

《総 説》

ホロホロチョウの産卵生理

小 川 博

東京農業大学農学部畜産学科, 神奈川県厚木市船子 1737 243-0034

ホロホロチョウ (Guineafowl, *Numida meleagris*) における卵の特徴と産卵の生理機構は以下の通りである。

1. ホロホロチョウ卵は、鶏卵と比較すると小さく、形はやや丸みをおびている。卵殻が厚く、加圧強度が著しく大である。卵殻に含まれるマグネシウムが鶏卵より多い。卵白が全卵に占める割合は鶏卵よりも小さく、卵殻重量の割合は大である。
2. 卵胞の急速成長の所要日数はニワトリとほぼ同じであるが、1日に複数個の卵胞が急速成長を開始する場合がある。卵巣ステロイドホルモンの血中濃度は、ニワトリで報告されている値に比べ大差ない。
3. 卵管は、成長初期には体重増加とあいまって増大し、ニワトリより大きい産卵期では小さい。4-5週齢時におけるエストロゲン注射による卵管重量の増加反応は、ニワトリよりも若干劣る。卵管の全長に対する卵白分泌部の長さの比率は、ニワトリよりも若干小さい。
4. 卵管膨大部にはエストロゲンのレセプターが存在し、その結合容量は、卵白形成時には非形成時よりも大となるが、ニワトリよりも少ない。
5. 放卵間隔は平均 24 時間 22 分で、放卵後 15 分以内に次の排卵が行われる。卵の卵管各部の通過時間は他の家禽と大差はない。
6. 血漿中のカルシウム、リン、マグネシウムは卵殻形成時に次第に減少する。いずれも無機のもの割合がニワトリよりも大である。
7. 卵管子宮部の粘膜組織には鰹後腺ホルモンおよび副甲状腺ホルモンのレセプターが存在し、その結合親和性並びに結合能が卵殻形成時に変化する。
8. 子宮部滞留初期に起こる卵膨張の程度がニワトリよりも小さい。卵殻膜に沈着するミネラル量がニワトリよりも大であり、ミネラル濃度の増加の様相がニワトリとは若干異なり、マグネシウム濃度は子宮部滞留 14 時間以降ニワトリよりも高い。
9. 膨大部及び子宮部の粘膜のヒダの状況がニワトリとは異なる。
10. 光周期の長短が産卵開始に及ぼす効果の差がニワトリよりも大である。いろいろな光周期下において、1日のうちの放卵時間帯はニワトリよりも長い。

キーワード: ホロホロチョウ, ニワトリ, 産卵生理, 卵形成

はじめに

ホロホロチョウは、原産地であるアフリカの国々において食鳥として重要視されている (Agwunobi and Ekpenyong, 1990) だけでなく、ヨーロッパの国々において、

古くから食鳥や猟鳥として飼育されており、現在ではフランス、イタリア、ロシア及びハンガリー等の国々において、大規模な飼育が行われている (Board on Science and Technology for International Development, 1991)。

一方、ホロホロチョウの卵は鶏卵と異なる様々な特徴を有していることから、採卵用の家禽としても有望な存在である。従って、今後ホロホロチョウを家禽として有効に利用するためには、その生理的な特性を理解した上

で、適切な飼育管理の方法を確立する必要がある。

本稿ではホロホロチョウの卵がどのような特徴を有し、それがどのような生理機構によって形成されるのかという点を中心に述べる。

1. ホロホロチョウについて

ホロホロチョウと名の付く鳥は、キジ目ホロホロチョウ科の鳥で、表1に示したようにクロホロホロチョウ (*Phasidus niger*)、ムナジロホロホロチョウ (*Agelastes meleagrides*)、ホロホロチョウ (*Numida meleagris*)、カンムリホロホロチョウ (*Guttera edouardi*)、コカンムリホロホロチョウ (*Guttera plumifera*)、ケニアカンムリホロホロチョウ (*Guttera pucherani*) およびフサホロホロチョウ (*Acryllium vulturinum*) の5属7種に分類される (山階, 1986)。これらのうち、ホロホロチョウとして広く世界中で飼育されているものは、主にホロホロチョウ属のホロホロチョウで、ギニア地方の一亜種である *Numida meleagris galeata* が家禽化されたものであるといわれている (Northeastern Region Agricultural Research Service, 1976 ; Board on Science and Technology for International Development, 1991)。ホロホロチョウは、元来、灰紫色の羽根に白い斑点が全体に分布する真珠斑と呼ばれる羽装を有しているが、ナイジェリアには Pearl, Black, Ash 及び White と呼ばれる羽装

の品種がいて、その成長、産卵能力および産肉性などが調べられている (Ayorinde *et al.*, 1988 ; Ayorinde, 1989 ; Ayorinde *et al.*, 1989)。世界的には真珠斑 (Pearl)、白色 (White) およびラベンダー (Lavender) と呼ばれる真珠斑と白色の中間の羽装を有する品種が広く飼育されている。

2. 卵の形質と主な特徴

ホロホロチョウ卵の重量は、ナイジェリアで飼育されているものでは孵化後3年経過したものでも40gに満たない (Ayorinde *et al.*, 1989)。我が国において飼育されているものでは、1975年にホロホロチョウ卵について調査した報告によると、全卵重量が39.2g (山中と古川, 1975) および43.49g (村山, 1978) の記載が認められる。最近では、Galor 社系のホロホロチョウにおいて、30週齢時に41.4gと同週齢の白色レグホーン種系の産卵鶏の58.6gに比して小さいが (小川ら, 2000)、40週齢では約50g、50週齢以降では約57gにまで達する (小川, 2002) ことが報告されている。その形は卵形係数で示すと0.77と同じ週齢の白色レグホーンの卵の0.72と比して球形に近い (小川ら, 2000)。また、ホロホロチョウの卵殻は約0.5mm (卵殻膜を除く) と、ニワトリと比べて厚い (小川ら, 2000)。従って、卵殻は著しく強靱で (Petersen and Tyler, 1966)、小川ら (2000) は破壊強度が約10 kg/

表 1. ホロホロチョウの分類

属 名	和 名 英 名 学 名
クロホロホロチョウ属 Genus <i>Phasidus</i>	クロホロホロチョウ Black guinea fowl <i>Phasidus niger</i>
ムナジロホロホロチョウ属 Genus <i>Agelastes</i>	ムナジロホロホロチョウ White-breasted guinea fowl <i>Agelastes meleagrides</i>
ホロホロチョウ属 Genus <i>Numida</i>	ホロホロチョウ Helmet guinea fowl <i>Numida meleagris</i>
カンムリホロホロチョウ属 Genus <i>Guttera</i>	コカンムリホロホロチョウ Plumed guinea fowl <i>Guttera plumifera</i> カンムリホロホロチョウ Crested guinea fowl <i>Guttera edouardi</i> ケニアカンムリホロホロチョウ Kenya crested guinea fowl <i>Guttera pucherani</i>
フサホロホロチョウ属 Genus <i>Acryllium</i>	フサホロホロチョウ Vulturine guinea fowl <i>Acryllium vulturinum</i>

山階 (1986) による

cm²であったと報告している。また、卵殻が厚いことは割れにくいだけでなく、品質の低下が遅いこと(村山, 1978; 村山と川端, 1978)にも関係する。卵殻に含まれる主要なミネラルの濃度は、カルシウムとリンがホロホロチョウと白色レグホーンでは同程度であるのに対し、マグネシウムはホロホロチョウでは5.2~5.3 µg/mg shell と白色レグホーンの3.4~3.5 µg/mg shell より高い(小川ら, 2000)。卵殻の強度が高い卵の卵殻中のMg濃度が高いことが、ニワトリにおいて指摘されており(Brooks and Hale, 1955)、ホロホロチョウにおいても卵殻中のMg含量が多いことと卵殻強度が高いことには何らかの関係があるかもしれない。

卵の内容物は、卵黄に対する卵白の割合が小さく(小川ら, 2000; 山中と古川, 1975; 村山と川端, 1978)、栄養的には卵黄中に含まれるコレステロール濃度がニワトリ、キジ、ウズラ、シチメンチョウ、アヒル及びガチョウより低いという報告がある(Bair and Marion, 1978; Yamanaka *et al.*, 1981)が、ニワトリよりも高いという報告(Oguntona and Hughes, 1988)もあり、この点については飼育条件を考慮した検討が必要と思われる。また、卵黄中の不飽和脂肪酸含量が多く、特に鶏卵と比較するとリノール酸やアラキドン酸を多量に含むこと(Oguntona and Hughes, 1988)などの特徴を有している。

3. 卵胞の急速成長

産卵中のニワトリの卵巣には、直径6~35 mm程度の黄色卵胞と呼ばれる数個の卵胞、直径6 mm以下の白色卵胞と呼ばれる多数の卵胞(Gilbert, 1971)及び数個の排卵後卵胞が認められる。これらの卵胞の内、白色卵胞は排卵の時期が近づくと肝臓で合成される卵黄前駆物質が血液により運ばれ、卵黄として蓄積されて6~12日間で排卵に至る(Warren and Conrad, 1939; Zakaria *et al.*, 1983; Imai, 1972)。

このような卵胞の急速成長は、主に鳥に脂溶性の色素を投与すると卵黄中に色素輪が生じることから調べられているが、この方法により調べられた卵胞の急速成長日数は、ウズラでは4~8日(Bacon and Koontz, 1971; 桑山ら, 2002)とニワトリより短く、シチメンチョウでは11~13日(Bacon and Chermis, 1968)とニワトリより長いのにに対し、ホロホロチョウでは7~11日(Ogawa *et al.*, 1996b)とニワトリと大差ない。しかしながら、卵黄を蓄積して最大となった卵胞が排卵されると、ニワトリでは通常白色卵胞の1つが急速成長相へと転移する(Zakaria *et al.*, 1984)のに対し、ホロホロチョウにおいては同じクラッチ内に異なった数の色素輪が認められる

例があることから、複数の卵が同じ日に急速成長相に移行する場合があるものと思われる(Ogawa *et al.*, 1996b)。

4. 卵管の発達とエストロゲンに対する反応性

若齢のニワトリにエストロゲンを投与すると、卵管重量が著しく増加すること(Munro and Kosin, 1943; Brant and Nalbandov, 1956)や、アルブミンの分泌が促進されることが古くから知られている(Brant and Nalbandov, 1956)。このことから、ホロホロチョウ卵の卵白量が少ないことには、エストロゲンの分泌やエストロゲンに対する卵管の反応性が関係しているのかもしれない。

ホロホロチョウを長日条件で飼育すると18週齢には産卵を開始し(Ogawa *et al.*, 1993)、産卵中のホロホロチョウの卵管は、重量約50 g、全長約60 cmとニワトリの卵管が重量約65 g、全長約70 cmであるのに比べて小さい(Ogawa *et al.*, 1996)。また、ホロホロチョウの卵管重量は、孵化直後ではニワトリよりも小さいが、4週齢ではニワトリよりも大きくなる。(小川ら, 1998)。この間、血中エストラジオールレベルはニワトリよりも低く、成長初期(4~5週齢)に、実験開始時の週齢または卵管重量をニワトリと対応させてジェチルスチルベストロールを筋肉注射しても、卵管重量増加反応はホロホロチョウのほうが若干劣る(小川ら, 1998)。このことから、10週齢までの期間における卵管重量が白色レグホーンよりホロホロチョウにおいて大であることは、ホロホロチョウの体重が白色レグホーンより大きいことに関連することであって、血漿エストラジオール濃度や卵管のエストロゲンに対する反応性に起因するものではないと考えられる。

5. 卵白分泌部(膨大部)のエストロゲンレセプターの結合性

産卵中の鳥の血中エストラジオール濃度は、ホロホロチョウ(小川ら, 1990)とニワトリ(Shahabi *et al.*, 1975; 河野ら, 1982)では同程度である。一方、卵管膨大部組織の細胞質画分と核画分のエストロゲンレセプターは、ホロホロチョウとニワトリには結合特異性に差がなく、結合親和性にも変化が認められないが、結合能はホロホロチョウとニワトリのいずれも膨大部が卵白を分泌している時期に高いことと、卵白分泌中か否かに関わらず、ホロホロチョウの方がニワトリよりも低い(Ogawa *et al.*, 2000b)。このことから、膨大部におけるエストロゲンレセプターの結合性の差違が、ホロホロチョウ卵の卵白量が少ないことと関連しているものと思われる。

6. 放卵と排卵の時間的關係および 卵の卵管内通過時間

鳥類において、排卵された卵子は卵管の漏斗部 (Infundibulum) に取り込まれる。次いで、膨大部 (Magnum) において卵白を形成する物質の分泌を受け、峡部 (Isthmus) において卵殻膜が形成される。さらに、子宮部 (Uterus) において卵白部が完成し、卵殻が形成され、膣部 (Vagina) を通過して放卵される (Romanoff and Romanoff, 1949 a)。卵管の長さや重量は鳥の体格によって異なるが、ホロホロチョウでは約 60 cm, 約 50 g とニワトリの約 70 cm, 約 65 g と比べて小さく、卵管の全長に対する各部位の割合を比較すると、ホロホロチョウでは膨大部が 46.9% とニワトリの 49.9% に対して小さい (Ogawa *et al.*, 1996 a)。また、卵が卵管漏斗部、膨大部、峡部および子宮部に滞留する時間は、ホロホロチョウではそれぞれ 15-30 分, 2 時間 15-45 分, 1 時間および 19 時間 52 分~20 時間 52 分である (Ogawa *et al.*, 1996 a) のに対し、ニワトリでは、漏斗部が 5~40 分、膨大部が 2 時間 45 分~3 時間、峡部が 1 時間 5~35 分および子宮部が 19 時間 33 分~21 時間 44 分 (Warren and Scott, 1935) と大きな違いは認められない。同様にシチメンチョウ (Wolford *et al.*, 1964), ウズラ (Woodard and Mather, 1964) およびアヒル (Simmons and Hetzel, 1983) と比較すると、漏斗部と膨大部の滞留時間には大きな違いはないが、ウズラとアヒルでは峡部、シチメンチョウでは子宮部の滞留時間が長い。

7. 卵形成過程における生理的变化

1) 血漿ミネラル濃度の変化

卵殻に含まれるミネラルであるカルシウム、リンおよびマグネシウムの血液中の濃度が、卵形成に関連して変化する (カルシウム: Hertelendy and Taylor, 1961; Hogdges, 1969; Solomon, 1971; Luck and Scanes, 1979; Parsons and Combs, 1981; Nys *et al.*, 1986; Frost *et al.*, 1991, リン: Mongin and Sauveur, 1979; Nys *et al.*, 1986; Frost *et al.*, 1991, マグネシウム: Solomon, 1971) ことが示唆されている。ホロホロチョウにおいてもこれらのミネラルの血液中の濃度は放卵周期中に変化し、卵殻形成時に次第に低下する傾向が見られる (小川ら, 1999)。また、全カルシウム、全リンおよび全マグネシウムに対する無機カルシウム、リンおよびマグネシウムの割合は、いずれもホロホロチョウの方が大きい傾向が見られることなど、ホロホロチョウとニワトリ間で血漿中のミネラルの動態には差が見られる (小川ら, 1999)。

2) 卵管子宮部 (卵殻腺部) における副甲状腺ホルモンおよび鰹後腺ホルモンレセプターの結合性

体内のカルシウムの恒常性に関与するホルモンである副甲状腺ホルモン (Parathyroid hormone: PTH) と鰹後腺ホルモン (Calcitonin: CT) のレセプターが, [125I] PTHrP (PTH-related peptide) および [125I] cCT (Chicken Calcitonin) を用いた結合実験において、ニワトリの頭蓋冠骨及び腎臓において見いだされている (PTH: Yasuoka *et al.*, 1996; CT: Yasuoka *et al.*, 1998)。鳥類の卵管子宮部は、多量のカルシウムを血液中から卵殻腺液中へと供給しており (Nys *et al.*, 1999), カルシウムの輸送に関与している。ホロホロチョウの卵管子宮部内膜から得られた画分中には結合実験により PTH および CT レセプターとみなされる物質が存在することが見いだされている (PTH: Ogawa *et al.*, 2000 a; CT: Ogawa *et al.*, 2003)。PTH レセプターの結合能は産卵中の個体では放卵 16 時間前に減少し 1 時間前に増加するという変動を示し、CT レセプターの結合能は、放卵 12 時間前に上昇し、4 時間後に低下するという変動を示すが、いずれも休産中の個体では 24 時間周期中に大きな変動を示さない。また、これらの受容体はニワトリにおいても同様に見いだされており (PTH: Ieda *et al.*, 2000; CT: Ieda *et al.*, 2001), PTH および CT が鳥類の子宮部におけるカルシウム代謝に関与している可能性がある。

8. 卵管子宮部滞留中の卵の性状変化

ニワトリの卵黄は子宮部に到達後、水分を付加され卵白部が完成する (Romanoff and Romanoff, 1949 b)。子宮部滞留 2 時間において、ホロホロチョウとニワトリの卵子の全重量には差が無く、その後、ホロホロチョウもニワトリもともに滞留 8 時間までは重量が増加するが、その増加量は、ホロホロチョウの方がニワトリよりも小さい (Ogawa *et al.*, 2002)。従って、ホロホロチョウ卵の卵白量が鶏卵よりも少ないことには、子宮部内における卵の膨張の割合が小さいことも関係しているものと思われる。

子宮部滞在中の卵の卵殻の厚さと重量は、ホロホロチョウの方がニワトリよりも大であり、卵殻の厚さと重量は子宮部滞留中に増加し、その増加量はホロホロチョウの方がニワトリよりも大である (Ogawa *et al.*, 2002)。また、ホロホロチョウにおいてはニワトリよりもミネラルの沈着が早い時期から起こることが示唆されている (Panhéleux *et al.*, 1999)。この間に形成される卵殻中のミネラル濃度の増加の様相は、ホロホロチョウとニワトリでは若干異なるが、カルシウムは放物線状、マグネシウムは直線的、リンは二次曲線的であり、子宮部滞留 14

時間以降においてホロホロチョウの卵殻のマグネシウム濃度はニワトリよりも高くなる。(Ogawa *et al.*, 2004)。

9. 卵管の組織学的構造の特徴

ホロホロチョウの卵は卵白量が少ないことと卵殻が厚いという特徴を有しているが、卵子が膨大部に滞留する時間はニワトリやシチメンチョウ、アヒル、ウズラ等の家禽とは大差ないが、ホロホロチョウの卵管膨大部は卵管の全長に対する割合がニワトリに比べて若干小さい(Ogawa *et al.*, 1996a)。

組織学的な所見として、ホロホロチョウの卵管膨大部では粘膜固有層に二次ヒダが発達していることや粘膜ヒダの丈がニワトリより短いこと(Yoshimura and Ogawa, 1998)が見いだされており、ホロホロチョウの卵管膨大部はニワトリに比べて組織学的には機能的に劣るものと推察される。また、粘膜ヒダの丈は、ホロホロチョウでは子宮部が膨大部や峽部と比べて長く、ニワトリの子宮部と比較しても長い(Yoshimura and Ogawa, 1998)ことは、卵殻形成機能と関係しているかもしれない。

10. 産卵の光周反応

1) 自然環境下の繁殖

ホロホロチョウの繁殖期は、ナイジェリアにおいては4月から9月にかけての雨期に認められる(Ayorinde *et al.*, 1989)が、我が国の自然条件下で飼育した場合には繁殖周期が存在し、繁殖期は4月から9月頃までに限られる(伊藤ら, 1985; 小川ら, 1990)。この間、卵巣から分泌されるステロイドホルモン濃度は、繁殖周期に伴って変化するが、産卵時や休産時のレベルは未改良なニワトリである岐阜地鶏と大差ない(河野ら, 1982; 小川ら, 1990)。ホロホロチョウの年間の産卵個数について小川ら(1990)は、1羽当たりの平均が約104個であったものの、5月中旬から7月中旬までの期間に限定すると70%以上の高い産卵率を示すことを報告している。このことは、ホロホロチョウが条件次第では高い卵生産能力を示すことを示唆している。事実、長日化や加温による環境調節を行った場合、産卵率が向上することが報告されている(Hughes, 1986; Petijian, 1970)。

ホロホロチョウは繁殖期になると番を形成する。孵化日数は26日で、雄は雛がふ化後12日間程育雛に関与する(Elbin *et al.*, 1986)。換羽は我が国の自然条件下では岐阜地鶏と同じように、9月下旬から11月上旬ごろにかけて見られるが、換羽終了後産卵を再開する個体は少ない(小川ら, 1990)。

2) 一定の光周期下の性成熟

Ayorinde *et al.* (1989) は、ナイジェリアのホロホロ

チョウ4種の初産は、平均で33.5週齢であるが、品種間には同じ条件で飼育した場合でも、最大で14週間の初産の遅れが認められることを報告している。一方、ホロホロチョウを明期の長さが14時間照明10時間暗黒(14L:10D)あるいは18L:6Dの長日条件で飼育すると、18週齢には産卵を開始するのに対し、12L:12Dや6L18D下で飼育すると産卵の開始が18週間以上遅れる(Ogawa *et al.*, 1993)ことから、長日光周期と短日光周期の産卵開始に及ぼす効果の差がニワトリよりも大であるといえる。一方、雄においても長日条件下で育成した場合、短日条件下より早く性成熟に達する(Brillard and de Reviers, 1981)が、精巣重量は長日条件下で育成した場合には精巣重量が小さい(Brillard and de Reviers, 1981; Ogawa *et al.*, 1993)ことが報告されている。

3) 放卵頻度の分布

ニワトリを14時間照明、10時間暗黒の条件下で飼育した場合、明期の開始後4~5時間に放卵頻度のピークが認められる(一戸ら, 1977; Naito *et al.*, 1980)。これに対して、ウズラでは明期の開始11~12時間後(Opel, 1966; 河野ら, 1979)、アヒルでは明期の終了後約10時間に認められる(Itoh *et al.*, 1983)。このように、明暗周期に対する反応が家禽によって若干異なるが、ホロホロチョウをいろいろな照明条件下で飼育すると、放卵は1日のうちの約14時間に分布し、放卵頻度のピークは明期の中間の時刻から1~2時間後に見られる(Nishiwaki and Ichinoe, 1981; 小川, 2000)。また、ホロホロチョウではほとんどの放卵が暗期の開始前に行われ、暗期開始直後に放卵が認められるのは明期の長さが短い場合のみである(Nishiwaki and Ichinoe, 1981; 小川, 2000)。

おわりに

ホロホロチョウが最初に日本に伝来してから180年以上が経つ(松尾, 1990)。今では本邦においても、ホロホロチョウ料理を供する店や食材としてのホロホロチョウの肉を販売する店を見つけることは、それほど難しいことではない。しかしながら、一般の消費者がホロホロチョウの卵を購入して食する機会はほとんどないのではないだろうか。ホロホロチョウ卵は、まず、卵殻が厚くて固いことに驚かされるが、その食味が濃厚で美味であるばかりでなく、栄養的にも興味深い特徴を有している。ホロホロチョウは、家禽としては未改良で野性味の強い鳥であることから、今後産卵性を改善する余地が残されている。ホロホロチョウが家禽としてもっと身近なものとなることを期待するとともに、ホロホロチョウにおいて得られた情報が、絶滅が危惧されるムナジロホロ

ホロホロチョウのような、近縁種の増殖や保全に間接的にも役立つことが出来ないものかと願う次第である。

謝 辞

本稿は、平成15年度日本家禽学会賞受賞課題である「ホロホロチョウの産卵に関する生理学的研究」を基に、ホロホロチョウの産卵生理についてまとめたものです。本稿をまとめる機会を与えていただきました学会賞選考委員会ならびに編集委員の諸先生に感謝致します。

本稿の基になった「ホロホロチョウの産卵に関する生理学的研究」を進めるにあたり、終始懇切丁寧なご指導を賜りました田中克英先生ならびに実験方法を始め研究に対するご指導をいただきました川島光夫先生、吉村幸則先生に深く感謝いたします。また、研究の場を与えて下さるとともに終始暖かく励ましていただきました、一戸健司先生、百目鬼郁男先生、門司恭典先生ならびに研究に直接協力いただいた桑山岳人先生に深謝いたします。さらに、実験の手伝いをして下さった東京農業大学家畜繁殖学研究室の学生諸氏ならびにホロホロチョウの飼育管理を担当して戴いた金子和弘さんを始め東京農業大学農学部富士畜産農場の諸氏に感謝致します。

引用文献

- Agwunobi LN and Ekpenyong TE. Nutritive and economic value of guinea fowl (*Numida meleagris*) production in developing countries. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 52 : 301-308. 1990.
- Ayorinde KL, Oluyemi JA and Ayeni JSO. Growth performance of four indigenous helmeted guinea fowl varieties (*Numida meleagris galeata pallas*) in Nigeria. *Bulletin of Animal Health and Production in Africa*, 36 : 356-360. 1988.
- Ayorinde KL. Carcass yield and chemical composition of four indigenous guinea fowl varieties at different areas. *Bulletin of Animal Health and Production in Africa*, 37 : 361-366. 1989.
- Ayorinde KL, Ayeni JSO and Oluyemi JA. Laying characteristics and reproductive performance of four indigenous helmeted guinea fowl varieties (*Numida meleagris galeata Pallas*) in Nigeria. *Tropical Agriculture*, 66 : 277-280. 1989.
- Bacon WL and Cherms FL. Ovarian follicular growth and maturation in the domestic turkey. *Poultry Science*, 47 : 1303-1314. 1968.
- Bacon WL and Koontz M. Ovarian follicular growth and maturation in Coturnix quail. *Poultry Science*, 50 : 233-236. 1971.
- Bair CW and Marion WW. Yolk cholesterol in egg from various avian species. *Poultry Science*, 57 : 1260-1265. 1978.
- Board on Science and Technology for International Development. Guinea fowl. In 'Microlivestock (National Research Council eds.)' pp. 115-125. National Academy Press, Washington, D.C. 1991.
- Brant JWA and Nalbandov AV. Role of sex hormones in albumen secretion by the oviduct of chickens. *Poultry Science*, 35 : 692-700. 1956.
- Brillard JP and M de Reviers. Testis development and daily sperm output in guinea fowl raised under constant daily photoperiods. *Reproduction, Nutrition, Development*, 21 : 1105-1112. 1981.
- Brooks J and Hale HP. Strength of the shell of the hen's egg. *Nature*, 175 : 848-849. 1955.
- Elbin SB, Crowe TM and Graves HB. Reproductive behavior of helmeted guinea fowl (*Numida meleagris*): Mating system and parental care. *Applied Animal Behaviour Science*, 16 : 179-197. 1986.
- Frost TJ and Roland, Sr. DA and Marple DN. The effects of various dietary phosphorus levels on the circadian patterns of plasma 1,25-Dihydroxycholecalciferol, total calcium, ionized calcium, and phosphorus in laying hens. *Poultry Science*, 70 : 1564-1570. 1991.
- Gilbert AB. The ovary. In : *Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl* (Bell DJ and Freeman BM Eds.), Vol. 3, pp. 1163-1208. Academic Press, London. 1971.
- Hertelendy F and Taylor TG. Changes I blood associated with egg shell calcification in the domestic fowl. 1. Changes in total calcium. *Poultry Science*, 40 : 108-114. 1961.
- Hodges RD. pH and mineral ion levels in the blood of the laying hen (*Gallus domesticus*) in relation to egg shell formation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 28 : 1243-1257. 1969.
- Hughes BL. Effect of temperature on reproduction in guinea fowl. *Poultry Science*, 65 : 186-189. 1986.
- 一戸健司・門司泰典・鈴木隆雄. 鶏における排卵機構に関する研究(2) 明暗リズム並びに給餌条件が放卵に及ぼす影響について. *東農大農学集報*, 22 : 164-175. 1977.
- Ieda T, Takahashi T, Saito N, Yasuoka T, Kawashima M and Shimada K. Changes in parathyroid hormone-related peptide receptor binding in the shell gland of laying hens (*Gallus domesticus*) during the oviposition cycle. *General and Comparative Endocrinology*, 117 : 182-188. 2000.
- Ieda T, Takahashi T, Saito N, Yasuoka T, Kawashima M, Izumi T and Shimada K. Changes in calcitonin receptor binding in the shell gland of laying hens (*Gallus domesticus*) during the oviposition cycle. *Journal of Poultry Science*, 38 : 203-212. 2001.
- Imai K. Effects of avian and mammalian pituitary preparations on follicular growth in hens treated

- with methallibure or fasting. *Journal of Reproduction and Fertility*, 31 : 387-397. 1972.
- Itoh H, Yoshida Y and Ichinoe K. Effect of the photoperiod on oviposition patterns in ducks. *Journal of Agricultural Science, Tokyo Nogyo Daigaku*, 28 : 186-193. 1983.
- 伊藤 博・河野友宏・一戸健司. ホロホロ鳥若雄における精液量, 精子濃度, 交尾器の形状および血中テストステロン濃度の年内変動. *日本家禽学会誌*, 22 : 113-119. 1985.
- 河野友宏・安田英司・一戸健司. ウズラの放卵パターンに対する明暗リズムの影響. *東農大農学集報*, 24 : 61-66. 1979.
- 河野友宏・伊藤 博・一戸健司. 岐阜地鶏における血中プロジェステロン, エストラジオールおよびテストステロン濃度の季節的変動. *日本家禽学会誌*, 19 : 292-299. 1982.
- 桑山岳人・小川 博・田中克英. ニホンウズラの卵胞成長パターン. *東京農業大学農学集報*, 47 : 137-139, 2002.
- Luck MR and Scanes CG. Plasma levels of ionized calcium in the laying hen (*Gallus domesticus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 63A : 177-181. 1979.
- 松尾信一. 七面鳥とホロホロ鳥についての書誌学的研究. *在来家畜研究会報告*, 13 : 133-143. 1990.
- Mongin P and Sauveur B. Plasma inorganic phosphorus concentration during egg-shell formation. *British Poultry Science*, 20 : 401-412. 1979.
- Munro SS and Kosin IL. Dramatic response of the chick oviduct to estrogen. *Poultry Science*, 22 : 330-331. 1943.
- 村山篤子. ホロホロ鳥卵の貯蔵中の品質変化. *家政学雑誌*, 29 : 127-130. 1978.
- 村山篤子・川端晶子. ホロホロ鳥卵の調理性に関する基礎的研究. *家政学雑誌*, 29 : 17-21. 1978.
- Naito M, Ueno T, Komiyama T and Miyazono Y. Oviposition times under various light-dark cycles in the domestic fowl. *Japanese Poultry Science*, 17 : 146-150. 1980.
- Nishiwaki M and Ichinoe K. Effects of the photoperiod on the oviposition times in the guinea fowls (*Numida meleagris galeata*). *Journal of Agricultural Science, Tokyo Nogyo Daigaku*, 26 : 209-215. 1981.
- Northeastern Region Agricultural Research Service. Raising guinea fowl. (U.S. Department of Agriculture eds.), Leaflet No. 519, pp. 1-8. Washington D.C. USA. 1976.
- Nys Y, N'Guyen TM, Williams J and Etches RJ. Blood levels of ionized calcium, inorganic phosphorus, 1,25-dihydroxycholecalciferol and gonadal hormones in hens laying hard-shelled or shell-less eggs. *Journal of Endocrinology*, 111 : 151-157. 1986.
- Nys Y, Hincke MT, Arias JL, Garcia-Ruiz and Solomon SE. Avian eggshell mineralization. *Poultry and Avian Biology Reviews*, 10 : 143-166. 1999.
- 小川 博・桑山岳人・一戸健司. 雌ホロホロ鳥における産卵率, 血中プロジェステロン, テストステロンおよびエストラジオール濃度の年内変動. *日本家禽学会誌*, 7 : 373-378. 1990.
- Ogawa H, Kuwayama T and Ichinoe K. Effect of photoperiods on testicular growth and onset of egg-laying in the guineafowl. *Japanese Poultry Science*, 30 : 49-54. 1993.
- Ogawa H, Kuwayama T and Tanaka K. The timing of ovulation after oviposition and the time spent by the ovum in each portion of oviduct in the guinea fowl. *Japanese Poultry Science*, 33 : 118-122. 1996 a.
- Ogawa H, Kuwayama T and Tanaka K. Rapid growth phase of ovum in the guinea fowl. *Japanese Poultry Science*, 33 : 300-304. 1996 b.
- 小川 博・桑山岳人・田中克英. ホロホロチョウとニワトリの成長初期における卵管の発育, 血漿エストラジオール-17 β 濃度の変化及びエストロゲン投与による卵管重量の増加について. *日本家禽学会誌*, 35 : 125-131. 1998.
- 小川 博・上原万里子・内橋宏子・桑山岳人・田中克英. ホロホロチョウ及びニワトリの血漿カルシウム, リン及びマグネシウム濃度の放卵周期中における変動. *日本家禽学会誌*, 36 : 181-189. 1999.
- 小川 博. 24 時間周期のいろいろな明暗周期下における放卵頻度. 平成 9 年度～平成 11 年度科学研究費補助金 (基盤研究 (C) (2)) 研究成果報告書. 「ホロホロチョウの光線管理に関する研究」9-11, 2000.
- 小川 博・桑山岳人・上原万里子・川上昭太郎・坂口栄一郎・田中克英. ホロホロチョウ卵の特徴. *日本家禽学会誌*, 37 : 40-42. 2000.
- Ogawa H, Takahashi T, Yasuoka T, Kuwayama T, Tanaka K and Kawashima M. Parathyroid hormone receptor binding property in the shell gland of oviduct of the guineafowl during an oviposition cycle. *Poultry Science*, 79 : 575-579. 2000 a.
- Ogawa H, Uchihashi H, Kuwayama T, Tanaka K, Takahashi T, Yasuoka T and Kawashima M. Estrogen Receptor Binding in the Oviduct Magnum of Guineafowl Hens: Comparison with White Leghorn Hens. *Japanese Poultry Science*, 37 : 297-305. 2000 b.
- 小川 博. ホロホロチョウ卵における諸測定値の加齢に伴う変化. 平成 12 年度～平成 13 年度科学研究費補助金 (基盤研究 (C) (2)) 研究成果報告書. 「ホロホロチョウの卵殻形成機構に関する研究」22-25, 2002.
- Ogawa H, Kuwayama T and Tanaka K. Changes in thickness and weight of shell portion of egg and in weight and size of whole egg during the stay in the uterus part of the oviduct (shell gland) in the guinea fowl: Comparison with White Leghorn hens. *Japanese Poultry Science*, 39 : 8-13. 2002.

- Ogawa H, Takahashi T, Kuwayama T and Kawashima M. Presence of calcitonin receptors in shell gland of the guineafowl and changes in binding property during an oviposition cycle. *Poultry Science*, 82 : 1302-1306. 2003.
- Ogawa H, Uehara M, Kuwayama T, Kawashima M and Tanaka K. Changes in Calcium, Magnesium and Phosphorus Contents of Eggshell during Stay in Oviduct Uterus in the Guinea fowl and the Chicken. *Journal of Poultry Science*, 41 : 237-241. 2004.
- Oguntona T and Hughes BL. Cholesterol and fatty acid content of guinea fowl (*Numida meleagris*) egg. *Food Chemistry*, 30 : 211-217. 1988.
- Opel H. The timing of oviposition and ovulation in the quail (*Coturnix coturnix japonica*). *British Poultry Science*, 7 : 29-38. 1966.
- Panhéleux M, Kálin O, Gautron J and Nys Y. Features of eggshell formation in guinea fowl : kinetics of shell deposition, uterine protein secretion and uterine histology. *British Poultry Science*, 40 : 632-643. 1999.
- Parsons AH and Combs GF. Blood ionized calcium cycles in the chicken. *Poultry Science*, 60 : 1520-1524. 1981.
- Petersen Y and Tyler C. The strength of guinea fowl (*Numida meleagris*) egg shell. *British Poultry Science*, 7 : 291-296. 1966.
- Petitjean MJ. A new branch of French aviculture, Artificial insemination of guinea fowl. *Elevage Insemi*, 117 : 11-16. 1970.
- Romanoff AL and Romanoff AJ. The oviduct. In : *The avian egg* (Romanoff AL and Romanoff AJ eds.) pp. 182-192. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY. 1949 a.
- Romanoff AL and Romanoff AJ. The secretion of albumen. In : *The avian egg* (Romanoff AL and Romanoff AJ eds.) pp. 219-222. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY. 1949 b.
- Shahabi NA, Norton HW and Nalbandov AV. Steroid levels in follicles and plasma of hens during the ovulatory cycle. *Endocrinology*, 96 : 962-968. 1975.
- Simmons GS and Hetzel DJ. Time relationships between oviposition, ovulation and egg formation in Khaki Campbell ducks. *British Poultry Science*, 24 : 21-25. 1983.
- Solomon SE. Fluctuations in total calcium and magnesium in the plasma and uterine fluid of the domestic fowl. *British Poultry Science*, 12 : 165-167. 1971.
- Warren DC and Scott HM. The time factor in egg formation. *Poultry Science*, 14 : 195-207. 1935.
- Warren DC and Conrad RM. Growth of hen's ovum. *Journal of Agricultural Research*, 58 : 875-893. 1939.
- Wolford JH, Ringer RK and Coleman TH. Ovulation and egg formation in the Beltsville Small White turkey. *Poultry Science*, 43 : 187-189. 1964.
- Woodard AE and Mather FB. The timing of ovulation, movement of the ovum through the oviduct, pigmentation and shell deposition in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Poultry Science*, 43 : 1427-1432. 1964.
- Yamanaka Y, Furukawa N and Yokokawa Y. Comparative studies of chemical constituents in the eggs of various birds. *Journal of Agricultural Science, Tokyo Nogyo Daigaku*, 26 : 15-26. 1981.
- 山中良忠・古川 徳. 主要鳥卵の各種成分に関する比較研究 1. 主要鳥卵の成分組成. *日本家禽学会誌*, 12 : 114-119. 1975.
- 山階芳麿. 世界鳥類和名事典. 102-103 頁. 大学書林. 東京. 1986.
- Yasuoka T, Kawashima M, Takahashi T, Iwata A, Oka N and Tanaka K. Changes in parathyroid hormone receptor binding affinity during egg laying : Implications for calcium homeostasis in chicken. *Journal of Bone and Mineral Research*, 11 : 1913-1920. 1996.
- Yasuoka T, Kawashima M, Takahashi T, Tatematsu N and Tanaka K. Calcitonin receptor binding properties in bone and kidney of the chicken during the oviposition cycle. *Journal of Bone and Mineral Research*, 13 : 1412-1419. 1998.
- Yoshimura Y and Ogawa H. Histological characterization of the oviducal structures in guinea fowl (*Numida meleagris*). *Japanese Poultry Science*, 35 : 149-156. 1998.
- Zakaria AH, Miyaki T and Imai K. The effect of aging on the ovarian growth in laying hens. *Poultry Science*, 62 : 670-674. 1983.
- Zakaria AH, Sakai H and Imai K. Time of follicular transformation to the rapid growth phase in relation to the ovulatory cycle of laying hens. *Poultry Science*, 63 : 1061-1063. 1984.

Physiology of Egg-laying in the Guineafowl (*Numida meleagris*)

Hiroshi Ogawa

Department of Animal Science, Tokyo University of Agriculture, 1737 Funako,
Atsugi-shi, Kanagawa 243-0034, Japan

Following are characteristics of the egg and the physiological mechanisms of egg-laying in the guineafowl :

1. The guineafowl egg is smaller and more spherical than the chicken (White Leghorn) egg, and the eggshell is heavier, thicker, and stronger. The guineafowl egg has a higher concentration of magnesium and smaller amount of albumen than the chicken egg.
2. The rapid growth phase is almost identical to that in the chicken, whereas there are cases where more than two follicles begin to enter the rapid growth phase in a day.
3. The ratio of the length of the magnum to the whole length of the oviduct is smaller in the guineafowl than in the chicken. Guineafowl showed a smaller weight increase of the oviduct in response to estrogen injection at 4 to 5 weeks of age than in the chicken.
4. Estrogen receptors are present in the oviduct magnum and the maximum binding capacity ($B_{\max}$) is greater in the albumen secretion period for both the guineafowl and the chicken. $B_{\max}$ is lower in the guineafowl than in the chicken.
5. The mean interval between oviposition is estimated to be 24 hours 22 minutes with ovulation occurring less than 15 minutes after oviposition. The difference in oviducal term of the ovum after ovulation is not large between the guineafowl and the chicken.
6. Plasma concentrations of calcium, phosphorus and magnesium at various times between ovipositions show a gradual decrease before oviposition. The ratio of inorganic calcium, phosphorus and magnesium to total calcium, phosphorus and magnesium is higher in the guineafowl than in the chicken, respectively.
7. Receptors for paratholmon or calcitonin present in the membrane fraction of the shell gland endometrium, the equilibrium dissociation constant, and the maximum binding capacity all change during eggshell formation.
8. Enlargement during the early period of eggshell formation is smaller, and larger amounts of minerals are deposited on the shell membrane in the guineafowl than in the chicken.
9. Histological conditions of the mucosal folds in the magnum and the uterus are different between the guineafowl and the chicken.
10. The effect of photoperiod on the onset of egg-laying is greater in the guineafowl than in the chicken. Oviposition occurs over a longer period of the day in the guineafowl than in the chicken.

(*Japanese Journal of Poultry Science*, 41 : J142-J150, 2004)

Key words : guineafowl, chicken, physiology, egg-laying, egg formation