脂肪の添加給与と乳牛の乳脂肪分泌について

田 中 桂 一

岐阜大学農学部, 各務原市 504

Effects of Dietary Fat on Milk Fat Secretion in the Dairy cow

Keiichi TANAKA

Faculty of Agriculture, Gifu University,
Kakamihara-shi 504

近年, 牛乳の生産を増加させるために, あるいは高能力牛のエネルギー摂取量を高めるために, 飼料中に添加する油粕類や油脂の量を増加する傾向にあるので, 飼料中に油脂を添加すると, 生産された牛乳の組成にどのような影響をおよぼすかということが興味ある問題として研究されるようになってきた。また我国においては牛乳の支払い方法が乳脂率によっておこなわれているため, 乳脂率を低下させないで, しかも乳量を増加させるような乳牛の飼養管理ということが酪農家にとって重要な問題である。

飼料中へ脂肪を添加した際, エネルギー利用ということに関しては, 相反する結果が報告されている。たとえば, ある研究者は飼料中の脂肪含量が高くなるとケトージスがみられ, エネルギー利用には効果がなかったとしている¹⁻³⁾。一方, 飼料効率が良くなり, ケトージスは観察されなかったという報告もある⁴⁻⁶⁾。しかし, いずれの報告も添加する脂肪の不飽和度と効率との関係, あるいは添加する脂肪量と効率との関係については述べられていない。

乳脂肪に関しては, 飼料に添加する脂肪が飽和脂肪酸であるか, 不飽和脂肪酸であるかによって, 大きな違が古くから観察されている。また最近の10年間, この問題に関して, 生化学的な研究も活発になされ, 多くの知見が得られ, 報告されている。それでこれらの知見を参考にして, 脂肪給与と乳脂肪分泌について述べてみたい。

1. 飼料中の脂質の消化と吸収

放牧中の反芻動物の主要な飼料はイネ科およびマメ科の牧草類であり, そこに含まれている脂質は主に mono- と di-galactoglycerides である。一方, 穀物類の種子などの濃厚飼料中の脂質は主に triglycerides として存在している。またこれらの脂質を構成している脂肪酸は主に linoleic acid や linolenic acid のような炭素数 18 の不飽和脂肪酸である。

第一胃内に送り込まれたこれらの脂質は, そこに生棲している微生物の lipase によって活発に加水分解を受け, さらに遊離された不飽和脂肪酸は第一胃内微生物により順次水素添加を受けて, 炭素数 18 の不飽和脂肪酸の多くの異性体や飽和脂肪酸 (主に stearic acid) にかえられる。第一胃内における加水分解や水素添加の機序に関しては Dawson and Kamp⁷⁾ および田中⁸⁾ によって詳しく述べられている。第一胃内でなされる水素添加の程度は, 飼料中の脂質の量^{9,10)}, 脂質の種類¹¹⁻¹³⁾ および給与回数などによって異なる。また給与する粗飼料の種類や量のような他の要因なども第一胃内微生物の菌相に影響を与え, そのため不飽和脂肪酸の水素添加の程度に変化をおよぼすことが考えられる。

飼料中の脂質として摂取した脂肪酸以外, 第一胃内微生物によって合成されたり, あるいは第一胃内微生物を構成している物質の 1 つとして取り込まれた脂肪酸は第四胃を通り, 小腸に送られ, 反芻動物によって吸収利用

される。反芻動物の乳脂肪や体脂肪中に僅か存在している側鎖脂肪酸や炭素数奇数の脂肪酸などは、この第一胃内微生物に由来しているものと考えられている。

第一胃内のこれらの作用のため、十二指腸に入ってくる脂肪酸組成は、飼料中の脂質の脂肪酸とは相当異っている。反芻動物において長鎖脂肪酸が小腸から吸収される詳細な機序は明らかにされていないが、単胃動物と同様、lipoproteins である chylomicrons としてリンパ系に吸収され、胸管リンパ系を通して、頸静脈血中に送られている。

2. 脂肪の添加給与と第一胃内 VFA

脂肪を飼料に添加給与すると、第一胃内発酵に影響をおよぼし、次いで乳脂肪生産にも影響をおよぼすことが知られている。

飼料中に脂肪を添加給与した場合、第一胃内で生産される VFA の比率におよぼす影響については研究者によって一様でない。その原因は基礎飼料の性質、添加した脂肪の脂肪酸組成および添加した脂肪の量と給与方法などの差によるものであろう¹⁴⁾。しかしながら、一般に飼料中にサフラワー油、大豆油、綿実油およびたら肝油などのような高度不飽和脂肪酸を多量に含有している脂肪を添加給与すると、第一胃内での発酵に変化をおよぼし、propionic acid と valeric acid のモル比が増加し、acetic acid、時には butyric acid のモル比が減少する¹⁵⁻²⁶⁾。このことに関して、DEMEYER and HENDERICKX²⁷⁾は *in vitro* の実験において、第一胃内容液に炭素数 18 の不飽和脂肪酸を添加すると、pyruvate と glucose からそれぞれ生産される propionic acid と lactic acid が増加することを報告しており、この現象を次のように説明している。すなわち、不飽和脂肪酸を第一胃内容液に添加すると、methane を生産するバクテリアに直接阻害的に作用して、methane 産生から propionic acid 産生に水素利用が変化するためであろうとしている。

3. 脂肪の添加給与とリンパ液および血中の脂質

消化器管内での一連の消化を終え、小腸より吸収された脂質は小腸リンパを通り、胸管リンパ系に運ばれる。この時、添加給与した脂肪の脂肪酸と同じ脂肪酸がリンパ液中に増えるとは限らない。たとえば、牛、綿羊、山羊においては、飼料中に炭素数 18 の不飽和脂肪酸（主に linoleic acid, linolenic acid）を多く含有している脂肪を添加給与しても、胸管リンパ液中²⁸⁻³⁴⁾、あるいは胸管リンパ液の chylomicrons 中³⁵⁾の triglycerides には、

linoleic acid や linolenic acid はごく僅かしか含まれず、これらの脂肪酸は第一胃内において、水素添加を受けるため、炭素数 18 の不飽和脂肪酸である stearic acid が著しく増加する。一方、linoleic acid を多量に含有している脂肪を一度に多量に給与したり³⁶⁾、第四胃内へ直接注入したり³⁶⁾、またサフラワー油をホルムアルデヒドで処理したカゼインでサフラワー油を保護して給与すると³⁷⁾、胸管リンパ液の chylomicrons 中の triglycerides には著しく linoleic acid が増加する。これは、サフラワー油などに含まれている linoleic acid が第一胃内での微生物による水素添加を逃れて、小腸から吸収されるためである。一方、胸管リンパ液中の phospholipids や cholesterol esters の画分に一般に高い比率で含まれている不飽和脂肪酸は胆汁やすい液に存在している脂肪酸が再吸収されたり³⁸⁻⁴⁰⁾、また第一胃内プロトゾアは linoleic acid や linolenic acid に生合成することが証明されており⁴¹⁾、これらの脂肪酸が吸収されるためであると考えられている。

反芻動物の飼料に脂肪を添加給与すると、血漿中の全脂質濃度が増加する。そしてこの増加は主に phospholipids と cholesterol esters の濃度の増加のためである^{23,26,42-53)}。一方、血漿中の triglycerides の濃度は添加給与する脂肪が、palmitic acid や stearic acid のような飽和脂肪酸を多く含有している時、変化がみられないか、時には増加の傾向を示すが^{26,47)}、linoleic acid のような高度不飽和脂肪酸を含有している大豆油やサフラワー油などを添加給与すると、一般に低下するとの報告が多い^{23,26,48,53)}。脂肪添加による血漿中の cholesterol esters の増加は、少なくとも肝臓における cholesterolygenesis の増加によるものと考えられている^{54,55)}。一方、サフラワー油のような高度不飽和脂肪酸を多く含んでいる脂肪を添加給与すると、血漿中の triglycerides 濃度が減少するのは、血流中から triglycerides がすみやかに消失するか、あるいは肝臓や体脂肪組織における triglycerides の合成または血流中への放出が低下するためであろうと思われる。事実、単胃動物や鶏において、高度不飽和脂肪酸を給与することにより、肝臓や体脂肪組織における脂質合成能が著しく低下することが報告されている^{56,57)}。また ENGELBERG⁵⁸⁾は高度不飽和脂肪酸は血漿中の Low-density Lipoproteins を加水分解する能力、すなわち lipoprotein lipase 活性を増加させ、血漿中の triglycerides の移動を促進する効果のあることを報告している。反芻動物にサフラワー油を給与した際、高度不飽和脂肪酸の 1 部は第一胃内での水素添加を逃がれ、小腸から吸収されると考えるので⁵³⁾、反芻動物における血

漿中の triglycerides の低下も単胃動物で示されたと同じ機序によるものかもしれない。

飼料中に添加した脂肪が反芻動物の血漿中のいろいろな脂質画分の脂肪酸組成におよぼす影響については多くの研究報告がある。それによると, palmitic acid や stearic acid を添加給与すると, 血漿中の triglycerides, phospholipids および cholesterol esters のそれらの脂肪酸は増加する^{26,47}。一方, サフラワー油や大豆油のように linoleic acid を多量に含有している脂肪を反芻動物に給与しても, 血漿中の triglycerides には, 炭素数 18 で二重結合を 2 個持っている脂肪酸 (以後 C_{18}^2 とする) は僅かしか存在せず, またそのような脂肪を添加給与しても増加は示さず, stearic acid と炭素数 18 で二重結合を 1 個持っている脂肪酸 (以後 C_{18}^1 とする) が増加する^{25,26,47,52,53}。このことは添加給与した脂肪に含まれている linoleic acid などの高度不飽和脂肪酸は第一胃内で水素添加を受けて, stearic acid や C_{18}^1 にかえられてから吸収されるためである。血漿中の phospholipids と cholesterol esters 特に cholesterol esters には C_{18}^2 が非常に高い値で存在しており, さらにサフラワー油や大豆油などを添加給与すると, これらの脂質画分における C_{18}^2 の比率は有意に増加している^{25,26,41,52,53}。これは第一胃内における不飽和脂肪酸への水素添加は飽和脂肪酸にまで完全になされているのではなく, 特に添加した脂肪の量の多い時には, かなりの linoleic acid が第一胃内での水素添加を逃れて, 血流中に移行している⁵³。牛の血漿中の cholesterol linoleate の生成は小腸から吸収されてくる脂肪酸の影響を受けないとする LEAT AND HALL⁵⁰ の報告もあるが, 水素添加を受けずに吸収された linoleic acid は lecithin-cholesterol-acyl-transferase system^{59,60} を通って, phospholipids や cholesterol esters に取り込まれるのであろう。また MOORE *et al.*⁶¹ は亜麻仁油, トウモロコシ油あるいは linoleic acid を第一胃内を通さないで, 第四胃内に直接注入し, 血漿中の各脂質画分の脂肪酸組成を経時的に観察した結果, これらの脂質に多量に含まれている linoleic acid や linolenic acid は triglycerides においては, 短時間で増加するが, phospholipids では 8 時間以後, cholesterol esters では 24 時間以後になって増加している。このことから, 血漿中の triglycerides の脂肪酸組成は小腸から吸収された脂肪酸の影響を直接受けるが, phospholipids や cholesterol esters は chylomicrons や Very Low-density Lipoproteins として, 胸管リンパ系を通して吸収された後, 肝臓に運ばれて, そこで加水分解を受けた脂肪酸を取り込むのであろう。

4. 脂肪の添加給与と乳脂肪分泌

泌乳中の乳牛に linoleic acid や linolenic acid を多量に含有している植物油 (たとえば落花生油あるいは亜麻仁油) を添加した飼料を給与すると, 乳脂肪中の沃度価およびケン化当量が増加し, 一方ライヘルトマイセル価, ポレンスケ価およびキルシュネル価は減少する⁶²⁻⁶⁸。HILDITCH AND THOMPSON⁶⁹ および HILDITCH AND JASPERSON⁶⁸ は乳脂肪の沃度価が高くなるのは, oleic acid 含量が増加し, 炭素数 4 から 14 までの飽和脂肪酸含量が減少するためであることを示した。このような古典的な分析方法によって得られた結果は, 近年著しく発達した gas-liquid chromatography によって, 乳脂肪中の脂肪酸組成が容易に測定することができるようになり, 確認されてきた。それで乳牛への脂肪の給与が, 乳脂肪中の各々の脂肪酸におよぼす影響を議論する際, 乳脂肪中の脂肪酸を 2 つのグループ, すなわち, 炭素数 16 以上の脂肪酸と, 炭素数 4 から 16 までの脂肪酸に分けて述べることにする。

長鎖脂肪酸 (炭素数 16 以上): 乳牛の飼料に linoleic acid や linolenic acid のような高度不飽和脂肪酸を多量に含有している植物油 (たとえば, サフラワー油, 亜麻仁油, トウモロコシ油あるいは綿実油など) を添加し, 給与すると, 生産乳量には変化がみられないが, 乳脂肪生産は減少する。そしてこの時, 乳脂肪中の炭素数 4 から 16 までの脂肪酸の生産量は減少し, stearic acid と C_{18}^1 の生産量は増加する。しかし C_{18}^2 や C_{18}^3 の生産量は増加しない^{19-22,24-26,32,34,44,69,70}。乳牛の一般的な飼料中に linoleic acid や linolenic acid が相当高い値で含有しているにもかかわらず⁷¹, 乳脂肪中にはこれらの脂肪酸の比率はきわめて低い。乳脂肪中にこれら不飽和脂肪酸の含量が低く, またこのような脂肪酸を摂取しても, 増加しないのは, 給与された脂肪は, 前述のように, 第一胃内微生物の作用によって, 加水分解を受けた後, 遊離された不飽和脂肪酸は完全に飽和脂肪酸にまで, あるいは中間物質である C_{18}^1 にまで水素添加をうけるであろう。事実, 不飽和脂肪酸を第一胃を通さないで, 静脈血流中に直接注入すると, 乳脂肪中のこれらの脂肪酸の比率が高くなる⁷²⁻⁷⁵。

linoleic acid を多量に含有している植物油を添加給与すると, 乳脂肪中の C_{18}^2 の含量が著しく増加するのは, 次の 2 つの機序によるものと考えられる。すなわち, 1 つは植物油に多量に含まれている linoleic acid は第一胃内微生物によって, 完全に水素添加がおこなわれ, stearic acid となって, 血流中の triglycerides に移行

し、それから乳腺内に取り込まれた後、乳腺内に存在している desaturase によって不飽和化を受けて、 C_{18}^1 にかえられる^{76,77)}。いま 1 つの機序は第一胃内において、linoleic acid への水素添加が不完全であるため、中間物質である C_{18}^1 の型で血流中に移行、それが乳腺内に取り込まれ、乳脂肪合成に利用されるというものである。事実、linoleic acid を多量に含有している植物油を給与すると、linoleic acid が第一胃内微生物によって水素添加を受ける際、生成される中間物質であるとされている trans-型 C_{18}^1 が乳脂肪中に増加した全 C_{18}^1 の 30% 以上を占めている^{8,20,78,79)}。

stearic acid を飼料中に添加給与すると、生産乳量には変化はみられないが、乳脂肪生産は増加し、そしてこの時、炭素数 4 から 16 までの脂肪酸の生産量は減少し、stearic acid と C_{18}^1 のそれは著しく増加している^{22,26,80)}。stearic acid を給与すると、乳脂肪中の stearic acid の生産量が増加するのは、血流から乳腺内への stearic acid の取り込みが増加するためであろう。またこの時、 C_{18}^1 の生産量が増加するのは、stearic acid が血流中から乳腺内に取り込まれた後、その 1 部は乳腺内で desaturase によって、 C_{18}^1 にかえられるためであろう⁸¹⁾。事実、この時、増加する C_{18}^1 は、linoleic acid を添加給与した時、増加する C_{18}^1 の 30% 以上が trans-型のものであるのに対して、ほとんどが cis-型の C_{18}^1 、すなわち oleic acid である。

短鎖および中鎖脂肪酸（炭素数 4-16）： 脂肪の添加給与が乳脂肪中の中鎖の脂肪酸（炭素数 12 から 16）の生産におよぼす影響は様々である。その理由は、これらの脂肪酸は acetate と β -hydroxybutyrate から乳腺内で新しく合成されたものと、血漿中の triglycerides の中鎖脂肪酸から乳腺内に取り込まれたものがあるからである。たとえば飼料に lauric acid や myristic acid を多く含有しているヤシ油やパーム核油あるいは遊離の lauric acid や myristic acid を添加して乳牛に給与すると、乳脂肪中のこれらの脂肪酸の生産量が増加するのは、血漿中の triglycerides の lauric acid と myristic acid が増加し、これらが乳腺内に取り込まれ、乳脂肪合成に利用されるためである^{22,25,44,62,63,68,82,83)}。しかしながら、palmitic acid では、給与した飼料中にその含量が高いからといって、その時、分泌された乳脂肪中の palmitic acid の生産量は必ずしも増加するとはかぎらない。時には、飼料中の palmitic acid の量が増加しているにもかかわらず、乳脂肪中の palmitic acid の生産量は減少さえしている^{19,44)}。一方、STEELE and MOORE²²⁾ および STEELE⁸⁰⁾は、飼料中に遊離の palmitic acid を添加給与

すると、乳脂肪中の capric acid, lauric acid, myristic acid, stearic acid および oleic acid の生産量は減少するが、palmitic acid のそれは著しく増加すると報告している。乳脂肪の生産量はいずれの報告においても、増加を示している。乳脂肪中の palmitic acid の生産量に、このような違いがあるのは、飼料中に脂肪を添加すると、乳腺内での palmitic acid の合成が減少することと関係があるのであろう。すなわち、palmitic acid の正味の生産は乳腺内で合成される量と、血流中の triglycerides から乳腺内に取り込まれ、乳脂肪合成に利用される palmitic acid の量によって左右されるであろう。

飼料に長鎖の飽和脂肪酸を多量に含有している脂肪や、遊離の長鎖の飽和脂肪酸を添加し、乳牛に給与すると、炭素数 4 から 16 までの脂肪酸の生産量が減少することが観察されている^{19-22,24,26,53,69)}。しかしこれらの理由を明確に説明することは困難である。反芻動物の乳脂肪の脂肪酸は主に次の 2 つの代謝経路によって合成されていると考えられている。1 つは、acetate と β -hydroxybutyrate を血流中から乳腺内に取り込み、そこで炭素数 4 から 16 までの脂肪酸を新しく合成する。そしてこれらの脂肪酸は乳腺内で malonyl-CoA 経路を通り、さらに 2-glycerophosphate, phosphatidic acid および α , β -diglycerides などの中間代謝物を経て、triglyceride, に取り込まれる^{76,77,84)}。いま 1 つは、chylomicrons および Low-density Lipoproteins として血流中に存在している triglycerides が乳腺内に取り込まれ、そこで部分的にまたは完全に加水分解を受けて、脂肪酸の部分は新しく合成される triglycerides に組み入れられるという経路である^{76,85,86)}。それ故 acetate や α - β -hydroxybutyrate の乳腺内への補給が減少すると、乳脂肪中の短鎖および中鎖の脂肪酸の生成が減少することが考えられる。それでサフラワー油や大豆油のような高度不飽和脂肪酸を多量に含有している植物油を乳牛に給与した際、第一胃内容液中の acetic acid が減少することによって、乳脂肪中の炭素数 4 から 16 までの脂肪酸が減少したことの 1 部は説明することができる。しかしながらタローや stearic acid を給与した際、第一胃内容液中の VFA モル濃度には変化がみられなかったことから、乳脂肪中の炭素数 4 から 16 までの脂肪酸の減少は第一胃内微生物によって生産される acetic acid や butyric acid の減少のためだけでは説明できない。MOORE and STEELE⁸⁷⁾は血流中の triglycerides から長鎖脂肪酸の乳腺内への取り込みが増加すると、乳腺内の長鎖脂肪酸または long-chain fatty acyl-CoA derivatives の濃度が増加することを報告している。そしてこの脂肪酸または fatty acyl-

CoA derivatives の濃度が増加すると acetyl-CoA carboxylase の活性を阻害する⁸⁸⁻⁹⁰⁾。そしてこの acetyl-CoA carboxylase は乳牛の乳腺内において 脂肪酸合成を触媒している⁹¹⁾。それ故、血流中の triglycerides から stearic acid などの乳腺内への取り込み量が増加すると、乳腺内において、acetate から malonyl-CoA 経路によって合成される脂肪酸の量が減少するのであろう。長鎖脂肪酸が乳腺内で acetate から合成される脂肪酸の分泌におよぼす詳細な研究は KUMAR *et al.*⁹²⁾によってなされている。彼らはウサギの乳腺の上清画分を培養した時、acetate, acetoacetate, butyrate または β -hydroxybutyrate を基質として用いると、avidin は炭素数 6 から 16 までの脂肪酸の合成を著しく阻害したが、acetate, acetoacetate または β -hydroxybutyrate を基質として用いた時、avidin は butyrate の合成にはほとんど影響をおよぼさなかったことを報告した。それ故、ウサギの乳腺では、acetate から butyrate の合成には acetyl-CoA の carboxylation は関係なく、別の経路によって合成されることも考えられる。乳牛の乳腺においても同様の機序が存在しているなら、長鎖脂肪酸または fatty acyl-CoA derivatives の濃度が増加して acetyl-CoA carboxylase の活性が阻害されても、acetate から butyrate の合成は阻害されないことも考えられる。

5. 血漿中脂質と乳脂肪分泌

血漿中の各脂質濃度と乳脂肪生産量を比較すると、乳脂肪生産は血漿中の cholesterol とその esters, phos-

pholipids, unesterified fatty acids および全脂質濃度との間には関連が認められていないが^{23,26,49,53,93)}、血漿中の triglycerides 濃度との間には正の相関が観察されている^{23,26,53)}。しかし MOORE *et al.*⁴⁷⁾は乳脂肪の生産と関連のあるのは、血漿中の triglycerides ではなくて、unesterified fatty acids であると報告している。しかし彼らの実験は血漿サンプルを腹皮下静脈から採取したもので、この血漿中に含まれているものは乳脂肪合成に利用されなかったため、乳腺内に取り込まれなかったと考えられる脂質である。田中ら⁵³⁾のおこなった実験においても、腹皮下静脈血中の triglycerides 濃度は頸静脈血中のそれに比べて、飼料への脂肪添加の影響は少なく、そして乳脂肪生産との関連は認められなかった。このことは血流中の triglycerides の濃度が高くなると、乳腺内に取り込まれる triglycerides の量が増加するため、腹皮下静脈血中の triglycerides 濃度は脂肪の添加給与によって影響を受けないものと思われる。BARRY *et al.*⁸⁵⁾や ANNISON *et al.*⁷⁶⁾は泌乳中の乳牛によって生産される乳脂肪の一部は chylomicrons および Low-density Lipoproteins ($\alpha < 1.019$) として血流中に存在している triglycerides に由来していることを示し、さらに WEST *et al.*⁹⁴⁾や BISHOP *et al.*⁹⁵⁾は反芻動物において、血漿中の triglycerides は完に加水分解を受けることを示し、乳脂肪合成と血流中の triglycerides との間には直接関係のあることを示している。

乳腺組織内には stearic acid を oleic acid に不飽和化する酵素系が存在していることが報告されている^{76,77)}。

Table 1. Comparison of the ratios of certain fatty acids in the triglycerides in Very Low-Density (VLDL) and Low-Density Lipoproteins (LDL) in serum and milk fat of the cow on each dietary treatment.

Ratio	Unsupplemented ration	Ration containing safflower oil	
		300 g	600 g
C_{16}/C_{16}^{1-}			
Milk fat	22.9	19.4	16.8
Triglycerides in VLDL	12.5	11.9	9.5
Triglycerides in LDL	7.0	6.9	0.07
C_{18}/C_{18}^{1-}			
Milk fat	0.5	0.5	0.5
Triglycerides in VLDL	3.8	2.4	2.0
Triglycerides in LDL	1.4	1.4	1.4

From Tanaka *et al.*⁵³⁾

しかし同様の酵素系は肝臓⁹⁶⁾や小腸⁹⁷⁾のような組織にも存在していることが知られている。それ故、stearic acid を肝臓や小腸においても oleic acid に変換させて乳脂肪中に分泌することも考えられる。田中ら⁵³⁾は泌乳中の乳牛の飼料にサフラワー油を1日1頭当り 300 g あるいは 600 g 添加給与した実験において、血清中の Very Low-density および Low-density Lipoproteins の triglycerides の stearic acid (C_{18})/oleic acid (C_{18}) は、乳脂肪中の C_{18}/C_{18} に比べて著しく大きく(表に示す) また、もし肝臓や小腸において、stearic acid から oleic acid への変換が活発に起っているならば、乳牛に stearic acid を給与した実験において^{26,47)}、血漿中の triglycerides の oleic acid が増加を示すことが考えられるが、むしろ減少の傾向にある。このことから、乳牛に stearic acid を給与すると、乳脂肪中の oleic acid の生産量が増加するのは^{26,47)}、主に血流中の triglycerides から stearic acid を乳腺内に取り込む量が増加し、乳腺内で stearic acid を oleic acid に変換するためであろうと考えられる。一方、乳脂肪中の palmitic acid (C_{16})/palmitoleic acid (C_{16}) は、血清中の Very Low-density および Low-density Lipoproteins の triglycerides のそれに比べて、著しく大きかった(表に示す)。このことは乳腺内に存在している desaturase は stearic acid に特異的に作用し、palmitic acid には特異性が小さいようである。

linoleic acid を多量に含有している大豆油あるいはサフラワー油を乳牛の飼料に添加給与すると、血漿中の linoleic acid の濃度は著しく増加しており、そしてこの増加は主に cholesterol esters と phospholipids の画分においてである^{48,53)}。このことは、飼料として摂取した linoleic acid の1部は第一胃内での水素添加を逃がれ、小腸から吸収され、血流中の cholesterol esters および phospholipids の画分に選択的に組み込まれ、triglycerides には僅かしか組み込まれないことを示している。

乳牛の乳脂肪中に必須脂肪酸の含量が少ない理由として、給与された linoleic acid は第一胃内微生物によって、活発に水素添加を受けるためであることはすでによく知られているが、第一胃内で水素添加を逃がれた linoleic acid は乳脂肪合成には直接利用されない血流中の脂質画分、すなわち、cholesterol esters や phospholipids の画分に選択的に取り込まれるためと、また血流中の全 triglycerides の linoleic acid の比率に比べ Very Low-density および Low-Density Lipoproteins 中の triglycerides の linoleic acid の比率は低いことから⁵³⁾、triglycerides での linoleic acid の分布はかたよったものであり、乳腺によってあまり取り込まれない High-density Lipoproteins に多く分布しているためと

考えられる。

6. Protected fats の添加給与と乳脂肪分泌

泌乳初期の牛、あるいは高能力牛に対して十分に満すだけのエネルギーを給与することは非常に困難なことである。たとえば、多量の脂肪を飼料に添加して、エネルギーを増加させようとする、消化率、さらに食欲さえも低下することが報告されている⁹⁸⁾。最近になって、脂肪をホルムアルデヒドで処理した蛋白質 (formaldehyde-treated protein) の層で保護する技術が開発されている⁹⁹⁾。いわゆるこの“protected fats”は第一胃内での微生物による影響を受けることなく、小腸で消化され、そして吸収される¹⁰⁰⁻¹⁰²⁾。そのため、かなりの量の protected fats を飼料中に添加しても、消化や食欲などにはあまり影響を与えないものと思われ、それでエネルギー摂取量を増加させるため、この protected fats を飼料中に添加し、高能力牛のエネルギー摂取を改善できる可能性が持たれている。事実、STORRY *et al.*¹⁰³⁾ および MACLEOD *et al.*¹⁰⁴⁾ は濃厚飼料多給による著しい乳脂肪生産の低下を、protected tallow を添加給与することによって、改善できたとしている。さらにサフラワー油のような高度不飽和脂肪酸を多量に含有している脂肪を protect したものを添加給与することによって、乳脂肪生産を低下させることなく、乳脂肪中の不飽和脂肪酸の比率を増加させることが報告されている^{102,105-110)}。しかし、この protected fats を乳牛の飼料に添加して給与させることに関する研究は、始められたばかりであり、問題点もいくつか残っており、今後の研究が待たれる。

ま と め

以上、飼料に脂肪を添加し、乳牛に給与した際、生産される乳脂肪中の脂肪酸組成におよぼす影響、また血漿中脂質と乳脂肪分泌との関係について述べた。最後に述べた protected fats の飼料への添加利用に関する研究は始められたばかりであり、今後の成果が期待される。また反芻動物における脂質代謝に関する最近の研究は目覚ましいものがあり、飼料中への脂肪の添加に関する問題、さらに低脂肪乳に関する問題なども、反芻動物の脂質代謝を通して検討してゆかなければならないであろうと思われる。

文 献

- 1) MAYES, P. A., Biochem. J., 71: 459. 1959.
- 2) PAWAN, G. L. S., Proc. Nutr. Soc., 18: 155. 1959.
- 3) KHANADE, J. M. and M. C. NATH, Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 105: 566. 1960.
- 4) SWIFT, R. W., W. H. BRATZLER, W. H. JAMES, A. D. TILLMAN and D. C. MEEK, J. Anim. Sci.,

- 27: 539. 1944.
- 5) KURYVIAL, M. S., J. P. BOWLAND and R. T. BERG, *Can. J. Anim. Sci.*, **42**: 23. 1962.
- 6) PATTERSON, D. S. P., *Res. Vet. Sci.*, **4**: 230. 1963.
- 7) DAWSON, R. M. C. and P. KEMP, *Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant*, ed. A. T. PHILLIPSON, 504-518. Oriel Press. Newcastle upon Tyne. 1970.
- 8) 田中桂一, 日畜会報, **45**: 307. 1974.
- 9) CZERKAWSKI, J. W., *Br. J. Nutr.*, **21**: 865. 1967.
- 10) 田中桂一・清水良三・林 英夫, 日畜会報, **44**: 143. 1973.
- 11) NOBLE, R. C., W. STEELE and J. H. MOORE, *Br. J. Nutr.*, **23**: 709. 1969.
- 12) MOORE, J. H., R. C. NOBLE, W. STEELE and J. W. CZERKAWSKI, *Br. J. Nutr.*, **23**: 869. 1969.
- 13) 田中桂一・清水良三・林 英夫, 日畜会報, **44**: 212. 1973.
- 14) DRONOVAT, N. S., R. W. STANLEY, E. COBB and K. MORITA, *J. Dairy Sci.*, **49**: 28. 1966.
- 15) SHAW, J. C. and W. L. ENSOR, *J. Dairy Sci.*, **42**: 1238. 1959.
- 16) BROWN, W. H., J. W. STULL and G. H. STOTT, *J. Dairy Sci.*, **45**: 191. 1962.
- 17) NOTTLE, M. C. and J. A. F. ROOK, *Proc. Nutr. Soc.*, **22**: vii. 1963.
- 18) NICHOLSON, J. W. G., H. M. CUNNINGHAM and D. W. FRIEND, *Can. J. Anim. Sci.*, **43**: 309. 1963.
- 19) STEELE, W. and J. H. MOORE, *J. Dairy Res.*, **35**: 223. 1968.
- 20) STEEL, W. and J. H. MOORE, *J. Dairy Res.*, **35**: 343. 1968.
- 21) STEELE, W. and J. H. MOORE, *J. Dairy Res.*, **35**: 353. 1968.
- 22) STEELE, W. and J. H. MOORE, *J. Dairy Res.*, **35**: 361. 1968.
- 23) VARMAN, P. N., L. H. SCHULTZ and R. E. NICHOLS, *J. Dairy Sci.*, **51**: 1956. 1968.
- 24) NOBLE, R. C., W. STEELE and J. H. MOORE, *J. Dairy Res.*, **36**: 375. 1969.
- 25) 田中桂一, 日畜会報, **41**: 254. 1970.
- 26) TANAKA, K., I. NAKAJIMA and H. HAYASHI, *Jap. J. Zotech. Sci.*, **44**: 165. 1973.
- 27) DEMEYER, D. I. and H. K. HENDERICKX, *Biochim. Biophys. Acta*, **137**: 484. 1967.
- 28) FELINSKI, L., G. A. GARTON, A. K. LOUGH and A. T. PHILLIPSON, *Biochim. J.*, **90**: 154. 1964.
- 29) HEATH, T. J., E. P. ADAMS and B. MORRIS, *Biochem. J.*, **92**: 511. 1964.
- 30) LEAT, W. M. F. and J. G. HALL, *J. Agri. Sci., Camb.*, **71**: 189. 1968.
- 31) WADSWORTH, J. C., *J. Dairy Sci.*, **51**: 876. 1968.
- 32) PERRY, F. G. and G. K. MACLEOD, *J. Dairy Sci.*, **51**: 1233. 1968.
- 33) BATH, I. H. and K. J. HILL, *J. Agri. Sci., Camb.*, **68**: 139. 1967.
- 34) TANAKA, K., I. NAKAJIMA, H. ITO and H. HAYASHI, *Res. Bull. Fac. Agric. Gifu Univ.*, **33**: 295. 1972.
- 35) 田中桂一・清水良三・崎元道男・詹 德芳, 日畜会報, **45**: 206. 1974.
- 36) WADSWORTH, J. C., *J. Dairy Sci.*, **51**: 1382. 1968.
- 37) SCOTT, T. W. and L. J. COOK, *Digestion and Metabolism in the Ruminant*, ed. I. W. McDONALD and A. C. I. WARNER, 510-523. The University of New England Publishing Unit. Armidale. Australia. 1975.
- 38) LENNOX, A. M., A. K. LOUGH and G. A. GARTON, *Br. J. Nutr.*, **22**: 237. 1968.
- 39) LENNOX, A. M. and G. A. GARTON, *Br. J. Nutr.*, **22**: 247. 1968.
- 40) LEAT, W. M. F. and F. A. HARRISON, *Q. J. Exp. Physiol.*, **54**: 187. 1969.
- 41) VIVIANI, R. and A. R. BORGATTI, *Atti, 14th. Congr. Naz. Microbiol.*, **2**: 89. Di Blasio. Napoli. Italy. 1967.
- 42) BOHMAN, V. R., M. A. WADE and C. TORELL, *J. Anim. Sci.*, **21**: 241. 1962.
- 43) BOHMAN, V. R. and A. L. LESPERANCE, *J. Anim. Sci.*, **21**: 658. 1962.
- 44) STORRY, J. E., J. A. F. ROOK and A. J. HALL, *Br. J. Nutr.*, **21**: 425. 1967.
- 45) O'KELLY, J. C., *Aust. J. Biol. Sci.*, **21**: 1025. 1968.
- 46) O'KELLY, J. C. and D. W. ROBINSON, *Aust. J. Agric. Res.*, **19**: 657. 1968.
- 47) MOORE, J. H., W. STEELE and R. C. NOBLE, *J. Dairy Res.*, **36**: 383. 1969.
- 48) STEELE, W., R. C. NOBLE and J. H. MOORE, *J. Dairy Res.*, **38**: 57. 1971.
- 49) RINDSIG, R. B. and L. H. SCHULTZ, *J. Dairy Sci.*, **57**: 1037. 1971.
- 50) 田中桂一・中島岩男・林 英夫, 日畜会報, **44**: 165. 1973.
- 51) BRUMBY, P. E., J. E. STORRY and J. D. SUTTON, *J. Dairy Res.*, **39**: 168. 1972.
- 52) 田中桂一・中島岩男・林 英夫, 日畜会報, **44**: 19. 1973.
- 53) 田中桂一・中島岩男・崎元道男・林 英夫, 岐阜大農研報, **34**: 373. 1973.
- 54) LINAZASORO, J. M., R. HILL, F. CHEVALLER and I. L. CHAIKOFF, *J. Exp. Med.*, **107**: 813. 1958.
- 55) MUKHERJEE, S. and R. B. ALFIN SLATER, *Arch. Biochem. Biophys.*, **73**: 359. 1958.
- 56) BARTLEY, J. C. and S. ABRAHAM, *Biochim. Biophys. Acta*, **280**: 258. 1972.
- 57) ROMSOS, D. R., S. M. RUIZ and G. A. LEVEILLE, *Comp. Biochem. Physiol.*, **53**: 19. 1976.
- 58) ENGELBERG, H., *Metabolism*, **15**: 796. 1966.

- 59) GLOMSET, J. A., *J. Lipid Res.*, **9**: 155. 1968.
- 60) LEAT, W. M. F. and J. BAKER, *Comp. Biochem. Physiol.*, **36**: 153. 1970.
- 61) MOORE, J. H., R. C. NOBLE and W. STEELE, *Br. J. Nutr.*, **23**: 141. 1969.
- 62) HOLLAND, E. B. and J. P. BUCKLEY, *J. Agri. Res.*, **12**: 719. 1918.
- 63) HOLLAND, E. B. and J. P. BUCKLEY, *J. Agri. Res.*, **24**: 365. 1923.
- 64) SUTTON, T. S., J. B. BROWN and E. W. JOHNSTON, *J. Dairy Sci.*, **15**: 209. 1932.
- 65) HILDITCH, T. P. and H. M. THOMPSON, *Biochem. J.*, **30**: 677. 1936.
- 66) HILL, O. J. and L. S. PALMER, *J. Dairy Sci.*, **21**: 529. 1938.
- 67) WILLIAMS, N. K., C. Y. CANON and D. ESPE, *J. Dairy Sci.*, **22**: 442. 1939.
- 68) HILDITCH, T. P. and H. JASPERSON, *Biochem. J.*, **37**: 238. 1943.
- 69) STORRY, J. E., A. J. HALL and V. W. JOHNSON, *Br. J. Nutr.*, **22**: 609. 1968.
- 70) MACLEOD, G. K., A. S. WOOD and Y. T. YAO, *J. Dairy Sci.*, **55**: 446. 1972.
- 71) HILDITCH, T. P., *The Chemical Constituents of Natural Fats*. 3rd ed. 95-100. Chapman and Hill Ltd. London. 1956.
- 72) TOVE, S. B. and R. D. MOCHRIE, *J. Dairy Sci.*, **46**: 686. 1963.
- 73) STORRY, J. E. and J. A. F. ROOK, *Biochem. J.*, **91**: 2/c. 1964.
- 74) STORRY, J. E. and J. A. F. ROOK, *Biochem. J.*, **97**: 879. 1965.
- 75) STORRY, J. E., A. J. HALL, B. TUCKLEY and D. MILLARD, *Cr. J. Nptr.*, **23**: 173. 1969.
- 76) ANNISON, E. F., J. L. LINZELL, S. FAZAKERLEY and B. W. NICHOLS, *Biochem. J.*, **102**: 637. 1967.
- 77) LINZELL, J. L., E. F. ANNISON, S. FAZAKERLEY and R. A. LENG, *Biochem. J.*, **104**: 34. 1967.
- 78) WARD, P. F. V., T. W. SCOTT and R. M. C. DAWSON, *Biochem. J.*, **92**: 60. 1964.
- 79) TANAKA, K. and K. SHIGENO, *Jap. J. Zootech. Sci.*, **47**: 50. 1976.
- 80) STEELE, W., *J. Dairy. Res.*, **36**: 369. 1969.
- 81) BICKERSTAFFE, R. and E. F. ANNISON, *Biochem. J.*, **108**: 47P. 1968.
- 82) HILDITCH, T. P. and J. J. SLEIGHTHOLME, *Biochem. J.*, **24**: 1098. 1930.
- 83) MOHAMMED, K., W. H. BROWN, P. W. RILEY and J. W. STULL, *J. Dairy Sci.*, **47**: 1208. 1964.
- 84) GANGULY, J., *Biochim. Biophys. Acta*, **40**: 110. 1960.
- 85) BARRY, J. M., W. BARTLEY, J. L. LINZELL and D. S. ROBINSON, *Biochem. J.*, **89**: 6. 1963.
- 86) PATTON, S. and R. D. MCCARTHY, *J. Dairy Sci.*, **46**: 916. 1963.
- 87) MOORE, J. H. and W. STEELE, *Proc. Nutr. Soc.*, **27**: 66. 1968.
- 88) HIBBIT, K. G., *Biochim. Biophys. Acta*, **116**: 56. 1966.
- 89) HOWANITZ, P. J. and H. R. LEVY, *Biochim. Biophys. Acta*, **106**: 430. 1965.
- 90) SMITH, S. and R. DILS, *Biochim. Biophys. Acta*, **125**: 435. 1966.
- 91) GANGULY, J., *Biochim. Biophys. Acta*, **40**: 110. 1960.
- 92) KUMAR, S., V. N. ZINGL and R. KEREN-PAZ, *Biochim. Biophys. Acta*, **98**: 221. 1965.
- 93) RINDSIG, R. B. and L. H. SCHULTZ, *J. Dairy Sci.*, **57**: 1459. 1974.
- 94) WEST, C. E., E. F. ANNISON and J. L. LINZELL, *Biochem. J.*, **104**: 59P. 1967.
- 95) BISHOP, C., T. DAVIES, R. C. GLASCOCK and V. A. WELCH, *Biochem. J.*, **113**: 629. 1969.
- 96) RAJU, P. K. and R. REISER, *J. Biol. Chem.*, **242**: 379. 1967.
- 97) BICKERSTAFFE, R. and E. F. ANNISON, *Biochem. J.*, **107**: 27P. 1968.
- 98) STORRY, J. E., P. E. BRUMBY and G. C. CHEESMAN, *Agri. Dev. Adv. Ser. Q Rev.*, **15**: 96. 1974.
- 99) BITMAN, J., L. P. DRYDEN, H. K. GOERING, R. A. YONCOSKIE and L. F. EDMONDSON, *J. Am. Oil. Chem. Soc.*, **50**: 93. 1937.
- 100) SCOTT, T. W., L. J. COOK and S. C. MILLS, *J. Am. Oil. Chem. Soc.*, **48**: 358. 1971.
- 101) ACKERSON, B. A., R. R. JOHNSON and R. L. HENDRICKSON, *J. Nutr.*, **106**: 1383. 1976.
- 102) PLOWMAN, R. D., J. BITMAN, C. H. GORDON, L. P. DRYDEN, H. K. GOERING and T. R. WRENN, *J. Dairy Sci.*, **55**: 204. 1972.
- 103) STORRY J. E., P. E. BRUMBY, A. J. HALL and V. W. JOHNSON, *J. Dairy Res.*, **41**: 165. 1974.
- 104) MACLEOD, G. K., Y. YU and L. R. SCHAEFFER, *J. Dairy Sci.*, **60**: 726. 1977.
- 105) BITMAN, J., T. R. WRENN, D. L. WOOD, G. C. MUSTAKAS, E. C. BAKER and W. J. WOLF, *J. Am. Oil. Chem. Soc.*, **52**: 415. 1975.
- 106) PAN, Y. S., L. J. COOK and T. N. SCOTT, *J. Dairy Res.*, **39**: 203. 1972.
- 107) COOK, L. J., T. W. SCOTT and Y. S. PAN, *J. Dairy Res.*, **39**: 211. 1972.
- 108) SCOTT, T. W., L. J. COOK, K. A. FERGUSON, I. W. McDONALD, R. A. BUCHANAN and G. LOFTUS-HILLS, *Aust. J. Sci.*, **32**: 291. 1970.
- 109) GOERING, H. K., T. R. WRENN, L. F. EDMONDSON, J. R. WEYANT, D. L. WOOD and J. BITMAN, *J. Dairy Sci.*, **60**: 739. 1977.
- 110) MATTOS, W., and D. L. PALMQUIST, *J. Dairy Sci.*, **57**: 1050. 1974.