653	0.267	0.733	0.334	0.666	0.161	0.839
(18)TNE	0.397	0.603	0.282	0.718	0.508	0.492	0.147	0.853	0.203	0.797	0.062	0.938
(19)MAE	0.047	0.953	0.147	0.853	0.360	0.640	0.261	0.739	0.217	0.783	0.188	0.812
(20)AC	0.039	0.961	0.191	0.809	0.481	0.519	0.191	0.809	0.145	0.855	0.191	0.809
(21)MAW	0.045	0.955	0.240	0.760	0.350	0.650	0.240	0.760	0.270	0.730	0.255	0.745
(22)MAD	0.277	0.723	0.217	0.783	0.378	0.622	0.059	0.941	0.047	0.953	0.202	0.798
(23)JLO	0.140	0.860	0.067	0.933	0.410	0.590	0.115	0.885	0.	1.	0.140	0.860
(24)FON	0.216	0.784	0.216	0.784	0.350	0.650	0.059	0.941	0.039	0.961	0.240	0.760
(25)LID	0.225	0.775	0.144	0.856	0.635	0.365	0.184	0.816	0.184	0.816	0.106	0.894
(26)AB	0.529	0.471	0.529	0.471	0.334	0.666	0.	1.	0.183	0.817	0.	1.
(27)BAL	0.264	0.736	0.187	0.813	0.244	0.756	0.156	0.844	0.052	0.948	0.034	0.966

	B ^{J'+}	B ^{J'-}	C ^{C1+}	C ^{C1-}	C ^{R+}	C ^{R-}	FV ^D	FV ^V	FV ⁻	J ^{J1+}	J ^{J1-}
(1)HOL	0.133	0.867	0.246	0.754	0.011	0.989	0.881	0.119	0.	0.074	0.926
(2)GRA	0.038	0.962	0.500	0.500	0.078	0.922	0.258	0.258	0.483	0.025	0.975
(3)MI	0.025	0.975	0.245	0.755	0.015	0.985	0.868	0.132	0.	0.163	0.837
(4)TO	0.065	0.935	0.460	0.540	0.021	0.979	0.423	0.423	0.155	0.134	0.866
(5)KC	0.094	0.906	0.281	0.719	0.094	0.906	0.373	0.520	0.107	0.193	0.807
(6)JBL	0.100	0.900	0.267	0.733	0.	1.	0.464	0.328	0.208	0.192	0.808
(7)JBR	0.113	0.887	0.200	0.800	0.	1.	0.285	0.360	0.355	0.293	0.707
(8)KP	0.139	0.861	0.282	0.718	0.069	0.931	0.463	0.227	0.310	0.254	0.746
(9)KS	0.167	0.833	0.388	0.612	0.048	0.952	0.348	0.243	0.409	0.190	0.810
(10)TAY	0.086	0.914	0.594	0.406	0.038	0.962	0.470	0.564	0.066	0.256	0.744
(11)TAM	0.075	0.925	0.607	0.393	0.026	0.974	0.327	0.463	0.211	0.289	0.711
(12)PL	0.192	0.808	0.798	0.202	0.143	0.857	0.286	0.429	0.285	0.143	0.857
(13)PPM	0.202	0.798	1.	0.	0.071	0.929	0.397	0.397	0.206	0.202	0.798
(14)PC	0.271	0.729	1.	0.	0.048	0.952	0.116	0.605	0.279	0.171	0.829
(15)PAD	0.030	0.970	0.515	0.485	0.030	0.970	0.757	0.093	0.150	0.030	0.970
(16)TN	0.153	0.847	0.793	0.207	0.079	0.921	0.206	0.234	0.560	0.268	0.722
(17)TS	0.177	0.823	0.728	0.272	0.097	0.903	0.129	0.320	0.552	0.347	0.653
(18)TNE	0.147	0.853	0.827	0.173	0.079	0.921	0.261	0.282	0.456	0.397	0.603
(19)MAE	0.071	0.929	0.787	0.213	0.	1.	0.293	0.293	0.414	0.095	0.905
(20)AC	0.101	0.899	0.804	0.196	0.039	0.961	0.321	0.293	0.386	0.059	0.941
(21)MAW	0.131	0.869	1.	0.	0.045	0.955	0.350	0.368	0.282	0.157	0.843
(22)MAD	0.121	0.879	0.787	0.213	0.083	0.917	0.147	0.035	0.818	0.246	0.754
(23)JLO	0.091	0.909	0.705	0.295	0.091	0.909	0.410	0.044	0.545	0.044	0.956
(24)FON	0.145	0.855	0.561	0.439	0.123	0.877	0.412	0.168	0.420	0.059	0.941
(25)LID	0.635	0.365	0.368	0.632	0.069	0.931	0.484	0.270	0.246	0.184	0.816
(26)AB	0.334	0.666	0.254	0.746	0.183	0.817	0.334	0.184	0.482	0.254	0.746
(27)BAL	0.107	0.893	0.632	0.368	0.	1.	0.052	0.009	0.939	0.362	0.638

(Table 17. continued)

	L ⁺	L ⁻	SU ^{U1+}	SU ^{U1-}	SU ^{U2+}	SU ^{U2-}	SU ^{U'+}	SU ^{U'-}	Z ^{Z+}	Z ^{Z-}	R,R ⁺	R,R ⁻
(1)HOL	0.234	0.766	0.003	0.997	0.016	0.984	0.017	0.983	0.171	0.829	0.027	0.973
(2)GRA	0.149	0.851	0.013	0.987	0.	1.	0.025	0.975	0.311	0.689	0.025	0.975
(3)MI	0.089	0.911	0.010	0.990	0.408	0.592	0.490	0.510	0.067	0.933	0.	1.
(4)TO	0.264	0.736	0.264	0.736	0.646	0.354	0.184	0.816	0.592	0.408	0.	1.
(5)KC	0.040	0.960	0.289	0.711	0.576	0.424	0.228	0.772	0.419	0.581	0.028	0.972
(6)JBL	0.076	0.924	0.096	0.904	0.182	0.818	0.064	0.936	0.594	0.406	0.021	0.979
(7)JBR	0.006	0.994	0.113	0.887	0.439	0.561	0.377	0.623	0.610	0.390	0.011	0.989
(8)KP	0.031	0.969	0.233	0.767	0.503	0.497	0.312	0.688	0.524	0.476	0.016	0.984
(9)KS	0.028	0.972	0.198	0.802	0.546	0.454	0.280	0.720	0.506	0.494	0.013	0.987
(10)TAY	0.698	0.302	0.177	0.823	0.256	0.744	0.142	0.858	0.818	0.182	0.042	0.958
(11)TAM	0.634	0.366	0.132	0.868	0.426	0.574	0.233	0.767	0.824	0.176	0.069	0.931
(12)PL	0.622	0.378	0.119	0.881	0.300	0.700	0.096	0.904	0.753	0.247	0.031	0.969
(13)PPM	0.631	0.369	0.071	0.929	0.293	0.707	0.095	0.905	0.787	0.213	0.147	0.853
(14)PC	0.293	0.707	0.152	0.848	0.470	0.530	0.116	0.884	0.750	0.250	0.016	0.984
(15)PAD	0.515	0.485	0.061	0.939	0.314	0.686	0.314	0.686	0.580	0.420	0.126	0.874
(16)TN	0.583	0.417	0.179	0.821	0.392	0.608	0.176	0.824	0.534	0.466	0.193	0.807
(17)TS	0.764	0.236	0.108	0.892	0.473	0.527	0.195	0.805	0.376	0.624	0.207	0.793
(18)TNE	0.754	0.246	0.112	0.888	0.304	0.696	0.183	0.817	0.699	0.302	0.165	0.835
(19)MAE	0.739	0.261	0.343	0.657	0.309	0.691	0.121	0.879	0.631	0.369	0.548	0.452
(20)AC	0.660	0.340	0.350	0.650	0.520	0.480	0.240	0.760	0.481	0.519	0.123	0.877
(21)MAV	1.	0.	0.184	0.816	0.285	0.715	0.184	0.816	0.742	0.258	0.423	0.577
(22)MAD	1.	0.	0.035	0.965	0.083	0.917	0.071	0.929	0.787	0.213	0.231	0.769
(23)JLO	0.639	0.361	0.022	0.978	0.091	0.909	0.091	0.909	1.	0.	0.248	0.752
(24)FON	0.804	0.196	0.039	0.961	0.101	0.899	0.059	0.941	0.723	0.277	0.350	0.650
(25)LID	0.635	0.365	0.184	0.816	0.225	0.775	0.106	0.894	1.	0.	0.368	0.632
(26)AB	0.667	0.333	0.	1.	0.118	0.882	0.118	0.882	1.	0.	0.254	0.746
(27)BAL	1.	0.	0.	1.	0.026	0.974	0.034	0.966	0.632	0.368	0.	1.

Table 18.

Genetic distances between every pair of cattle populations, calculated by the two geometric distances, i.e., \bar{D}_F (upper right of the diagonal) and \bar{D}_A (lower left of the diagonal) (See the text for detailed explanations)

$\times 10^{-3}$	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)	(19)	(20)	(21)	(22)	(23)	(24)	(25)	(26)	(27)
	HOL	GRA	MI	TO	KC	JBL	JBR	KP	KS	TAY	TAM	PL	PPM	PC	PAD	TN	TS	TNE	MAE	AC	MAW	MAD	JLO	FON	LID	AB	BAL
(1)HOL	0	167	218	287	278	218	243	245	273	307	344	310	367	332	307	371	351	375	346	341	387	366	292	318	378	416	380
(2)GRA	191	0	258	264	273	226	248	246	256	313	323	285	332	291	298	317	298	322	282	290	338	294	204	252	358	378	298
(3)MI	210	306	0	269	214	218	222	188	207	362	363	358	393	375	365	388	387	397	426	386	426	402	376	387	449	403	433
(4)TO	272	238	249	0	167	177	191	187	175	273	242	297	333	282	275	285	340	309	322	252	339	348	344	312	362	394	387
(5)KC	291	258	250	183	0	176	173	107	085	265	235	284	325	292	299	275	320	305	354	277	375	338	348	317	352	332	425
(6)JBL	218	230	222	163	150	0	184	185	171	280	275	280	322	307	304	318	321	312	320	293	323	318	302	299	341	354	381
(7)JBR	280	249	278	184	167	132	0	113	141	267	253	287	336	286	297	292	336	305	354	296	370	327	323	313	371	384	386
(8)KP	260	231	240	174	114	125	099	0	069	249	253	268	304	267	296	280	318	291	341	282	356	333	330	308	363	332	383
(9)KS	284	223	248	178	102	124	114	064	0	274	242	267	307	273	282	250	298	272	337	261	349	312	323	294	341	325	394
(10)TAY	457	438	548	372	370	382	370	378	392	0	085	107	145	170	203	181	221	165	211	193	206	194	209	170	236	261	256
(11)TAM	479	431	547	358	360	384	336	367	368	072	0	118	145	157	188	137	202	137	218	164	224	181	211	166	231	247	275
(12)PL	458	399	547	373	381	376	364	386	373	114	106	0	097	116	211	146	184	126	181	160	179	161	170	150	222	250	244
(13)PPM	513	468	599	426	441	425	428	438	437	151	142	106	0	130	240	171	222	127	218	199	197	175	208	181	247	241	256
(14)PC	442	376	532	341	354	370	339	361	348	192	174	129	168	0	264	188	229	167	230	203	221	207	228	219	274	295	279
(15)PAD	366	373	489	375	405	390	392	379	381	210	208	204	221	259	0	211	254	242	230	177	273	257	221	192	251	336	332
(16)TN	514	414	583	428	407	440	397	392	374	222	183	189	206	241	224	0	119	096	161	127	183	157	203	153	199	256	256
(17)TS	515	417	576	471	430	471	432	434	412	269	243	247	265	301	288	114	0	133	145	140	146	194	206	197	240	290	259
(18)TNE	526	434	601	434	440	434	387	411	400	184	162	156	162	224	243	125	129	0	162	153	167	155	193	163	216	233	229
(19)MAE	511	427	635	444	475	467	455	461	444	255	254	224	247	290	245	176	197	167	0	120	116	222	181	174	203	316	272
(20)AC	450	377	554	379	386	420	392	379	355	210	186	163	194	226	168	141	164	154	147	0	175	213	198	189	238	332	295
(21)MAW	568	504	630	466	492	467	478	481	462	250	254	221	218	283	308	222	205	185	150	218	0	194	215	189	225	304	280
(22)MAD	543	454	631	495	501	462	453	474	456	248	240	216	232	274	318	234	241	193	283	272	223	0	147	118	270	247	189
(23)JLO	446	356	581	441	463	430	436	436	422	240	230	205	239	278	232	247	285	233	241	232	281	191	0	131	200	252	235
(24)FON	463	384	590	434	447	427	436	428	413	198	200	187	229	282	208	204	242	182	169	208	198	201	153	0	196	220	227
(25)LID	520	487	622	468	462	450	472	454	453	219	211	236	235	317	257	217	287	242	206	257	224	321	201	181	0	237	332
(26)AB	558	488	575	487	452	449	456	434	436	279	271	291	301	380	352	272	307	260	310	339	313	298	234	235	215	0	338
(27)BAL	612	500	675	528	608	561	544	567	571	374	376	374	387	434	419	349	346	326	391	387	386	277	385	356	444	462	0

Table 19 .

Principal component scores for twenty-seven cattle populations

	Principal components									
	z_1	z_2	z_3	z_4	z_5	z_6	z_7	z_8	z_9	z_{10}
(1)HOL	1.095	1.739	-0.455	0.532	0.853	0.939	0.038	0.041	-0.061	-0.008
(2)GRA	0.699	1.874	-0.357	0.142	0.899	0.261	-0.420	-0.187	-0.333	-0.423
(3)MI	1.621	1.034	-0.128	-0.149	-0.154	0.912	0.086	-0.142	-0.299	-0.436
(4)TO	1.086	0.672	-0.439	-0.056	0.543	-0.223	-0.033	0.551	-0.092	-0.386
(5)KC	1.226	0.358	-0.228	-0.072	0.540	0.262	-0.045	-0.028	-0.160	-0.348
(6)JBL	1.143	0.921	-0.095	0.147	0.665	0.317	-0.272	0.599	-0.145	-0.218
(7)JBR	1.218	0.764	-0.251	-0.133	0.815	0.155	-0.290	0.016	-0.254	0.294
(8)KP	1.209	0.637	-0.159	-0.204	0.609	0.435	-0.218	-0.024	-0.302	0.021
(9)KS	1.137	0.466	-0.145	-0.191	0.522	0.270	-0.251	-0.089	-0.429	-0.191
(10)TAY	-0.450	0.657	-0.368	-0.077	0.849	0.708	0.188	0.432	-0.044	0.045
(11)TAM	-0.455	0.417	-0.307	-0.113	0.774	0.375	0.173	0.241	-0.160	-0.082
(12)PL	-0.559	0.754	-0.441	-0.198	0.857	0.628	-0.072	0.188	-0.190	-0.243
(13)PPM	-0.812	0.609	-0.468	-0.363	0.949	0.905	0.024	0.124	-0.423	-0.372
(14)PC	-0.400	0.538	-0.723	-0.398	1.123	0.906	-0.393	-0.034	-0.190	-0.478
(15)FAD	-0.298	0.752	-0.376	0.595	0.570	0.146	0.702	-0.116	-0.546	-0.216
(16)TH	-0.739	0.650	-0.420	-0.017	0.413	0.294	-0.212	-0.273	-0.262	-0.163
(17)TS	-0.789	0.872	-0.567	0.004	0.026	0.443	-0.330	-0.173	-0.042	-0.038
(18)TNE	-0.812	0.697	-0.283	-0.219	0.531	0.532	-0.235	0.024	-0.254	-0.090
(19)MAE	-0.878	1.011	-0.635	0.424	0.336	0.294	-0.413	0.206	-0.197	-0.157
(20)AC	-0.613	0.770	-0.874	0.154	0.334	0.187	-0.024	0.014	-0.200	-0.197
(21)MAW	-1.121	0.918	-0.571	0.210	0.161	0.534	-0.403	0.564	-0.315	-0.204
(22)MAD	-0.880	1.219	0.031	-0.290	0.558	0.205	-0.178	0.247	-0.658	-0.010
(23)JLO	-0.609	1.355	-0.031	0.136	0.883	0.248	-0.269	0.275	-0.487	-0.233
(24)FON	-0.689	1.086	0.034	0.288	0.623	0.347	0.000	-0.198	-0.443	-0.235
(25)LID	-0.802	0.565	0.289	0.784	0.834	0.252	-0.196	-0.059	0.196	-0.304
(26)AB	-0.553	0.398	0.993	0.167	0.479	0.656	-0.315	0.073	-0.290	-0.234
(27)BAL	-1.037	1.784	0.236	-0.905	0.425	0.111	0.234	0.032	0.143	-0.217

Table 20.

Eigenvalues for the first eight principal components computed from frequency data of 59 genes classified at twelve loci in the cattle populations

Principal components	Z ₁	Z ₂	Z ₃	Z ₄	Z ₅	Z ₆	Z ₇	Z ₈
	<u>All of 27 populations</u>							
Eigenvalues	0.842	0.171	0.136	0.119	0.086	0.069	0.064	0.052
(%)	(48.5)	(9.9)	(7.8)	(6.9)	(4.9)	(4.0)	(3.7)	(3.0)
(Cumulative %)		(58.4)	(66.2)	(73.1)	(78.0)	(82.0)	(85.7)	(88.7)
	<u>Within 9 populations from the north</u>							
Eigenvalues	0.397	0.220	0.124	0.093	0.074	0.065	0.025	0.009
(%)	(39.5)	(21.8)	(12.3)	(9.2)	(7.4)	(6.4)	(2.5)	(0.9)
(Cumulative %)		(61.3)	(73.6)	(82.8)	(90.2)	(96.6)	(99.1)	(100.0)
	<u>Within 18 populations from the south</u>							
Eigenvalues	0.210	0.197	0.151	0.108	0.077	0.060	0.047	0.033
(%)	(21.9)	(20.5)	(15.7)	(11.2)	(8.0)	(6.2)	(4.8)	(3.4)
(Cumulative %)		(42.4)	(58.1)	(69.3)	(77.3)	(83.5)	(88.3)	(91.7)

Table 21.
Principal component scores obtained within
North and within South populations

	Principal components				
	Z_1	Z_2	Z_3	Z_4	Z_5
Within 9 populations from the north					
(1)HOL	1.899	-0.793	-0.038	0.382	-0.039
(2)GRA	1.843	-0.141	0.180	-0.331	0.711
(3)MI	0.625	-1.639	-0.115	-0.142	0.593
(4)TO	0.433	-0.079	-0.556	-0.239	0.177
(5)KC	0.247	-0.454	0.052	-0.008	0.169
(6)JBL	0.804	-0.372	-0.519	0.583	0.773
(7)JBR	0.585	-0.281	0.391	0.329	0.532
(8)KP	0.467	-0.536	0.377	0.192	0.323
(9)KS	0.296	-0.427	0.258	0.117	0.434
Within 18 populations from the south					
(10)TAY	-0.022	0.471	0.426	-0.196	-0.896
(11)TAM	0.021	0.361	0.413	-0.203	-0.654
(12)PL	-0.079	0.654	0.383	-0.061	-0.941
(13)PPM	-0.064	0.733	0.565	0.029	-1.006
(14)PC	0.245	0.786	0.663	0.106	-0.968
(15)PAD	0.153	0.113	-0.207	-1.015	-0.545
(16)TN	-0.079	0.575	-0.098	0.076	-0.452
(17)TS	-0.127	0.824	-0.406	0.253	-0.318
(18)TNE	-0.267	0.626	0.140	0.233	-0.644
(19)MAE	-0.045	0.687	-0.660	0.079	-1.040
(20)AC	0.242	0.828	-0.327	-0.243	-0.634
(21)MAW	-0.162	0.792	-0.558	0.359	-1.075
(22)MAD	-0.859	0.714	-0.038	-0.085	-0.925
(23)JLO	-0.632	0.454	-0.106	-0.312	-1.409
(24)FON	-0.516	0.244	-0.182	-0.278	-0.995
(25)LID	-0.289	-0.406	-0.291	-0.022	-0.997
(26)AB	-0.814	-0.622	0.253	0.392	-0.539
(27)BAL	-1.569	1.192	0.147	-0.375	-0.560

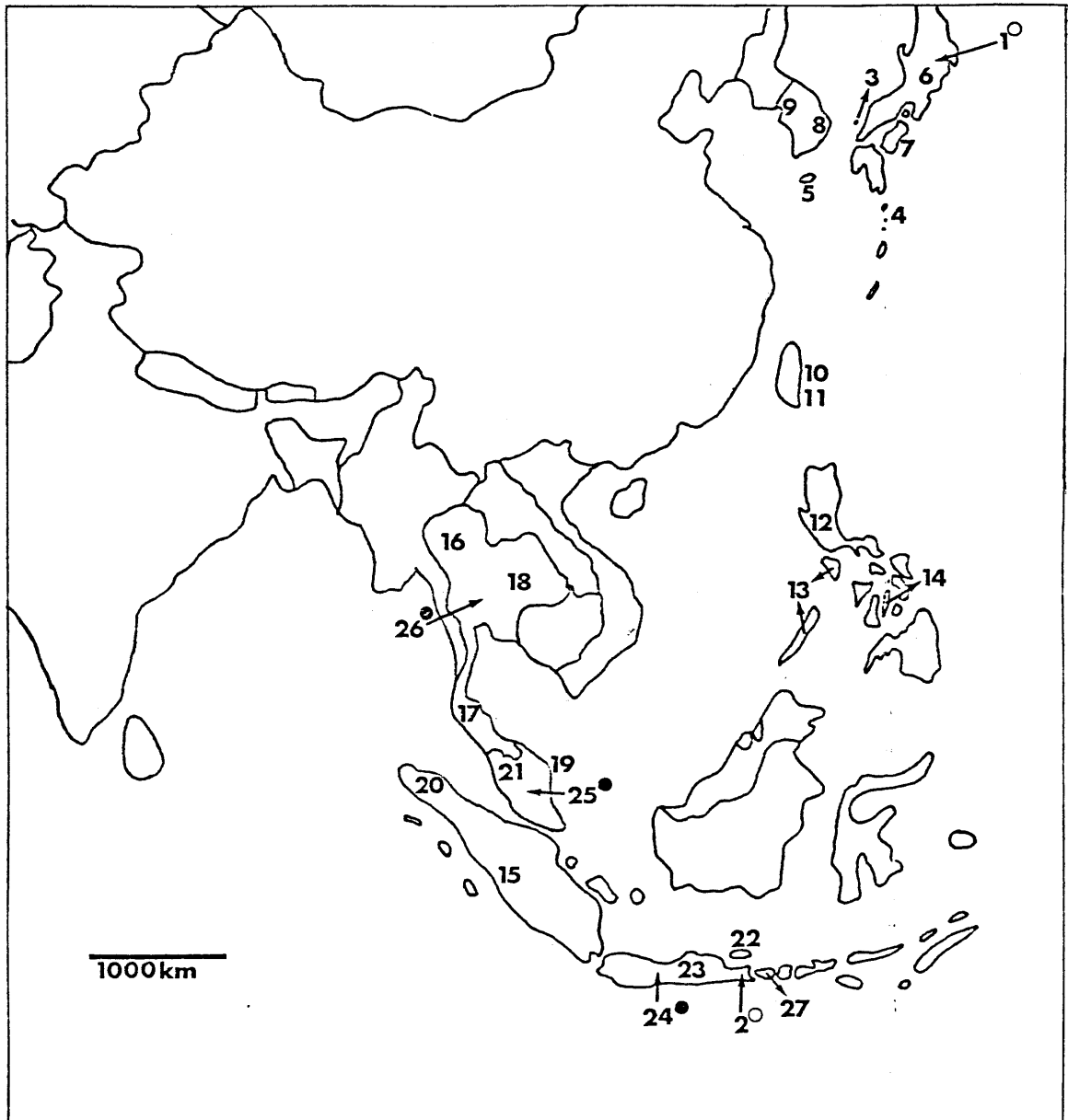


Fig. 19 . A map of East and Southeast Asia showing the distribution of cattle populations investigated. Blank circles indicate an introduced European breed or a population graded up to European breeds, and solid circles indicate zebu breeds introduced from India. For the numbers in the figure refer to Table 16.

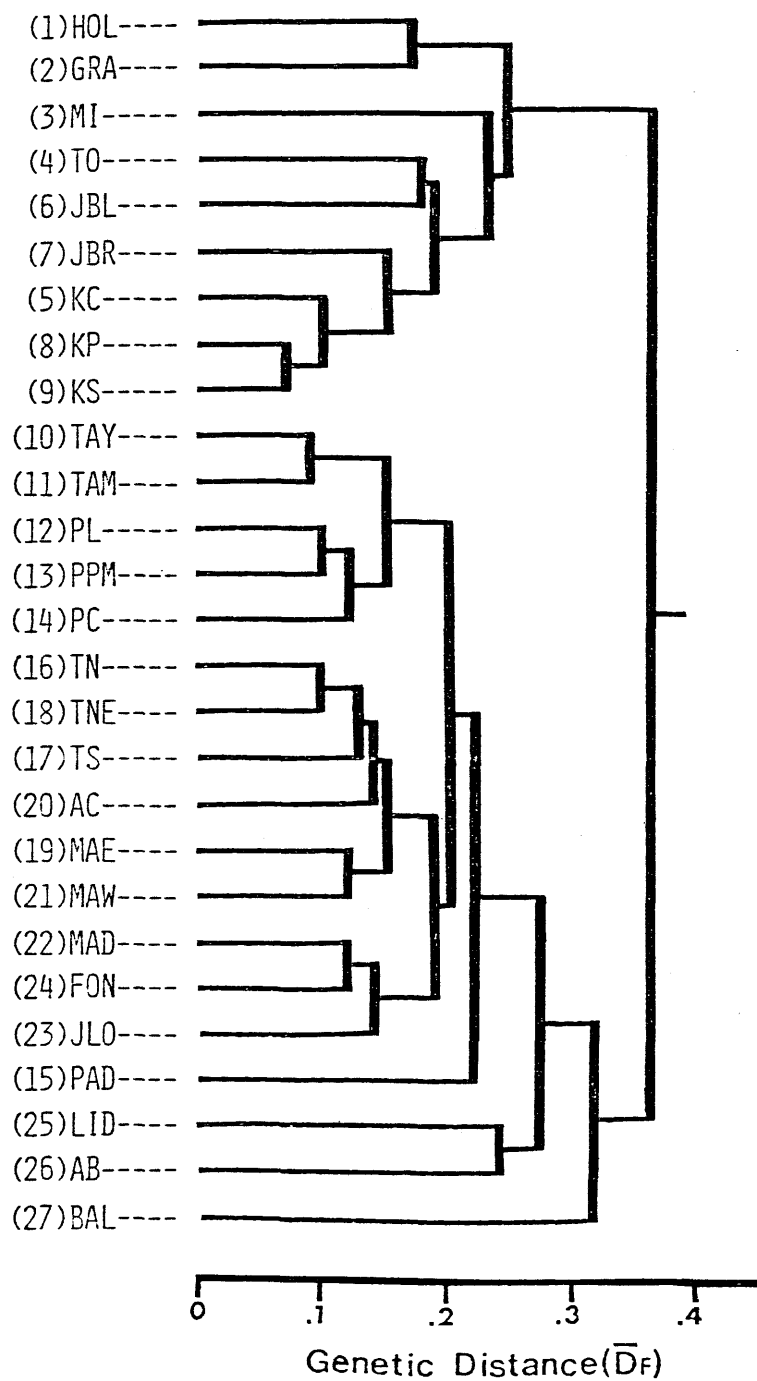


Fig. 20. Dendrogram from \bar{D}_F matrix in Table 18, constructed by WPGM of Sokal and Sneath(1963).

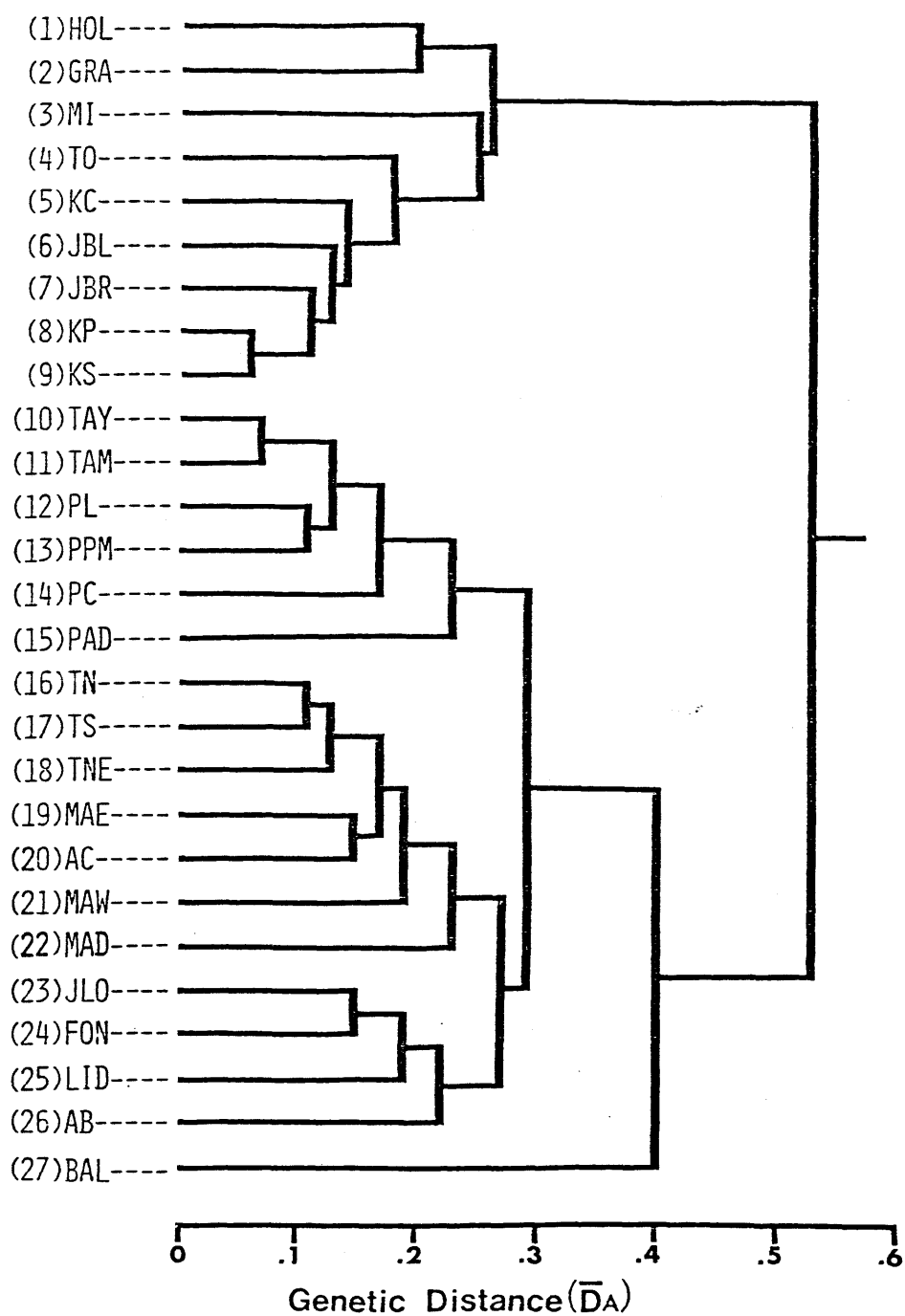


Fig. 21. Dendrogram from \bar{D}_A matrix in Table 18, constructed by the same method as Fig. 20.

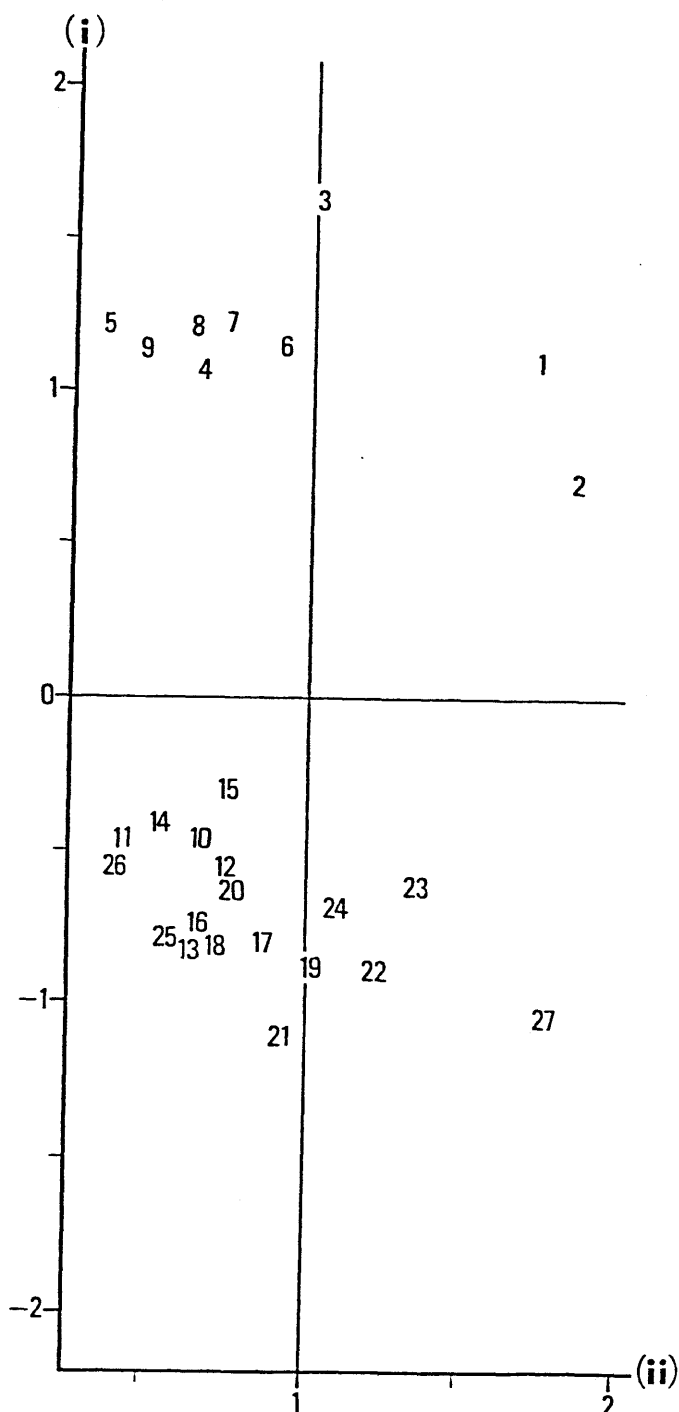


Fig. 22. Cattle populations plotted on the first and second principal components. From 1 to 9 are European, Korean and Japanese populations, and from 10 to 27 are Southeast Asian populations. The former group is called "North populations" and the latter "South populations" in the text. On the first component, a clear-cut genetic differentiation can be recognized between the two groups.

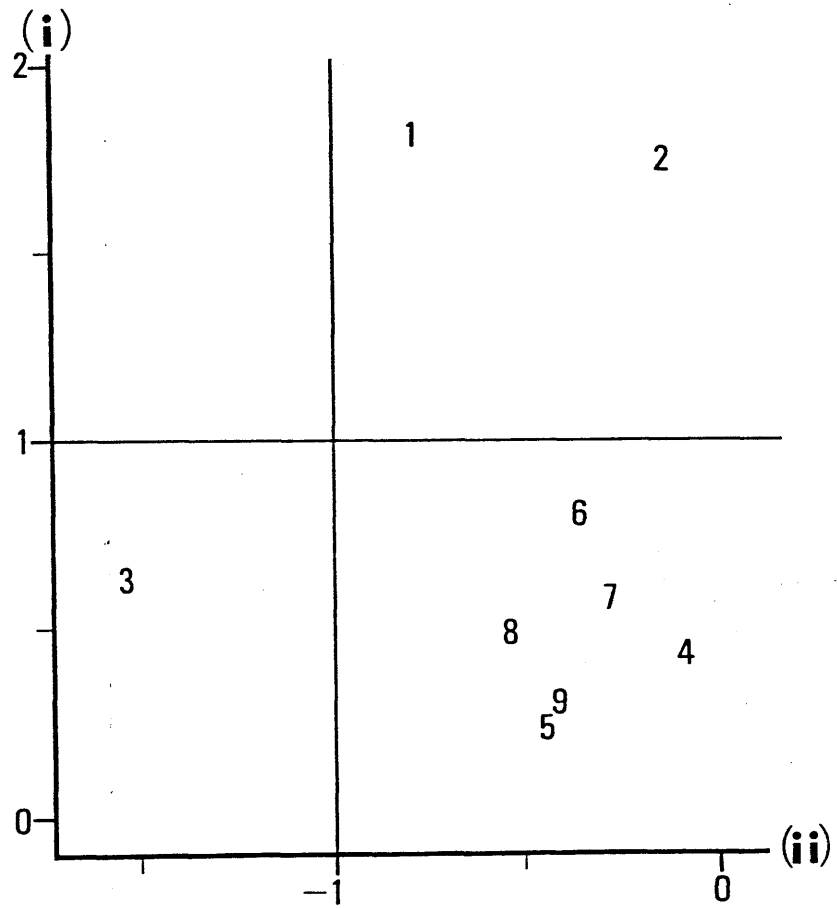


Fig. 23. North populations plotted on the first and second principal components.
 1 Holstein, 2 Grati, 3 Mishima, 4 Tokara native, 5 Korean native(Cheju I.), 6 Japanese Black, 7 Japanese Brown, 8 Korean native(Pusan), 9 Korean native(Seoul).

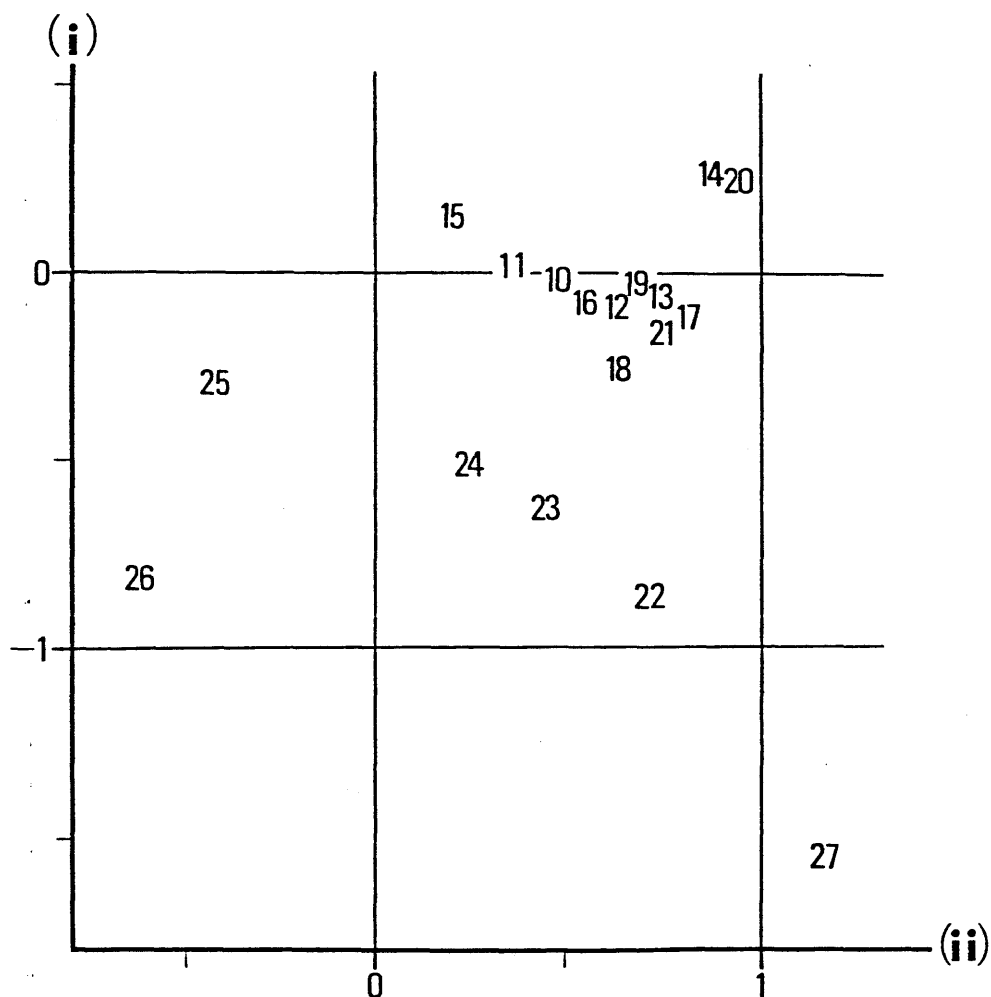


Fig. 24. South populations plotted on the first and second principal components.

27 Bali cattle, 22 and 23 Jawa of Indonesia, 24, 25 and 26 zebu type cattle, 11—21 Thai, Philippine, Taiwan, Malaysian and Sumatran natives.

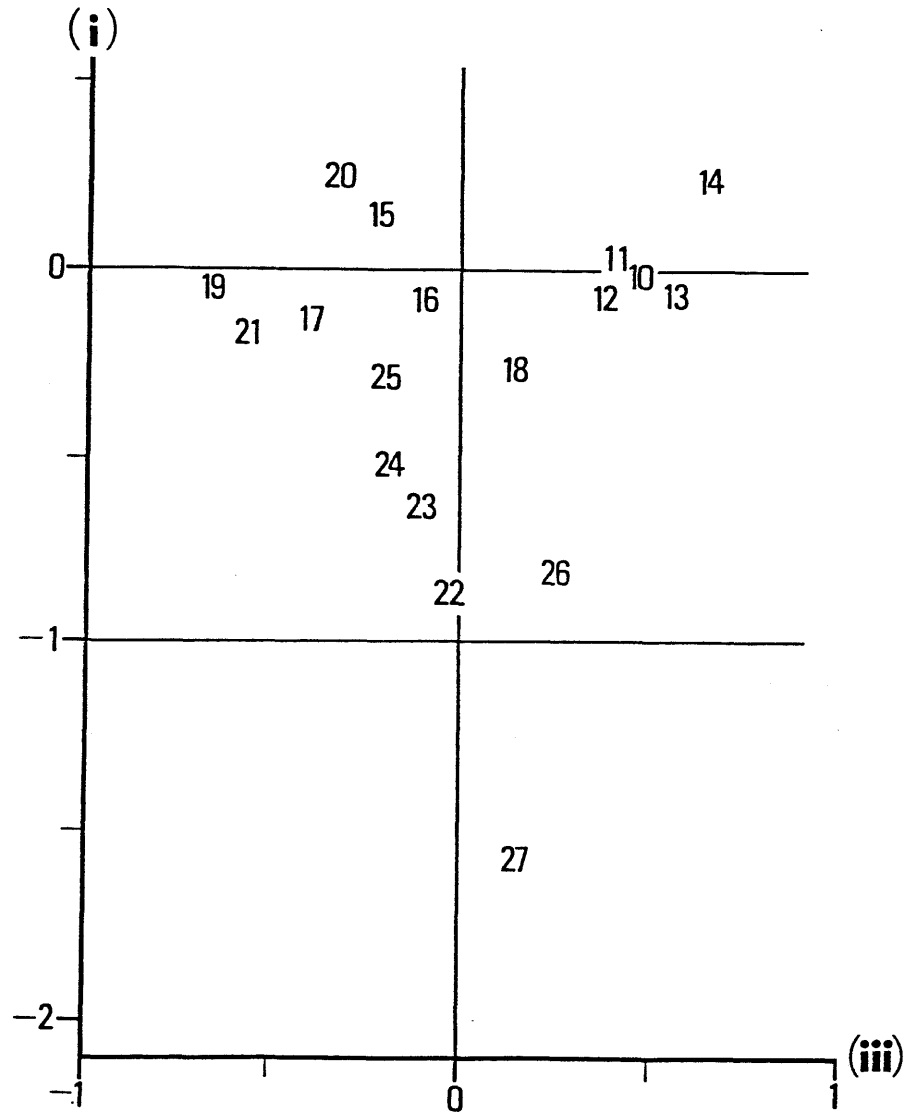


Fig. 25. South populations plotted on the first and third principal components. The third component accounts for the genetic differentiation between Taiwan-Philippine(10,11-12,13,14) and Malaysian-Sumatran(19,21-15,20) native populations.

VII 総括

東および東南アジア諸地域に広く分布している種々のタイプの家畜牛集団相互間における遺伝的分化の程度と遺伝的類縁関係をいくつかの方法によって明らかにした。そして、これらの家畜牛の系統分化の要因と成立過程について追求した。従来、東および東南アジア産家畜牛に関する系統学的研究には骨学的研究がいくつかあるが、これらの調査対象地の範囲や調査例数は限られており、総合的なあるいは詳細な系統関係は不明のままであった。本研究においては、東および東南アジア産の多数の家畜牛集団を中心として、さらにいくつかのヨーロッパ系およびゼブ系品種を加えて比較分析された。また、バリ牛の野生原種と想定されるバンラング（5～6個体）についても遺伝学的分析が実施された。

韓国、台湾、タイ国、マレーシア、フィリピンおよびインドネシアの諸地域で一般に

飼養されている家畜牛集団において毛色変異を観察した結果、次の点が明らかにされた（「Ⅱ章」）。東南アジア産在来牛における毛色変異は韓国産在来牛に、特に済州島産在来牛に豊富に保持されていると考えられた。済州島においては特定の毛色に対する人為的淘汰や品種化が存在しないことがこの要因と考えられた。済州島産在来牛の毛色変異における特徴は、背線に淡色の帯を有する個体が17%も存在することであり、これは原牛（*Bos primigenius*, aurochs）の毛色パターンに酷似する。このような毛色パターンは東南アジア産在来牛においてほとんど発見されることはない。一方、東南アジア産在来牛の毛色変異における特徴は、背線に沿った黒線、すなわち背線を有する個体が頻繁に発見されることおよびsocks状の四肢の白斑や臀部の白斑を有する個体も広い地域から発見されることにある。これらの毛色に関する特徴をすべて備えているのがバリ牛であり、バリ牛の毛色パ

ターンはバンテングのそれと一致する。東南アジア在来牛でしばしば発見されるこれらの毛色変異は、文献によれば、インドのゼブ牛にも一部存在する。家畜牛の毛色変異についての遺伝様式は充分に知られていないが、広汎な毛色変異の観察結果から観ると、東アジアの在来牛が原牛系の牛に類似した家畜牛であるのに対して、東南アジア産在来牛は明らかに別の系統の牛の影響を受けている。すなわち東南アジアの家畜牛はむしろバリ牛やゼブ牛に近縁であることが示唆される。従って、家畜牛に発見される毛色変異の多様性は、一般に家畜牛と呼ばれている牛の系統史研究が野生種における分化にまで遡って成されるべきことを示唆している。以下、毛色変異の特徴から大別される東アジア産およびヨーロッパ系家畜牛集団を北方系集団、そして東南アジア産およびゼブ系家畜牛集団を南方系集団と呼ぶことにする。

家畜牛に存在する Hbb 型 (ヘモグロビン β -鎖)

の電気泳動的変異として, Hbb-A, Hbb-B および Hbb-X が最も一般的に知られ, それぞれに対応する共優性遺伝子, Hbb^A, Hbb^B および Hbb^X, によって支配されている。β^A (Hbb-A) と β^B (Hbb-B) については蛋白質の一次構造レベルでの差異が明らかにされ, 3 個のアミノ酸残基置換の存在が報告されている。「四章」においてバリ牛に高頻度で出現する bovine hemoglobin β^{X Bali} (Hbb-X) の蛋白質一次構造が解析され, 従来報告された牛 β-鎖変異と比較された。

β^{X Bali} は β^A の 18 番目のアミノ酸残基であるリジンがヒスチジンに置換していることが明らかにされ, 他の残基における差異は発見されなかった。β^{A 18 Lys → His} は β^B にも存在し, β^{X Bali} は β^A と β^B の中間型 β-鎖であることが判明した。さらに, β^{X Bali}, β^A, β^B の進化過程を近縁種の β-鎖とのホモロジーによって類推すると, β^{X Bali} は β^A よりも β^B に近縁であり, β^{X Bali} と β^B の共通祖先は Lys → His 置換によって β^A から分化した後 β^{X Bali} と β^B に分化した

と考えられた。 β^A から β^B への進化途上に移行型変異である $\beta^{x \text{ Bali}}$ が存在し、それが一般家畜牛から別種とされ、一定の生殖的隔離も存在するとされるバリ牛に存在することは β^A と β^B の分化もまた古いことを意味する。従って、 β^A (Hbb-A)、 β^B (Hbb-B) および $\beta^{x \text{ Bali}}$ (Hbb-X) の集団中における出現状況から、その集団の概略的系系統関係を推定することは充分に意義のあることと結論される。

バリ牛がバンテングの家畜化型であることはこれらの地理的分布や外部形態における一致から一般に認められている。しかし、人為淘汰の対象とすりにくい遺伝的形質の比較は従来ほとんど成されていない。上述の β -鎖変異が家畜化された牛において起きた突然変異によるものでは無いことを証明することを主目的として、家畜牛であるバリ牛と野生牛であるバンテングの遺伝学的比較を多数の蛋白酶の電気泳動的変異を用いて実施した。この比較分析にはインドネシア産の種々の家畜

牛集団も遺伝学的比較の対照として加えられた(「IV章」)。Hbb-Xは調査された家畜牛集団の中でバリ牛集団のみに common allele として出現し、6個体のバンテングにおいても同様に common allele であった。バリ牛とバンテングのHbb型遺伝子構成に有意な差は認められなかった。また、バリ牛とバンテングに共通して分析された15遺伝子座の common alleles はすべて両者で一致し、バリ牛に存在した9多型遺伝子座の20種の変異の中にバンテングに発見された18種の変異がすべて含まれていた。バリ牛とバンテングの遺伝子構成の間に意味のある差異は発見されないので、少なくともバリ牛の主要な野生原種はバンテングであると結論され、バリ牛で分析された β^x_{Bali} とバンテングのHbb-Xが同一のものであると推定できた。一方、バリ牛(又はバンテング)とゼブ系品種(Ongole種)を比較すると、9多型遺伝子座のうち7遺伝子座で common alleles を異にしていった。またゼブ牛品種にHbb-Xは

発見された、 $Hbb-A$ と $Hbb-B$ による高度の多型が存在した。ゼブ牛とバリ牛又はバンテングの間の遺伝的分化が大きいことは明らかであった。

「Ⅲ章」および「Ⅳ章」での分析結果はアジア産家畜牛に一般に存在する3種の Hbb 型変異、 $Hbb-A$ 、 $Hbb-B$ および $Hbb-X$ 、のそれぞれに対応する3種類の野生種の存在を強く示すと同時に、ゼブ系牛における $Hbb-A$ と $Hbb-B$ による高度の多型現象が雑種化の結果であることも示している。

東および東南アジア諸地域の家畜牛集団における Hbb 型変異の分布からこれらの系統分化について分析した（「Ⅴ章」）。一般に北方系牛（原牛型家畜牛）が Hbb^A 、ゼブ牛が Hbb^A と Hbb^B の多型、そしてバリ牛又はバンテングが Hbb^X を有することに基づき、これらの典型牛種からのアジア産各家畜牛集団に対する遺伝的寄与率（それぞれ、 P_{Nor} 、 P_{Ind} および P_{Bal} とした。）を推定した。韓国および日本産

在来牛や品種は一部の例外を除き P_{Nor} が 75 ~ 100% の範囲にあり, P_{Bal} の値はいずれの集団でも無視できるかあるいはゼロであった。一方, 東南アジアの種々の家畜牛集団における P の値はさまざまであった。バリ牛を除く東南アジア産在来牛集団における P_{Bal} の値は 5 ~ 25% の範囲で地理的に広く分布し, 従来「黄牛」と総称された東南アジア産在来牛はバリ牛からの遺伝子を多少とも受け入れていると推定された。 P_{Nor} および P_{Ind} もまた東南アジア産家畜牛集団に無視できる値で広く分布する。多数の Hbb 型に関する従来の報告をまとめ地理的分布を図示すると, 東南アジアを除く世界各地の家畜牛は Hbb^A と Hbb^B の 2 型多型現象を示し, これらの家畜牛は北方系牛とゼブ牛の種々の混合とみることができる。ただし, アフリカ南部に広く分布した家畜牛には Hbb^A から突然変異によって生じた Hbb^C が低頻度であるが広く分布している。 Hbb 型変異の分布からみると, 東南アジア産の家畜

牛は世界でも例のない程遺伝的変異性に富む集団から成っていると推定された。

毛色変異の地理的分布(「II章」), 牛へモグロビン β -鎖蛋白質の一次構造比較(「III章」), バリ牛とバシテングの蛋白質・酵素の遺伝的多型の分析(「IV章」)およびHbb型遺伝子の地理的分布(「V章」)の研究結果は、いずれも北方系集団と南方系集団の間に大なる系統分化の存在する事、そして南方系集団における遺伝的分化が多様であることを示した。そこでこれら2グループの集団相互間における詳細な遺伝的関係を明らかにする目的で、主として東アジアおよび東南アジア産在雑牛集団から成る27個の家畜牛集団間の遺伝的分化の程度を推定した。27集団に共通して調査された3種の蛋白質多型遺伝子座と9血液型システム(24種の血液型因子が共通に分析されていた)から得られた遺伝子頻度を基礎データとして、27集団を遺伝的距離測定法と主成分分析法によって分析した。その結果、両

者の方法によって得られた結果に矛盾点はほとんどなかつたが、主成分分析法においてはいささかにいくつかの情報が得られた。北方系9集団と南方系18集団の間には一貫して大きな遺伝的分化の存在が示された。北方系集団は原牛型の牛に属すると考えられ、ゼブ牛や東南アジア産家畜牛からの遺伝的影響を強く受けたことはよいと結論された。一方、南方系集団相互間における遺伝的分化は北方系集団内のそれよりも明らかに大きく、また多様であった。主成分分析の結果によれば、このような南方系集団間における分化の要因が3種の遺伝子給源、すなわちゼブ牛、バリ牛、そしてさらに多分大陸部より移入したオーストラリアの家畜牛から種々の程度の遺伝的寄与を受けたことにあると推定された。東および東南アジア諸地域の家畜牛集団間の遺伝的分化は隔離機構によるものではなく、むしろ異なる遺伝子給源からの gene flow の程度によると結論される。

調査されたヨーロッパ系品種、ゼブ系品種、東アジアおよび東南アジア産家畜牛、合計27集団を遺伝的近縁度によって群別すると、(1)ヨーロッパ系品種、(2)韓国在来牛に代表される東アジア産家畜牛、(3)ゼブ牛品種、(4)台湾およびフィリピン在来牛、(5)タイ国、マレーシアおよびインドネシア産在来牛又は地方品種、および(6)バリ牛に存する。これら6群からそれぞれ1集団を抽出すればアジア産家畜牛に存在する遺伝的変異性のほとんどが、また世界の家畜牛の遺伝的変異性の大部分が代表されると推定される。

謝 辞

家畜の遺伝学的系統学的研究に従事する契機を与えられ、また不断の指導をして下さり、さらに本研究論文の校閲をして下さった京都大学霊長類研究所変異部門教授（前名古屋大学農学部助教授）野澤 謙先生に対し、ここに深く感謝いたします。また名古屋大学農学部家畜育種学教室教授 近藤恭司先生が与えられた一貫した御指導と寛大なる御援助なくして本研究はありえず、同先生に心より御礼申し上げます。

蛋白・酵素の分析において多大な技術的援助をして下さった東京農業大学家畜育種学研究室 天野 卓先生、蛋白の一次構造解析にあたり親切に御指導して下さいました京都大学霊長類研究所生化学部門教授 竹中 修、高橋 健治両先生と名古屋大学農学部食品物理化学教室 佐々木卓治先生、およびデータ計算において援助して下さいました岐阜大学農学部家禽

育種学教室 伊藤慎一先生に御礼申し上げま
す。また筆者が所属し、研究に従事して来た
名古屋大学農学部家畜育種学教室 富田武、
若杉 昇両先生が与えられた御援助に対しても
深く感謝の意を表します。

引用文献

阿部恒夫・大石孝雄・鈴木正三・天野卓・近藤恭司・野澤謙・並河鷹夫・熊崎一雄・古賀修・林田重幸・大塚田一 (1968). 東亜の在来家畜に関する研究. I. 東アジアにおける牛の血液型ならびに蛋白質の多型現象について. 日畜会報, 39:523-535.

Adams, H. R., E. M. Boyd, J. B. Wilson, A. Miller and T. H. J. Huisman (1968). The structure of goat hemoglobins.

III. Hemoglobin D, a β chain variant with one apparent amino acid substitution (21 Asp \rightarrow His). Arch. Biochem. Biophys., 127:398-405.

Bangham, A. D., (1957). Distribution of electrophoretically different hemoglobins among cattle breeds of Great Britain. Nature, 179:467-468.

Bangham, A. D., and B. S. Blumberg (1958). Distribution of electrophoretically different hemoglobins among some cattle breeds of Europe and Africa. Nature, 181:1551-1552.

Benjamin, B. R., and P. N. Bhat (1977). Chromosome studies on cattle with special reference to cross-breeding. Indian J. Anim. Sci., 47:4-7.

Boyer, S. H., P. Hathaway, F. Pascasio, J. Bordley, C. Orton and M. A. Naughton (1967). Differences in the amino acid sequences of tryptic peptides from three sheep hemoglobin β chains. J. Biol. Chem., 242:2211-2232.

Braend, M., (1972). Studies on the relationships between cattle breeds in Africa, Asia and Europe: evidence obtained by studies of blood groups and protein polymorphisms. World Rev. Anim. Prod., 8:9-14.

Braunitzer, G., and H. Köhler (1966). Zur phylogenie des Hämoglobinmoleküls. Untersuchungen am Hämoglobin des Schweines. Z. Physiol. Chem., 343:290-293.

Buvanendran, V., and D. Nugara (1968). Inherited differences in the hemoglobins of Sinhala cattle of Ceylon. Ceylon vet. J., 16:4-6.

Cabannes, R., and C. Serain (1955a). Hétérogénéité

de l'hémoglobine des bovidés. Identification électrophorétique de deux hémoglobines bovines. C. R. Soc. Biol., Paris, 149: 7-10.

Cabannes, R., and C. Serain (1955b). Etude électrophorétique des hémoglobines des mammifères domestiques d'Algérie. C. R. Soc. Biol., Paris, 149: 1193-1197.

Chernoff, A., and N. M. Pettit Jr. (1964). The amino acid composition of hemoglobin. III. A qualitative method for identifying abnormalities of the peptide chains of hemoglobin. Blood, 24: 750-756.

Clegg, J. B., M. A. Naughton and D. J. Weatherall (1966). Abnormal human hemoglobins: Separation and characterization of the α and β chains by chromatography, and the determination of two new variants, Hb Chesapeake and Hb J (Bangkok). J. Mol. Biol., 19: 91-108.

Coolidge, H. J., Jr. (1940). The Indo-Chinese Forest Ox or Kouprey. Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard Colledge, 54(6): 417-531.

Crestfield, A. M., S. Moor and W. H. Stein (1963).

The preparation and enzymatic hydrolysis of reduced

and S-carboxymethylated proteins. J. Biol. Chem.,
238: 622-627.

Crockett, J. R., M. Koger and H. L. Chapman, Jr., (1963).
Genetic variations in hemoglobins of beef cattle.
J. Anim. Sci., 22: 173-176.

Dayhoff, M. O. (ed.), (1972). Atlas of Protein
Sequence and Structure. Natnl. Biomed. Res.
Found., Washington D. C.

Dwaraknath, P. K., and B. K. Joshi (1971). A note
on bovine hemoglobin types in Rathi and Nagauri
cattle of Rajasthan. Indian J. Anim. Sci., 41: 784.

Edelhoch, H., (1967). Spectroscopic determination of
tryptophan and tyrosine in proteins. Biochemistry,
6: 1948-1954.

Edman, P., and A. Henschen (1975). Protein Sequence
Determination (S. B. Needleman, ed.), 2nd ed.,
pp. 232-279. Springer, N. Y.

Epstein, H., (1956). The origin of African der cattle,
with comments on the classification and evolution of
zebu cattle in general. Z. Tierzücht. Züchtbiol.,

66: 97-148.

Epstein, H., (1969). Domestic Animals of China.
Commonwealth Agric. Bureaux, Farnham Royal, Bucks,
Eng.

Fayed, M. M. B., B. K. Singh, P. Basaviah and P. G. Nair
(1970). Blood protein polymorphism in Indian
cattle and Buffaloes. XVIIIth Intl. Dairy Congr.,
IE: 487.

Fischer, H., (1969). Die Chromosomensätze des Bali-
Rindes (Bibos banteng) und des Gayal (Bibos frontalis)
Z. Tierzücht. Züchtbiol., 86: 52-57.

Gahne, B., (1963). Genetic variation of phosphatase in
cattle serum. Nature, 199: 305-306.

Gahne, B., R. K. Juneja and J. Grolmus (1977). Horizontal
polyacrylamide gradient gel electrophoresis for the
simultaneous phenotyping of transferrin, albumin and
post-albumin in blood plasma of cattle. Anim. Blood
Grps. biochem. Genet., 8: 127-137.

Gebicke-Härter, P. J., and H. Gelderman (1977). Inheritance
of amylases in blood serum of cattle. Biochem. Genet.,

15: 59-73.

Gray, A. P., (1972). Mammalian Hybrids. A check-
List with Bibliography. Technical Communication No.10
of the Commonwealth Bureau of Animal Breeding and
Genetics, Edinburgh. 2nd ed. Commonwealth Agric.
Bureaux, Farnham Royal, Slough SL2 3BN, Eng.

Grosclaude, F., G. Guérin and G. Houlier (1979).

The genetic map of the B system of cattle blood groups
as observed in French breeds. Anim. Blood Grps.
biochem. Genet., 10: 199-218.

林田重幸・大塚周一 (1967). 見島牛の体型.

日本在来家畜調査団報告, 2: 62-65.

名古屋畜産学研究所.

Hesselholt, M., B. Larsen, P. B. Nielsen and B. Palludan
(1965). Studies on blood groups in cattle, horses
and pigs. Proc. 9th Europ. Conf. Anim. Blood Grps.
(Prague): 49-61.

Higham, C. F. W., and B. F. Leach (1971). An early
center of bovine husbandry in southeast Asia.
Science, 172: 54-56.

Hopkinson, P. A., M. A. Mestriner, J. Cortner and H. Harris (1973). Esterase D: a new human polymorphism. *Ann. Hum. Genet.*, 37:119-137.

Howard, M. M., (1961-1962). The early domestication of cattle and the determination of their remains. *Z. Tierzücht. Züchtbiol.*, 76: 252-264.

Huisman, T. H. J., H. R. Adams, M. O. Dimmock, W. E. Edwards and J. B. Wilson (1967). The structure of goat hemoglobins. I. Structural studies of the β chains of hemoglobins of normal and anemic goats. *J. Biol. Chem.*, 242: 2534-2541.

Jauregui-Adell, J., and J. Marti (1975). Acidic cleavage of the aspartyl-proline bond and the limitations of the reaction. *Anal. Biochem.*, 69: 468-473.

Jewell, P. A., (1962). Changes in size and type of cattle from prehistoric to mediaeval times in Britain. *Z. Tierzücht. Züchtbiol.*, 77: 159-167.

加茂儀一 (1973). 「家畜文化史」法政大学出版社.

Karp, G. W., and H. E. Sutton (1967). Some new

phenotypes of human red cell acid phosphatase.

Amer. J. Hum. Genet., 19:54-62.

Keller, C., (1919). Die Stammengeschichte unserer Haustier, 2 Auflage (加茂儀一訳「家畜系統史」1977, 第7刷. 岩波書店, 東京.)

Khanna, N. D., C. Ram, K. N. Tandon and S. S. Prabhu (1970). Studies on biochemical polymorphism in bovines. I. Hemoglobin variations in Mariana breed of cattle. J. Genet., 60:159-163.

Kidd, K. K., W. H. Stone, C. Crimella, C. Carenzi, M. Casati and G. Rognoni (1980). Immunogenetic and population genetic analyses of Iberian cattle. Anim. Blood Grps. biochem. Genet., 11: 21-38.

Kieffer, N. M., and T. C. Cartwright (1968). Sex chromosome polymorphism in domestic cattle. J. Hered., 59:34-36.

木原靖博・松川正・石倉文夫・富田武・印牧美佐生・林田重幸・大塚国一・西中川駿 (1965). 和牛の血液型に関する研究. 8. 見島牛の血液型について. 中国農試報告, B13:

57-64.

木村 重信 (1971). 「はじめにイヌ - シアリス」
岩波新書, 岩波書店, 東京.

Lalthantluanga, R., and G. Braunitzer (1981). The
primary structure of the β^I - and β^{II} -chains of yak
hemoglobins (*Bovidae*). *Hoppe-Seyler's Z. Physiol.*
Chem., 362: 1405-1409.

Makaveyef, T., (1968). Studies on the polymorphism
of hemoglobins, transferrins, albumins and serum
amylases in Bulgarian cattle breeds. *Proc. 11th Europ.*
Conf. Anim. Blood Grps. Biochem. Polymorph.
(Warsaw) : 239-242.

Mangalraj, D., V. Satchidanandam and K. T. K. Nambiar
(1968). Hemoglobin polymorphism in cattle.
Indian vet. J., 45: 996-1002.

Manwell, C., and C. M. A. Baker (1976). Protein
polymorphisms in domesticated species: evidence for
hybrid origin? *Population Genetics and Ecology*
(*Proc. of the Conf. in Israel, 1975. S. Karlin*
and E. Nevo, eds.) pp. 105-139. *Acad. Press, N. Y.*

Mason, I. L., (1969). A World Dictionary of Livestock Breeds, Types and Varieties. 2nd ed. Commonwealth Agric. Bureaux, Eng.

Matsuda, Y., T. Namikawa, K. Kondo, H. Martojo (1980). A study on karyotypes of the Bali cattle. The origin and phylogeny of Indonesian Native Livestock (Report by Grant-in-Aid for Overseas Scientific Survey, No.404315), PP. 29-33. The Research Group of Overseas Scientific Survey.

望月滝三 (1927a). 東方亜細亜ニ於ケル家畜牛ノ系統的研究. 日畜会報, 2: 187-239.

望月滝三 (1927b). 胎児ノ頭蓋骨ヨリ見テル東方亜細亜大陸家畜牛ノ系統的研究. 日畜会報, 2: 329-336.

本脇和郎・米川博道 (1982). マウスの亜種分化と実験動物化. 「Domesticationの生態学と遺伝学」, PP. 66-82. 京都大学霊長類研究所.

Naik, S. N., and L. D. Sanghvi (1965). A new hemoglobin variant in zebu cattle. Proc. 9th Europ. Anim. Blood Grps. Conf. (Prague) : 295-299.

Naik, S. N., P. K. Sukumaran and L. D. Sanghvi (1965).

A note on blood groups and hemoglobin variants in zebu cattle. Anim. Prod., 7:275-277.

Naik, S. N., P. K. Sukumaran and L. D. Sanghvi (1969).

Hemoglobin polymorphism in Indian zebu cattle.

Heredity, Lond., 24:239-247.

並河鷹夫・阿部恒夫(1970). 韓国在来牛にお

ける毛色変異と血液型および血液蛋白の多
型現象. 在来家畜調査団報告, 4:69-81.

名古屋畜産学研究所.

Namikawa, T., (1972). Genetic similarities among
seven cattle populations of eastern Asia and Holstein
breed. SABRAO Newslett., 4:17-25.

並河鷹夫(1972). トカラ群島における牛の血

液型調査および体尺測定. 在来家畜調査
団報告, 5:86-90. 名古屋畜産学研究所.

並河鷹夫・天野卓(1974). タイ国在来牛の

遺伝子構成と東アジア家畜牛における遺伝
的類縁関係. 在来家畜研究会報告, 6:60-78.

名古屋畜産学研究所.

並河鷹夫・天野卓・T. I. Azmi・M. Hilmi (1976).

西マレーシア家畜牛における毛色変異と遺伝子構成について。在来家畜研究会報告, 7: 84-92. 名古屋畜産学研究所。

Namikawa, T., and W. Widodo (1978). Electrophoretic variations of hemoglobin and serum albumin in the Indonesian cattle including Bali cattle (Bos banteng). Jap. J. Zootech. Sci., 49: 817-827.

並河鷹夫・天野卓・J. S. Masangkay (1978).

フィリピン在来牛の毛色, 血液型, 血液蛋白・酵素の変異。在来家畜研究会報告, 8: 33-39. 名古屋畜産学研究所。

並河鷹夫 (1980). 遺伝学より見た牛の家畜化と系統史。日畜会報, 51: 235-246.

Namikawa, T., Y. Matsuda, K. Kondo, B. Pangestu and H. Martojo (1980). Blood groups and blood protein polymorphisms of different types of cattle in Indonesia. The Origin and Pylogeny of Indonesian Native Livestock (Report by Grant-in-Aid for Overseas Scientific Survey, No. 404315) PP.35-45. The Research

Group of Overseas Scientific Survey.

Namikawa, T., (1981). Geographic distribution of bovine hemoglobin- β (Hbb) alleles and the phylogenetic analysis of the cattle in Eastern Asia. *Z. Tierzücht. Züchtbiol.*, 98:151-159.

日本ホルスタイン登録協会 (1966). 昭和42年度乳牛血液型調査事業の成績. 日本ホルスタイン登録協会.

西田隆雄 (1974). 野鶏の Domestication. *化学と生物*, 12:319-328.

西田隆雄[✓] (1974). タイ国における在来鶏と野鶏の遺伝的多型. (野澤謙・藤尾教・渡辺誠喜・西田恂子) 在来家畜研究会報告, 6:144-159. 名古屋畜産学研究所.

野澤謙 (1967). 見島牛集団の近交度と遺伝子型頻度. 日本在来家畜調査団報告, 2:73-78. 名古屋畜産学研究所.

Nozawa, K., (1972). Recent advances in the phylogenetic studies on the native livestock in Japan and its adjacent localities. *World Rev. Anim. Prod.*, 8:18-26.

野澤謙 (1972). 小笠原諸島の家畜について. 在来家畜調査団報告, 5:41-47. 名古屋

畜産学研究所.

野澤 謙 (1975). 家畜化と集団遺伝学.

日畜会報, 46: 549-557.

野澤 謙 (1978). 「畜産大事典 (内藤元男
監修)」 pp. 1-17. 養賢堂, 東京.

Osterhoff, D. R., (1975). Hemoglobin types in
African cattle. J. S. Afr. vet. Ass., 46: 185-189.

Payne, W. J. A., (1970). Cattle Production in
the Tropics. Vol. 1, General Introduction and Breeds
and Breeding. Longman, Lond.

Payne, W. J. A., and D. H. L. Rollinson (1973).
Bali cattle. World Anim. Rev., 7: 13-21.

Payne, W. J. A., and D. H. L. Rollinson (1976).
Madura cattle. Z. Tierzucht. Züchtbiol., 93: 89-100.

Phillips, R. W., I. A. Tolstoy and R. G. Johnson (1946).
Yaks and Yak-cattle hybrids in Asia. J. Hered.,
37: 162-170, 206-215.

Phillips, R. W., (1961). World distribution of the
major types of cattle. J. Hered., 52: 207-213.

Raffles, T. S., (1816). The History of Jawa, Historical

reprints, Kuala Lumpur. Oxford Univ. Press.

2 vols., 1965. (W. J. A. Payne and D. H. L.

Rollinson, World Anim. Rev., 7: 13-21. (1973) ↓ 引用)

Reed, C., (1961-1962). Osteological evidences for prehistoric domestication in south^{we}stern Asia.

Z. Tierzücht. Züchtbiol., 76: 31-38.

Schroeder, W. A., J. R. Shelton, J. B. Shelton, B. Robberson

and D. R. Babin (1967). A comparison of amino acid sequences in the β -chains of adult bovine hemoglobin

A and B. Arch. Biochem. Biophys., 120: 124-135.

Schroeder, W. A., J. R. Shelton, J. B. Shelton, T. H. J.

Huisman, L. L. Smith and W. R. Carr (1972).

Amino acid sequences in the β -Chain of adult bovine hemoglobins C-Rhodesia and D-Zambia. Arch. Biochem.

Biophys., 152: 222-232.

Schräffel, J., A. Kúbek and V. Glasnák (1968). Serum

ceruloplasmin polymorphism in cattle. XIth Europ.

Conf. Anim. Blood Grps. biochem. Polymorph. (Warsaw)

: 207-210.

Schwellunus, M., and Guérin (1977). Difference between

the Hb C variants in Brahman and in indigenous southern African cattle breeds. *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.*, 8: 161-169.

Searle, A. G., (1968). *Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals*. Logos Press, Lond.

Sen, A., D. Roy, S. Bhattacharya and N. C. Deb (1966). Hemoglobins of Indian zebu cattle and the Indian buffalo. *J. Anim. Sci.*, 25: 445-448.

Senn, J., (1972). Das einheimische koreanische Rind (Südkorea). *Z. Tierzücht. Züchtbiol.*, 89: 312-322.

芝田清吾 (1969). 「日本百代家畜史の研究」
学術書出版会, 東京.

Show, C. R., and R. Prasad (1970). Starch gel electrophoresis of enzymes: a compilation of recipes. *Biochem. Genet.*, 4: 297-320.

Shreffler, D. C., and G. W. Salisbury (1959). Distribution and inheritance of hemoglobin variants in American cattle. *J. Dairy Sci.*, 42: 1147-1156.

Simoons, E. J., and E. S. Simoons (1968). *A Ceremonial Ox of India*. Univ. of Wisconsin Press, Madison,

Milwaukee, Lond.

Singh, H., and N. D. Khanna (1973). Hemoglobin-C in Kumaoni-Hill cattle. Indian vet. J., 50:239-241.

Singh, H., and P. N. Bhat (1981). Phylogenetic relationship between Indian cattle breeds.

Indian J. Anim. Sci., 51:691-697.

Sokal, R. R., and P. H. A. Sneath (1963).

Principles of Numerical Taxonomy.

W. H. Freeman and Company, San Franc. and Lond.

Teale, F. W. J., (1959). Cleavage of the haem-protein link by acid methylethylketone. Biochim. Biophys. acta, 35:543.

富田 武 (1967). 見島牛の血液型. 日本在来家畜調査団報告, 2:67-72. 名古屋畜産学研究所.

Tucker, E. M., and M. Crowley (1978). NADH diaphorase as a genetic marker for sheep red cells.

Anim. Blood Grps. biochem. Genet., 9:161-167.

Villegas, V. S., (1965). Types and Breeds of Farm Animals. Philippine Education Company, Manila.

Waley, S. G., and J. Watson (1953). The action of trypsin on polylysine. *Biochem. J.*, 55: 328-337.

Wilson, J. B., W. C. Edwards, M. MacDaniel, M. M. Dobbs and T. H. J. Huisman (1966). The structure of sheep hemoglobins. II. The amino acid composition of the tryptic peptides of the non- α chains of hemoglobin A, B, C, and F. *Arch. Biochem. Biophys.*, 115: 385-400.

Wilson, J. B., A. Miller and T. H. J. Huisman (1970). Production of hemoglobin C in the moufflon (*Ovis musimon* Pallas, 1811) and the barbary sheep (*Ammotragus lervia* Pallas, 1777) during experimental anemia: Amino acid composition of tryptic peptides from the β^B and β^C chains. *Biochem. Genet.*, 4: 677-688.

Wrightstone, R. N., J. B. Wilson, A. Miller and T. H. J. Huisman (1970). The structure of goat hemoglobins. IV. A third β chain variant (β^E) with three apparent amino acid substitutions. *Arch. Biochem. Biophys.*, 138: 451-456.

山根甚信・加藤浩 (1936). 胸椎の形態より観

たゝ東部亜細亞家牛の系統に就て。

動物学雑誌, 48: 705-716.

山根甚信 (1943). 「東印度の畜産」

養賢堂, 東京.

Zawadowsky, M. M., (1931). Zebu-yak hybrids.

Sterility of bulls, fertility of cows and material
on the genetics of zebu-yak hybrids. J. Hered.,
22: 296-313.

Zeuner, F. E., (1953). The colour of the wild
cattle of Lascaux. Man, 53: 68-69.

Zeuner, F. E., (1963). A History of Domesticated
Animals. Happer and Row, N. Y., Evanston.

報 文 目 録

1. Oishi, T., T. Abe, S. Suzuki, and T. Namikawa (1968).

Hemoglobin polymorphisms in East Asian Cattle and Formosan water buffalo. Immunogenet. Lett., 5:170-173.

2. 阿部恒夫・大石孝雄・鈴木正三・天野卓・

近藤恭司・野澤謙・並河鷹夫・熊崎一雄・古賀修・林田重幸・大塚圭一 (1968).

東亜の在来家畜に関する研究. I. 東アジアにおける牛の血液型ならびに蛋白質の多型現象について. 日畜会報, 39:523-535.

3. 並河鷹夫・阿部恒夫 (1970). 韓国在来牛にお

ける毛色変異と血液型および血液蛋白質の多型現象. 在来家畜調査団報告, 4:69-81. 名古屋畜産学研究所.

4. Namikawa, T., (1972). Genetic similarities among seven cattle populations of eastern Asia and Holstein breed. SABRAO Newsllett., 4:17-25.

5. 並河鷹夫 (1972). トカラ群島における牛の血

- 液型調査および体尺測定。 在来家畜調査団報告, 5: 86-90. 名古屋畜産学研究所.
6. 並河鷹夫・天野卓 (1974). タイ国在来牛の遺伝子構成と東アジア家畜牛における遺伝的類縁関係。 在来家畜研究会報告, 6: 60-78. 名古屋畜産学研究所.
7. Nozawa, K., T. Shotake, and T. Namikawa (1975). Gene constitution and phylogenetic inter-relationships among native livestock in Japan and its adjacent areas, with special reference to native horses and cattle. JIBP Synthesis Vol. 5, Gene Conservation. pp. 130-137. Jap. Committee for IBP. Univ. Tokyo Press.
8. 並河鷹夫・天野卓・T. I. Azmi・M. Hilmi (1976). 西マレーシア家畜牛における毛色変異と遺伝子構成について。 在来家畜研究会報告, 7: 84-92. 名古屋畜産学研究所.
9. 並河鷹夫・天野卓・J. S. Masangkay (1978). フィリピン在来牛の毛色, 血液型, 血液蛋白・酵素の変異。 在来家畜研究会

報告, 8:33-39. 名古屋畜産学研究所.

10. Namikawa, T., and W. Widodo (1978). Electrophoretic variations of hemoglobin and serum albumin in the Indonesian cattle including Bali cattle (*Bos banteng*). *Jap. J. Zootech. Sci.*, 49:817-827.
11. 並河鷹夫 (1980). 遺伝学よりみた牛の家畜化と系統史 (総説). *日畜会報*, 51:235-246.
12. Namikawa, T., Y. Matsuda, K. Kondo, B. Pangestu, and H. Mantojo (1980). Blood groups and blood protein polymorphisms of different types of cattle in Indonesia. The Origin and Phylogeny of Indonesian Native Livestock (Report by Grant-in-Aid for Overseas Scientific Survey, No. 404315): 35-45. The Research Group of Overseas Scientific Survey.
13. 並河鷹夫 (1981). 家畜牛におけるヘモグロビン- β 鎖の変異—特にバリ牛型変異 (β^{Bali}) を中心として. *ABRI*, 9:1-5.
14. Namikawa, T., (1981). Geographic distribution of bovine hemoglobin-beta (Hbb) alleles and the

phylogenetic analysis of the cattle in Eastern Asia.

Z. Tierzucht. Züchtbiol., 98:151-159.

15. 並河 鷹夫 (1982). 遺传的蛋白変異, 特にヘモグロビン型変異からみた家畜牛の起源.
「Domesticationの生態学と遺伝学」京都大学
霊長類研究所.