反芻動物の採食行動と第一胃内容物の動態

左 久

帯広畜産大学, 帯広市 080

The Relationships between the Feeding Behaviour and the Rumen Contents in the Ruminant

Hisashi HIDARI

Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro-shi 080

動物の採食行動は生存に対する寄与が最も明らかな行動の1つである。反芻動物の食草行動の観察は1920年代には数値として発表されていたことが MANGOLD¹⁾ や HAFEZ²⁾の著書からうかがわれる。近年 LORENZ や TINBERGEN を先駆者とする新しい動物行動学 (ethology) と呼ばれる科学が脚光を浴びている。この科学の特色は自然のままの動物の生活を尊重し、忍耐強い観察をもとに、動物行動のメカニズムの解明を目標としていることである^{3,4)}。

このような姿勢で家畜の行動を分析することは、家畜の飼養管理上有益な情報を多数得ることができると考えられる。ethology の立場では「何が動物を食べるようにしているか」即ち、採食行動の結果より原因に対する疑問から研究が発する。畜産の領域では、採食量が家畜の生産性に直接的な影響を与え、同時に消化率と共に飼料の利用性を評価する1つの尺度となることから、採食行動の原因よりも結果に中心を置く研究姿勢が多い。しかしながら、採食量の調節メカニズムを解明するためにはその過程に起る生理反応の変化を無視することはない。

生理的必要性が1つのまとまった採食行動として発現し、飼料を獲得する過程には中枢や口腔、消化管および物質代謝などが関与している。採食行動の形成には生理的要因のほか、動物の社会構造も含めた環境的・心理的要因も影響を与えている。反芻家畜の採食量調節に関する研究成果は第一胃という機能的・形態的特性との関係

を中心に多数報告されている。又、これに関する総説も多く、中枢⁵⁾や食欲⁶⁾、味覚⁷⁾、エネルギーバランス^{8,9)}、消化管内容物¹⁰⁾、行動¹¹⁾および生産生理^{12,13)}、飼養管理¹⁴⁻¹⁷⁾、等の観点から採食が論じられている。

本稿では、反芻動物の採食に関する文献を全般的に紹介するのではなく、採食量を獲得する過程である採食行動と、採食にともなう第一胃内生理現象との関係を解明するのに必要な知見を整理し概説することにした。

採食行動と反芻、飲水

動物の採食には、たえず少しずつ食べる nibbler 型と、一定時間にまとめて食いをする meal-eater 型とがある。反芻動物は基本的には前者に属すると考えられている¹⁸⁾。

採食の最も小さい単位は1かじりの採食であるが、1回の採食の終了や飽食の判断は採食を止めた状態の定義の仕方によって変わる。

給与する飼料や動物、実験の目的によって1回の採食の定義は異なる。めん羊では、1.5分以上継続し、前の採食と20分以上離れているもの¹⁹⁾、5分以上継続し30分以上離れているもの²⁰⁾又は10分以上継続し前後に10分以上の間隔のあるもの^{21,22)}を、又、牛では、5分以上継続し、前の採食と15分以上離れているもの²³⁾を1回の採食としている例がある。自由採食時の飽食の判断は、給飼後初めて横臥又は反芻を開始することを基準にしている例がある²⁴⁾。

舎飼い、放牧を問わず自由採食時には、反芻家畜は1

日採食量を数回に分けて採食している^{2,14,26-29}。放牧時の採食行動については、草生との関係などを中心とした総説が発表され^{28,30-32}、最近、ARNOLD と DUDZINSKI により放牧行動の著書が出版された³³。この項では、採食に対して生理的要因がより直接的に反映し、この関係を研究しやすい舎飼いの採食行動を中心に述べてゆく。

i 採食時間と採食速度

牛やめん羊の採食行動は給与飼料の形状や質によって変わり³⁴⁻³⁷、給飼時間や回数、照明時間も影響を及ぼす^{23,38-40}。

乾草を細切又は、粉碎して与えると採食時間は短く、採食速度は速くなり、採食量は増す⁴¹⁻⁴³。同一草を乾草とサイレージにして採食行動を比較すると、サイレージでは1回の採食時間が短く、採食回数が多い⁴⁴。又、乾物 1 kg 当りの総しゃく時間も長い⁴⁵。これはサイレージや生草は乾草よりも水分含量が多く、かさが大きいのでしゃくに時間がかかるためとされているが⁴⁶、サイレージに含まれている乳酸等の採食抑制作用も関係しているかも知れない⁴⁷⁻⁴⁹。

1 日の採食行動は給飼開始直後に最も活発で、次第に採食速度は低下する^{21,50-52}。SUZUKI *et al.*⁵³は給与した乾草を一旦取り上げて 10 分後に再びそれを給与すると、再給飼直後に採食ピークがみられ、給飼という心理的な刺激が採食行動開始に大きな影響をもっていることを示した。

給飼時間が制限されると、牛やめん羊は採食速度を速め、採食間隔を短くして採食量を維持しようとする⁵⁴⁻⁵⁶。高泌乳牛では、ミルキングパーラー中の搾乳時間内に多量の濃厚飼料を採食する必要がある。濃厚飼料に等量の水を加え練状にすると採食速度が速くなることが知られている^{57,58}。

採食行動は動物の状態によっても変化する。妊娠牛は非妊娠時より採食速度が遅く、採食量は減少し、反芻時間は長くなる⁵⁹。泌乳牛は乾乳牛より採食速度が速く、採食量が多い¹⁴。体重 250 kg 前後の肉牛では、ペレットや粉碎乾草の採食速度と体重との間に直線回帰が得られている⁶⁰。又、めん羊の嗅球を除去すると、1 日採食量は変わらないが、採食時間は長くなる⁶¹。

ii 反芻

反芻の吐き戻し、えん下時の食道内圧の変化は STEVENS と SELLERS によって研究され、食塊を上昇させる収縮波の速さなどが計算されている⁶²。反芻は採食と同様に飼料の形態との関連が深い。飼料片の細かい方が反芻時間が短いと予測されるが、長い乾草と細切乾草では

大きな違いがなく^{41,42}、粉碎やペレット化すると著しく短くなる^{36,63-65}。

採食量が増えると反芻時間は長くなる⁶⁶。飼料中のせんい含量³⁵や CWC 含量^{67,68}と反芻時間の長さとは高い正の相関がある。

PEARCE はめん羊の第一胃内容物をわらと緩衝液で置き換えると直ちに反芻が開始され⁶⁹、第一胃内に VFA や尿素、人工唾液などを注入して pH を変えても反芻には何ら影響がないことを示した⁷⁰。

めん羊の食道内にゴム製バルーンを挿入し、反芻時の食塊吐き戻しを阻止すると第一胃内容物の粗剛性が消えず、その後の採食量が減少するという報告がある⁷¹。

これらの事実、反芻動物が他の動物よりも速い食方でせんい質の飼料片を摂取し¹、機械的消化を反芻時のそしゃくで補っているという合目的な解釈を支えている。

乳牛に粉碎乾草を給与すると反芻時間は減少するが、これにポリエチレンリボンを与え反芻を促進させると飼料の滞留時間が短くなり、消化率が低下する⁷²。逆に口輪で反芻を阻止すると滞留時間が長くなり、消化率が改善される⁷³。このように反芻の効果は飼料の形態により異なる。

FREER *et al.*⁵⁶は採食量 1 lb 当りの採食時間と反芻時間との総和は給与飼料毎にほぼ一定になることを認めた。BALCH⁷⁴はこれをもとに乾物採食量 1 kg 当りの総しゃく時間を、飼料のせんい質性を表わす指標と考えた。この数値は“roughage index”と呼ばれ、形状や質の異なる飼料の物理的性質を比較するのに用いられた。

iii 飲水

1 日の飲水量は乳量、飼料の乾物含量と正の相関、降雨量、相対湿度とは負の相関がある^{75,76}。BAILEY と BROSTER は乳牛の飲水量に対する気温や体重の係数を算出した⁷⁷。ATKESON と WARREN⁷⁸によれば、乾物摂取量と水分摂取量（飲水量＋飼料中水分量）との比は泌乳量に応じて大きくなり、飲水回数は飲水量に従って増加する。

飲水行動は日中の採食時に多く^{51,77,79}、夜間は少い⁷⁸。又、採食時の約 2/3 を過ぎた頃に飲水する傾向が認められている⁸⁰。乳牛の飲水速度は 4.5～14.9 kg/分、1 日の飲水時間は 2～8 分で、1 日の行動中に占める時間的割合は小さい⁷⁹。

飲水行動や反芻活動は、生理的恒常性を維持するための採食行動自体の調節と共に、家畜の行動的対応のひとつとみることができる。

iv 採食行動の日周パターン

フィードロット内の肉牛の採食行動は 75% が日中に分布し²³⁾, 各採食期の採食速度の変動は採食時間のそれより小さい⁸¹⁾. 乳牛にグラスサレージを自由給飼すると, 1 日の採食時間と反芻時間の分布はほぼ完全に逆転し^{82,83)}, 1 時間当りの採食と反芻時間との間には負の相関が認められている^{84,85)}. めん羊に 2 種類の飼料を与えると, 嵩の小さい飼料の方が採食回数が多く, 採食速度が速い. しかし, 容積単位の採食速度 (ml/分) は飼料間に違いがなかった¹⁹⁾.

1 日の採食量摂取過程で, 1 つ 1 つの採食行動は大きさと間隔が動物体のホメオスタシスが破られないように調節されていなければならない. BAILE は 1 日の採食行動中で, 1 つの採食期前の間隔とその採食量との比, 1 採食期の採食量と次の採食期までの間隔との比を求め, 採食行動調節要因を分析した²²⁾.

前者は *hunger ratio*, 後者は *satiety ratio* と呼ばれる. これらは BECKER と KISSILEFF⁸⁶⁾ がラットのミルク摂取パターンの解析に用いた考え方が基礎になっている. めん羊に濃厚飼料ペレットと乾草を与えて比較すると, 濃厚飼料より乾草給与時の方が採食前の間隔と採食量との間に高い相関がみられるものの, *hunger ratio* は一定にならない. 第一胃が種々の緩衝機能を果し, 採食間隔と採食量の関係は単胃動物ほど厳密さを要しないのかも知れない.

一方, めん羊に粗飼料を自由採食させて, 1 日採食量の摂取経過を累積採食量の経時変化で表わすと, この曲線には 2 つの変曲点が見い出される²¹⁾. この 2 点はいずれも採食を休止している状態であり, 前者は *primary satiety state* (PSS), 後者は *final satiety state* (FSS) と呼ばれる. 給飼開始より PSS までは急速な食べ方, FSS 以降は夜間の補食と, 2 点を境に採食行動の大きさが変化する. 2 点間に出現する 1 つ 1 つの採食行動は, それによる累積採食量が 2 点を結ぶ直線から大巾に外れないよう調節されていることが示唆された. この考え方は BALCH⁸⁷⁾ や BLAXTER *et al.*⁸⁸⁾ の消化管内滞留時間や “*rumen fill*” と自由採食量との関係についての知見が背景になっている.

採食にともなう第一胃内生理諸元の変化

めん羊が採食を開始すると体温が上昇し, 呼吸数や心拍数が増加する⁸⁹⁻⁹¹⁾. 血液や尿の pH は低下し⁹²⁾, 尿中への無機塩排泄が増加する⁹³⁾. 第一胃内においてもさまざまな生理現象の変化がみられる. 採食開始と共に第一胃内温は上昇する⁹⁴⁾. この第一胃内温の上昇は体温の上

昇よりも大きく^{91,95,96)}, 第一胃内で産生される発酵熱が大きく貢献している⁹⁷⁾.

i 唾液分泌と第一胃内 pH および浸透圧

採食や反芻が開始されると耳下腺唾液⁹⁸⁻¹⁰⁰⁾や混合唾液^{101,102)}の分泌が増す. めん羊の混合唾液分泌は採食終了直後 1.86 ml/分で最も少なく, 次の採食開始前には 5.41 ml/分まで漸増し, 採食開始と同時に 16.0 ml/分と約 3 倍に達する¹⁰²⁾.

乾草を採食している牛の食塊の乾物含量は給飼開始後, 次第に減少してゆく¹⁰³⁾. これは唾液の枯渇より採食量の減少が早いことを示しており, 唾液の枯渇が乾草の採食量を規制する可能性は少いものと推測される.

佐々木ら^{92,93,104)}はめん羊を使った一連の研究で, 採食時にみられる体液酸塩基平衡の変動は, 採食開始時の急激な唾液分泌の増加と密接な関係にあることを明らかにしている.

第一胃内 pH の日内変動は VFA 濃度の日周パターンが全く逆転した形を示し¹⁰⁵⁻¹⁰⁷⁾, 採食と共に低下⁴⁹⁾, VFA 濃度のピーク時に最低値を示す. 1 日の pH の変動巾は 1 日 1 回給飼では 6.9~5.4, 3 回給飼 6.8~6.2 で, 給飼回数が多くなると変動巾は小さくなる¹⁰⁵⁾.

牛を乾草単飼から発酵の早い濃厚飼料単飼に切換えると, 第一胃内 pH は著しく低下し, 日周変動は数日間乱れる¹⁰⁸⁾. 乾草給与時の牛の第一胃内 pH は内容物表層部が最も低く, 濃厚飼料給与時では腹のう部が最も低い¹⁰⁹⁾.

めん羊の第一胃内浸透圧は採食前約 250 mOsm で, 採食により上昇し, 給飼後 2 時間で 370 mOsm のピークに達する¹¹⁰⁾. めん羊に 1 日 2 時間給飼を行ない, 急速な食べ方を強制すると, 第一胃内浸透圧は採食と共に急激に上昇する. 採食終了時には約 500 mOsm まで上昇し, この浸透圧は第一胃内 K^+ , Na^+ 濃度の上昇と並行していた¹¹¹⁾. 一方, BENNINK *et al.*¹¹²⁾は, 採食終了後の牛第一胃内容物の浸透圧変化が第一胃内ミネラル含量よりも, VFA 濃度の変化に依存していることを報告している. このように, 採食にともなう第一胃内 pH や浸透圧の変化は, 唾液分泌に由来するミネラル含量の変動や VFA 生成に帰着すると考えられる.

ii 第一胃内 VFA

第一胃内 VFA 濃度は給飼開始より次第に上昇し, 飼料や給飼法による差はあるが, 約 3~6 時間後にピークを迎える^{107,118-117)}. 血中 VFA 濃度の変動は頸動脈¹¹⁸⁾, 頸静脈¹¹⁹⁾, 肝門脈¹¹⁴⁾いずれも第一胃内 VFA の動向と一致している. 採食量が増えれば第一胃内 VFA 濃度も高まり¹¹⁹⁾, 生産される VFA のモル比は 24 時間を通じてかなり一定である¹²⁰⁾. 子牛では, 給飼回数を多くすると

第一胃内 VFA 濃度は高まり、ルーメンバクテリアやプロトゾアが増加し、増体が大きくなるという報告がある¹²¹⁾。

第一胃内の VFA 生産速度と濃度とは高い相関がある^{122,123)}。HUNGATE¹²⁴⁾は第一胃の容積・飼料の通過速度・唾液の分泌が定常状態であれば、第一胃内は連続発酵槽とみなし得ると述べている。FAICHNEY¹⁰⁶⁾はめん羊で、アルファルファペレットを1日1回給飼から8回給飼に変えると、第一胃内 VFA 濃度の1日の変動巾は12 mmol/dl から 3 mmol/dl に縮小することを観察した。WHITELAW *et al.*¹⁰⁵⁾も牛で、給飼回数を増やすと、第一胃内 VFA 濃度の日内変動が小さくなることを認めている。

飼料の消化管内通過速度を測定するために、めん羊に hourly feeding を行なうと、第一胃内容物量の日周変動が消失することが知られている¹²⁵⁾。FAICHNEY や WHITE-LAW *et al.* の結果は、第一胃内が“連続発酵槽”モデルに近づいていることを示しているものと思われる。

放牧中のめん羊に放射性同位元素希釈法を用い VFA 生産速度を求めると、その変動は採食量の変動より小さい¹²³⁾。又、乾草を自由採食させためん羊の第一胃内 VFA 濃度の経時変化はゆるやかな曲線を描き、FSS 到達後約4時間頃1つのピークを形成した¹²⁶⁾。これらの事実、放牧時の第一胃内の状態が採食パターンと比較して安定しているという ANNISON と LEWIS¹²⁴⁾の指摘を追証する結果となった。

iii 第一胃運動と内容物の物理的状態

採食や反芻が行なわれると第一胃収縮運動は速くなる。給飼開始と同時に急増した収縮運動は採食速度の低下と共に減少する¹²⁷⁾。又、第二胃運動は採食、休息、反芻時の順に頻度が高い^{56,128)}。

胃運動と内容物の移動との関係については BALCH *et al.*¹²⁹⁾や STEVENS *et al.*¹³⁰⁾が研究を行なっている。彼らの得た結果を総合すると、第一・二胃からの内容物移動は第二胃収縮と第三胃内圧の低下、および第二・三胃口の開放が連系して完了する。第三胃から第四胃への内容物移動は第三胃体の収縮が付随し、この時、たびたび第三胃から第二胃への内容物の逆流がみられる。

COLVIN *et al.*¹³¹⁾は飼料の物理的形態と胃運動との関係を牛で検討し、えんばく乾草のような粗剛な飼料が与えられると、第一胃 A 型運動の振巾が増大することを認めた。アルファルファ生草などの易発酵性飼料を採食すると、あい気によるガス排出が増し、胃内圧上昇、B 型運動の頻発がみられた¹³²⁾。採食量が多いと、第二胃収縮1回当りの第三胃への内容物移動量は多くなる^{34,56)}。

こうして、採食と胃運動との関係には、採食量や飼料の物理的性質のみならず発酵性にも関わりがある。

GILL *et al.*¹³³⁾は、乾草採食牛のえん下食塊を食道噴門部で経時的に集め分析した。採食開始直後の食塊は粗大飼料片が多く、食塊の大きさは最も小さい。採食の進行と共に食塊中の飼料片は細かくなり、1食塊のそしゃく数は増える。このことは、動物が採食開始直後の早食いから次第に採食速度を低下させ、入念なそしゃくを行なっていることを示している。

採食により第一胃内に摂取された飼料片の大きさや比重は、飼料の滞留時間に大きな影響を与えることが予想され、第一胃内での分布や採食後の時間経過との関係についての報告がある¹³⁴⁻¹³⁶⁾。

EVANS *et al.*¹³⁶⁾は、乾草給与牛の第一・二胃内5ヶ所から内容物を経時的に採取し、飼料片の大きさや比重を分析した。その結果、粗い飼料片は比重が軽く、背のう部に集まり、細かい飼料片は比重が重く、腹のう部に多い傾向があった。背のう部の飼料片は採食開始直後は粗大で、次第に細かく均質になるという経時変化を示した。又、低比重の飼料片が多い時反芻が開始し、高比重の飼料片が多くなって反芻が停止する。これらの結果は、採食された飼料片が第一胃内で受ける機械的消化の過程を明らかにしている。

さらに、彼らは第一胃内容物中飼料片の物理的強度を測定した¹³⁷⁾。第一胃内容液による飼料片の分解程度は飼料の種類によって異なる。第一胃内消化を受けて強度が半分になるまでの時間を飼料間で較べると、その比がそれぞれの飼料の“roughage index”の比と近似するという事実は大変興味深い。

採食により第一胃内容物量は増加する。CAMPLING *et al.*¹³⁸⁻¹⁴¹⁾は乳牛に乾草やわらを1日6時間自由採食させた実験で、採食前・後の第一胃内容物量を測定した。採食による内容物量増加は乾物量で96%にも及んだ。さらに彼らは、牛で給飼時間帯中5時間と採食終了後翌朝までの第一胃内容乾物の消失速度を推定し、採食中より給飼終了後の方が消失がわずかに速いことを示した¹⁴²⁾。

採食行動の経過と第一胃内容物性状との関係を分析するためには、採食行動をできる限り妨害せずに内容物の物理的性状を推測できる測定値が必要である。筆者は、めん羊の第一胃フィステルに内容物の攪拌抵抗をストレーンゲージでとらえるトルクメータを取りつけ、内容物の堅さを測定した¹⁴³⁾。この測定値は第一胃内容乾物量と高い相関があり、内容物構成飼料片の大きさや、水分量の変化をよく反映することが確認された。

この方法で測った第一胃内容物の堅さは採食時は増大、休息時には減少した。前述のように、自由採食時の1日の採食パターンには PSS と FSS という飽食状態がみられる。内容物の堅さからみた FSS 時の第一胃内飼料充満状態は、給飼時間が異なり採食量や採食速度が異なっても、ほぼ 63% で一定であった⁵⁵⁾。この事実、自由採食時の飽食に第一胃内容物の堅さで表わされる内容物の物理的性状が強い影響力をもっていることを示唆している。

自由採食量の調節と第一胃内容物性状

反芻動物が採食を開始すると多くの生理諸元が変化する。これらの中には採食量調節に重要な役割を果たしているものと、いないものがあり、前者の中にも反芻動物特有の現象と非特異的なものがある。ここでは、反芻動物で主要な採食量調節要因と考えられ、多くの研究が行なわれている第一胃内 VFA 等の化学的要因と、第一胃内容物の消長を中心とする物理的要因について述べる。

i 化学的要因

MANNING *et al.*¹⁴⁴⁾が反芻動物に採食量調節の糖定常説が適用されないことを確認してから、VFA の採食量調節に対する役割を検討する多くの実験が行なわれてきた。

乾草やサイレージ給与の牛やめん羊の第一胃内に酢酸を注入すると採食量が減少する^{48,110,145-150)}、静脈内に酢酸を注入すると牛では採食量が減少し¹⁵¹⁾、めん羊では減少しない¹⁵²⁾。

BAILE *et al.*¹⁵³⁾は山羊、めん羊に濃厚飼料ペレットを給与し、採食中だけ酢酸を第一胃内に注入すると、注入したカロリー価以上に採食量が減少することを認めた。彼らは、さらに、第一胃背のう部に酢酸を注入すると、第一胃腹のうや第二胃、第四胃に注入するよりも採食量減少が著しく¹⁵⁴⁾、高濃度の酢酸ならば全第一胃壁の 5% 程度の小面積にさらしただけで、採食量が減少することを示した¹⁵⁵⁾。又、第一胃内酢酸注入が採食量を減少させるのに、同量の酢酸を頸静脈や第一胃静脈に注入しても採食量が減少しないことから、酢酸受容体が第一胃内に存在することを示唆した^{8,156,157)}。

第一胃内酢酸注入時に局所麻酔剤を混ぜて注入すると採食量が減少しないことから、第一胃内酢酸受容体の刺激伝達は体液経路ではなく神経経路によるものと考えられた¹⁵⁵⁾。第一胃内で酢酸受容体が刺激されると、胃運動が抑制される¹⁵⁸⁾。酢酸受容体からの採食中枢への神経伝達のほか、胃運動抑制も第一胃血流への影響などを介して採食量調節に関与しているのかも知れない。

BAILE *et al.* は飼料の物理的な嵩による採食抑制を避けた条件で、第一胃内 VFA の採食量調節に対する働きを検討してきた。筆者¹⁵⁹⁾は、めん羊に乾草やヘイキューブを終日自由採食させ、第一胃内に酢酸を 3 時間だけ注入した。その結果、採食量減少の程度は給与飼料、注入時間帯によって異なり、ヘイキューブより乾草の方が採食行動は抑制されず、給飼開始直後の採食行動は夕方から夜間にかけての採食行動よりも、酢酸注入の影響を受け難いことが示された。

プロピオン酸を牛、めん羊の第一胃内に注入すると採食量は減少する^{20,48,149,151,154,155)}。プロピオン酸は酢酸と異なり、第一胃、四胃¹⁵⁴⁾、第一胃静脈¹⁵⁷⁾ いずれに注入しても採食量が減少する。頸静脈や門脈に注入してもその影響はみられず、プロピオン酸受容体は第一胃内腔や第一胃静脈壁にあって、脳や肝臓にはないと考えられている¹⁵⁷⁾。

酪酸を牛や山羊の第一胃内に注入しても採食量減少はそのカロリー価以上にはならない^{20,145,149)}。酪酸は第一胃内で生産される量が酢酸やプロピオン酸より少ないこと¹²²⁾と併せると、採食量調節に果たす役割は重要と思われない。頸静脈内に酪酸を注入すると採食量は減少する¹⁵⁷⁾。通常、酪酸は大部分が第一胃粘膜で β -ヒドロキシ酪酸に代謝され、頸静脈中に出現しない。したがって、この事実の生理的重要性は小さく、むしろ、結果の解釈には、血中に非生理的なレベルの酪酸が存在することによる中毒の状況や、ケトン生成による影響を考慮する必要がある。

飼料中に酢酸や酢酸塩、プロピオン酸塩を添加し、採食量や乳生産に対する効果を検討した報告がある¹⁶⁰⁻¹⁶²⁾。採食量への影響は多様で、第一胃内注入実験の結果ほど一貫性がない。又、乳成分への影響も明確ではない。

ii 物理的要因

前述のように、採食により第一胃内容物は増加し、胃運動が活発になって内容物の通過は速くなる。反芻動物の自由採食量が、第一胃内容積によって規制されることを示す事実や実験結果が多数報告されている。

子羊では、空の第一・二胃重量と放牧時の採食量との間に正の相関がある¹⁶³⁾。飼料形状の細かい粗飼料の方が採食量は多い^{164,165)}。又、消化率の高い粗飼料ほど採食量が多く^{166,167)}、低品質粗飼料に尿素を添加すると消化率が向上して採食量は増加した^{139,141)}。

第一胃内に飼料¹⁶⁸⁾、不活性物質^{169,170)}、他の動物の胃内容物²⁴⁾を投入すると採食量が減少する。第一胃内に直接水を注入しても採食量は変わらず、第一胃内に挿入し

たバルーン内に注水すると、注水量に応じて採食量が減少する^{37,147,171)}。CAMPLING と BALCH²⁴⁾ が行なった乳牛での実験では、注水 10 lb 当り乾草採食量が 0.54 lb 減少した。

反芻動物のエネルギー摂取と採食量との間には、相対的に消化率の低い飼料が与えられていることと第一胃の容積的制限との競合がある。消化率が低い飼料は第一胃内に長く滞留し、次に摂取される飼料の入るスペースを小さくする。

1940 年代初めに LEHMANN がこの関係を “ballast theory” で説明しようと試みた¹⁷²⁾。第一胃内に滞留する不消化有機物残渣 (ballast) が体重 500 kg の牛で、1 日量約 4.3 kg に達するまでは採食が可能なことを示している。BLAXTER *et al.*¹⁷³⁾ はめん羊に形状の異なる人工乾草を与え、採食量と消化率、滞留時間との関係を明らかにした。飼料片が細かい方が消化管内乾物量 “fill” が少なく、滞留時間は短い。又、採食量は多く、消化率が低いことが示された。

CONRAD *et al.*¹⁶⁷⁾ は、泌乳牛に粗飼料と濃厚飼料で調製した消化率 52~80% の飼料を与え、自由採食量と消化率との関係を検討した。乾物消化率 67~80% の飼料の自由採食量は消化率の上昇と共に減少し、66~52% の飼料では消化率が低いほど採食量が少なかった。このことは消化率 66% 以下の粗飼料では、自由採食量が消化管内内容物量などの物理的要因によって支配されていることを示唆している。

同様の事実は OWEN *et al.*¹⁶⁶⁾ をはじめ数人の研究者達によっても認められている¹⁷⁴⁻¹⁷⁶⁾。反芻動物の自由採食量を調節する要因は、飼料の消化率、エネルギー価、によって異なることが確認され、物理的調節要因が関与するのは消化率の低い粗飼料の場合と考えてよい。

BALCH *et al.* は粗飼料の自由採食量と消化管内滞留時間との関係を検討する一連の研究を行なった。乳牛の乾草自由採食量と消化管内滞留時間との間には負の相関があり¹⁷⁷⁾、第一胃内容乾物含量が高まるとせんいの消化率は低下する¹⁷⁸⁾。又、飼料の第一胃内滞留時間に影響を及ぼす飼料片の比重や¹³⁴⁾、第一・二胃運動について検討を加え、第一胃内容物の移動に対して第三胃がバルブ様の機能を果していることなどを明らかにしている¹²⁸⁾。

BLAXTER *et al.*¹⁷³⁾ や、CAMPLING *et al.*¹³⁸⁾ はそれぞれ乳牛に種類の異なる飼料を自由採食させ、第一胃内乾物量や内容物量を測定した。その結果、飼料の種類が異なり採食量が違って、採食後の第一胃内乾物量や次の採食前の内容物量が各々一定になっていることを示した。その後、fistula feeding の手法を用いた嗜好性評価の実験

や^{168,179)}、形態や質の異なる飼料を給与した実験^{180,181)}においても、自由採食量と滞留時間、消化率との関係は先の BALCH や BLAXTER, CAMPLING らの得た結果を追証している。

こうして、反芻動物の自由採食量の調節には、第一胃内容物量あるいは内容乾物量などの物理的要因が大きな役割を果していることが示唆された。

妊娠末期の採食量の減少は子宮の増大による消化管内容積の減少に由来するという説明や¹⁸²⁾、泌乳初期の採食量増加は腹腔内脂肪の減少によるとする解釈¹⁸³⁾ は、いずれも第一胃内容物量による物理的調節と結びついている。しかしながら、牛や¹⁸⁴⁾、めん羊^{185,186)} は “rumen fill” が制限しなくてもわらの採食量が少ないという事実は採食の物理的調節では説明できない。

ま と め

反芻家畜の採食行動調節には、ここに述べてきた第一胃内生理現象のほかに飼料の嗜好性や給飼体制がもたらす心理的要因や、動物体のエネルギー状態などが関与している。

第一胃内生理現象と採食との関係が反芻動物の採食の部分的な説明であったとしても、第一胃発酵による VFA 生産や第一胃内容物の量的変化は、採食にかかわる生理的現象として重要である。特に、胃内容物量の変化は採食行動と最も直接的に関連した現象であると共に、その消長には飼料の形状や消化性が深く関与している。

採食行動を見ることが、家畜の内側に起きている生理反応の推測を可能にし、動物の状態の把握や飼料評価等の有力な手がかりとなる可能性は大きいと思われる。

生理現象に関する研究成果の大きさに比べ、家畜の行動分析のデータは少ない。今後、行動の法則性と生理現象との関連などの究明が多くの研究者により、幅広く行なわれることが期待される。

文 献

- 1) MANGOLD, E., Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der Landwirtschaftlich Nutztiere 2, 107-113, Verlag von Julius Springer, Berlin, 1929.
- 2) HAFEZ, E. S. E., M. W. SCHEIN and R. EWBANK, The Behaviour of Domestic Animals (ed. by E. S. E. HAFEZ) 2nd ed. 235-257, Bailliere Tindall and Cassel, London, 1969.
- 3) 石原静子, 比較行動学入門, 4-43, 創元社, 東京, 1974.
- 4) TINBERGEN, N., 動物の行動 (丘 直通訳), 12-43, パシフィカ, 東京, 1977.

- 5) LARSSON, S., *Acta Physiol. Scand.*, **32**, Suppl. 115: 7-40. 1954.
- 6) 広瀬可恒, 日畜会報, **32**: 213-215. 1961.
- 7) GOATCHER, W.D. and D.C. CHURCH, *J. Anim. Sci.*, **31**: 973-981. 1970.
- 8) BAILE, C.A., *J. Dairy Sci.*, **54**: 564-582. 1971.
- 9) BAILE, C.A. and J.M. FORBES, *Physiol. Rev.*, **54**: 160-214. 1974.
- 10) BALCH, C.C. and R.C. CAMPLING, *Nutr. Abs. and Rev.*, **32**: 669-686. 1962.
- 11) 鈴木省三, 日畜会報, **42**: 363-370. 1971.
- 12) JOURNET, M. and B. REMOND, *Livest. Prod. Sci.*, **3**: 129-146. 1976.
- 13) BINES, J.A., *Livest. Prod. Sci.*, **3**: 115-128. 1976.
- 14) 大原久友, 日畜会報, **37**: 191-197. 1966.
- 15) COPPOCK, C.E., *J. Dairy Sci.*, **60**: 1327-1336. 1977.
- 16) SPAHR, S.L., *J. Dairy Sci.*, **60**: 1337-1344. 1977.
- 17) 田先威和夫, 日草誌, **15**: 301-305. 1969.
- 18) 木村修一, 時間生物学 (佐々木隆・千葉喜彦編), 202-219. 朝倉書店, 東京, 1978.
- 19) PETERSON, A.D., B.R. BAUMGARDT and T.A. LONG, *J. Anim. Sci.*, **38**: 172-177. 1974.
- 20) BAILE, C.A. and J. MAYER, *Am. J. Physiol.*, **217**: 1830-1836. 1969.
- 21) HIDARI, H., *Jap. J. Zootech. Sci.*, **47**: 283-291. 1976.
- 22) BAILE, C.A., *Digestion and Metabolism in The Ruminant* (ed. by I.W. McDONALD and A.C.I. WARNER,), 333-350, The University of New England Publishing Unit, Armidale, 1975.
- 23) PUTNAM, P.A. and R.E. DAVIS, *J. Anim. Sci.*, **22**: 437-443. 1963.
- 24) CAMPLING, R.C. and C.C. BALCH, *Br. J. Nutr.*, **15**: 523-530. 1961.
- 25) WILSON, R.K. and FLYNN, A.V., *Irish J. Agric. Res.*, **14**: 218-220. 1975.
- 26) RUCKEBUSH, Y., L. BUENO and A. LATOUR, *Revue Méd. Vét.*, **124**: 685-691. 1973.
- 27) HAFEZ, E.S.E., R.B. CAIRNS, C.V. HULET and J.P. SCOTT, *The Behaviour of Domestic Animals* (ed. by E.S.E. HAFEZ,) 2nd ed., 302-313, Bailliere Tindall and Cassel, London, 1969.
- 28) HANCOCK, J., *Anim. Breed. Abs.*, **21**: 1-13. 1953.
- 29) BUENO, L. and Y. RUCKEBUSCH, *Appl. Anim. Ethol.*, **5**: 179-187. 1979.
- 30) HANCOCK, J., *J. Agric. Sci.*, **44**: 420-433. 1954.
- 31) 早川康夫, 日草誌, **15**: 290-293. 1969.
- 32) 井上楊一郎, 日草誌, **15**: 294-296. 1969.
- 33) ARNOLD, G.W. and M.L. DUDZINSKI, *Ethology of free-ranging domestic animals*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1978.
- 34) FREER, M. and R.C. CAMPLING, *Br. J. Nutr.*, **19**: 195-207. 1965.
- 35) DULPHY, J.P. and C. DEMARQUILLY, *Annal. de Zootech.*, **23**: 193-212. 1974.
- 36) SUDWEEKS, E.M., M.E. McCULLOUGH, L.R. SISK and S.E. LAW, *J. Anim. Sci.*, **41**: 219-224. 1975.
- 37) HOLMES, J.C. and R.W. LANG, *Anim. Prod.*, **5**: 17-26. 1963.
- 38) PUTNAM, P.A., R. LEHMANN and R.E. DAVIS, *J. Anim. Sci.*, **26**: 647-650. 1967.
- 39) VOSKUIL, G.C.J. and J.H.M. METZ, *Neth. J. Agric. Sci.*, **21**: 256-262. 1973.
- 40) PUTNAM, P.A., R. LEHMANN and R.E. DAVIS, *Proc. Electro. Mag. Rad. Agr.*, Oct.: 16-17. 1965.
- 41) 鈴木省三, 藤田哲夫, 柏村文郎, 日畜会報, **50**: 131-137. 1979.
- 42) GÓMEZ BALLESTEROS J. P., *Rev. de Nutric. Anim.*, **13**: 7-19. 1975.
- 43) KICK, C.H., P. GERLAUGH, A.F. SCHALK and E. A. SILVER, *J. Agric. Res.*, **55**: 587-597. 1937.
- 44) GEOFFREY, F., *Annal. de Zootech.*, **23**: 63-73. 1974.
- 45) CAMPLING, R.C., *J. Br. Grassl. Soc.*, **21**: 41-48. 1966.
- 46) DUCKWORTH, J.E. and D.W. SHIRLAW, *Anim. Behav.*, **6**: 147-154. 1958.
- 47) MURDOCH, J.C., *J. Br. Grassl. Soc.*, **19**: 316-320. 1964.
- 48) MONTGOMERY, M.J., L.H. SCHULTZ and B.R. BAUMGARDT, *J. Dairy Sci.*, **46**: 1380-1384. 1963.
- 49) BHATTACHARYA, A. N. and R.G. WARNER, *J. Dairy Sci.*, **50**: 1116-1119. 1967.
- 50) SUZUKI, S., H. FUJITA and Y. SHINDE, *Anim. Prod.*, **11**: 29-41. 1969.
- 51) RAY, D.E. and C.B. ROUBICEK, *J. Anim. Sci.*, **33**: 72-76. 1971.
- 52) SUZUKI, S. and H. HIDARI, *Jap. J. Zootech. Sci.*, **44**: 216-221. 1973.
- 53) SUZUKI, S., Y. SHINDE and H. HIDARI, *Jap. J. Zootech. Sci.*, **44**: 181-187. 1973.
- 54) SUZUKI, S., Y. SHINDE and H. HIDARI, *Jap. J. Zootech. Sci.*, **41**: 423-429. 1970.
- 55) 左久・平石春樹, 日畜会報, 第65回大会講演要旨集: 62. 1976.
- 56) FREER, M., R.C. CAMPLING and C.C. BALCH, *Br. J. Nutr.*, **16**: 279-295. 1962.
- 57) 塚本 達・西埜 進・曾根章夫・和泉康史・小林道臣・大橋尚夫, 北農 **36**: 36-40. 1969.
- 58) DALTON, H.L., C.F. HUFFMAN and N.P. RALSTON, *J. Dairy Sci.*, **36**: 1279-1284. 1953.
- 59) CAMPLING, R.C., *Br. J. Nutr.*, **20**: 25-39. 1966.
- 60) PUTNAM, P.A., R. LEHMANN and R.E. DAVIS, *J. Anim. Sci.*, **23**: 425-429. 1964.

- 61) BALDWIN, B. A., C. L. McLAUGHLIN and C. A. BAILE, *Appl. Anim. Ethol.*, **3**: 151-161. 1977.
- 62) STEVENS, C. E. and A. F. SELLERS, *Am. J. Physiol.*, **199**: 598-602. 1960.
- 63) GORDON, J. G., *J. Agric. Sci.*, **51**: 78-80. 1958.
- 64) WELCH, J. G. and A. M. SMITH, *J. Anim. Sci.*, **33**: 1118-1123. 1974.
- 65) ØRSKOV, E. R., C. FRASER and J. G. GORDON, *Br. J. Nutr.*, **32**: 59-69. 1974.
- 66) WELCH, J. G. and A. M. SMITH, *J. Anim. Sci.*, **28**: 827-830. 1969.
- 67) WELCH, J. G. and A. M. SMITH, *J. Dairy Sci.*, **53**: 797-800. 1970.
- 68) WELCH, J. G. and A. M. SMITH, *J. Anim. Sci.*, **33**: 472-475. 1971.
- 69) PEARCE, G. R., *Aust. J. Agric. Res.*, **16**: 649-660. 1965.
- 70) PEARCE, G. R., *Aust. J. Agric. Res.*, **16**: 837-853. 1965.
- 71) 左 久・吉村麻里子・古賀 豊, 日畜会報, 第68回大会講演要旨集: 133. 1978.
- 72) WELCH, J. G. and A. M. SMITH, *J. Dairy Sci.*, **58**: 678-681. 1975.
- 73) PEARCE, G. R. and R. J. MOIR, *Aust. J. Agric. Res.*, **15**: 635-644. 1964.
- 74) BALCH, C. C., *Br. J. Nutr.*, **26**: 383-392. 1971.
- 75) CASTLE, M. E., *J. Br. Grassl. Soc.*, **27**: 207-210. 1972.
- 76) 林 兼六・内山義則・伊沢 健, 家畜の管理, **10**: 19-28. 1974.
- 77) BAILEY, G. L. and W. H. BROSTER, *J. Agric. Sci.*, **50**: 8-11. 1958.
- 78) ATKESON, F. W. and T. R. WARREN, *J. Dairy Sci.*, **17**: 265-277. 1934.
- 79) CASTLE, M. E. and T. P. THOMAS, *Anim. Prod.*, **20**: 181-189. 1975.
- 80) 鈴木省三・左 久・宮崎敏男, 帯大研報, **9**: 527-532. 1975.
- 81) PUTNAM, P. A., R. LEHMANN and W. LUBER, *J. Anim. Sci.*, **27**: 1494-1496. 1968.
- 82) WILSON, R. K. and A. V. FLYNN, *Irish J. Agric. Res.*, **13**: 347-349. 1974.
- 83) WILSON, R. K. and A. V. FLYNN, *Proc. Nutr. Soc.*, **35**: 15A. 1976.
- 84) WILSON, R. K. and A. V. FLYNN, *Appl. Anim. Ethol.*, **5**: 35-41. 1979.
- 85) WILSON, R. K. and A. V. FLYNN, *Irish J. Agric. Res.*, **15**: 424-427. 1976.
- 86) BECKER, E. E. and H. R. KISSILEFF, *Am. J. Physiol.*, **226**: 383-396. 1974.
- 87) BALCH, C. C. and R. C. CAMPLING, *Physiology of digestion in the ruminant* (ed. by R. W. DOUGHERTY,), 108-123, Butterworths, London, 1965.
- 88) BLAXTER, K. L., F. W. WAINMAN and R. S. WILSON, *Anim. Prod.*, **3**: 51-61. 1961.
- 89) 山本禎紀・梅津元昌, 日畜会報, **36**: 137-144. 1965.
- 90) 山本禎紀・梅津元昌, 日畜会報, **36**: 368-375. 1965.
- 91) 山本禎紀・大友 泰・大木 基・津田恒之, 日緬研誌, **4**: 9-15, 1967.
- 92) 佐々木康之・渡辺 亨・佐藤良樹・加藤清雄・津田恒之, 日畜会報, **45**: 8-13. 1974.
- 93) 佐々木康之・渡辺 亨・佐藤良樹・加藤清雄, 日畜会報, **46**: 208-212. 1975.
- 94) DINIUS, D. A., J. F. KAVANAUGH and B. R. BAUMGARDT, *J. Dairy Sci.*, **53**: 438-445. 1970.
- 95) GENGLER, W. R., F. A. MARTZ and H. D. JOHNSON, G. F. KRAUSE and LeROY HAHN, *J. Dairy Sci.*, **53**: 434-437. 1970.
- 96) NOFFSINGER, T. L., K. K. OTAGAKI and C. T. FURUKAWA, *J. Anim. Sci.*, **20**: 718-722. 1969.
- 97) BRODY, S., H. E. DALE and R. E. STEWART, *Mo. Agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, No. 593: 20. 1955.
- 98) BAILEY, C. B. and C. C. BALCH, *Br. J. Nutr.*, **15**: 371-382. 1961.
- 99) WILSON, A. D., *Aust. J. Agric. Res.*, **14**: 680-689. 1963.
- 100) DENTON, D. A., *Quart. J. Exp. Physiol.*, **42**: 72-95. 1957.
- 101) BAILEY, C. B. and C. C. BALCH, *Br. J. Nutr.*, **15**: 383-402. 1961.
- 102) 佐藤良樹, 栄養生理研報, **19**: 27-38. 1975.
- 103) BALCH, C. C., *Br. J. Nutr.*, **12**: 330-345. 1958.
- 104) 佐々木康之・渡辺 亨・佐藤良樹・加藤清雄, 日畜会報, **46**: 449-453. 1975.
- 105) WHITELAW, F. G., J. HYLDGAARD-JENSEN, R. S. REID and M. G. KAY, *Br. J. Nutr.*, **24**: 179-195. 1970.
- 106) FAICHNEY, G. J., *Aust. J. Agric. Res.*, **19**: 813-819. 1968.
- 107) STEWART, W. E., D. G. STEWART and L. H. SCHULTZ, *J. Anim. Sci.*, **17**: 723-736. 1958.
- 108) JHONSON, V. W. and J. D. SUTTON, *Br. J. Nutr.*, **22**: 303-306. 1968.
- 109) WHEATON, H. N., N. W. BRADLEY, G. E. MITCHELL, C. O. LITTLE and J. A. BOLING, *J. Anim. Sci.*, **30**: 601-604. 1970.
- 110) BERGEN, W. G., *J. Anim. Sci.*, **34**: 1054-1060. 1972.
- 111) 加藤清雄, 学位論文, 東北大学, 1977.
- 112) BENNINK, M. R., T. R. TYLER, G. M. WARD and D. E. JOHNSON, *J. Dairy Sci.*, **61**: 315-323. 1978.
- 113) SIMKINS, K. L. JR., J. W. SUTTIE and B. R. BAUMGARDT, *J. Dairy Sci.*, **48**: 1629-1634. 1965.
- 114) ANNISON, E. F., K. J. HILL and D. LEWIS, *Biochem. J.*, **66**: 592-599. 1957.

- 115) BENSADOUN, A., O. L. PALADINES and J. T. REID, *J. Dairy Sci.*, **45**: 1203-1210. 1962.
- 116) DAVEY, A. W. F., *N. Z. Soc. Anim. Prod.*, **25**: 106-118. 1965.
- 117) BRYANT, A. M., *N. Z. J. Agric. Res.*, **7**: 694-706. 1964.
- 118) THYE, F. W., R. G. WARNER and P. D. MILLER, *J. Nutr.*, **100**: 565-572. 1970.
- 119) FENNER, H., F. N. DICKINSON and H. D. BARNES, *J. Dairy Sci.*, **50**: 334-344. 1967.
- 120) LENG, R. A. and G. J. LEONARD, *Br. J. Nutr.*, **19**: 469-484. 1965.
- 121) PUTNAM, P. A., J. GUTIERREZ and R. E. DAVIS, *J. Dairy Sci.*, **44**: 1364-1365. 1961.
- 122) LENG, R. A. and D. J. BRETT, *Br. J. Nutr.*, **20**: 541-552. 1966.
- 123) WELLER, R. A., A. F. PILGRIM and F. V. GRAY, *Br. J. Nutr.*, **23**: 97-111. 1969.
- 124) ANNISON, E. F. and D. LEWIS, *Metabolism in the rumen*, 142-177. John Wiley and Sons, New York, 1959.
- 125) MINSON, D. J. and J. L. COWPER, *Br. J. Nutr.*, **20**: 757-764. 1966.
- 126) HIDARI, H., *Jap. J. Zootech. Sci.*, **48**: 38-46. 1977.
- 127) REID, C. S. W. and J. B. CORNWALL, *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.*, **19**: 23-35. 1959.
- 128) BALCH, C. C., *Br. J. Nutr.*, **6**: 366-375. 1952.
- 129) BALCH, C. C., A. KELLY and C. HEIM, *Br. J. Nutr.*, **5**: 207-216. 1951.
- 130) STEVENS, C. E., A. F. SELLERS and F. A. SPURRELL, *Am. J. Physiol.*, **198**: 449-455. 1960.
- 131) COLVIN, H. W. JR., R. D. DIGESTI and J. A. LOUVIER, *J. Dairy Sci.*, **61**: 1414-1421. 1978.
- 132) COLVIN, H. W. JR., P. T. CUPPS and H. H. COLE, *J. Dairy Sci.*, **41**: 1565-1579. 1958.
- 133) GILL, J., R. C. CAMPLING and D. R. WESTGARTH, *Br. J. Nutr.*, **20**: 13-23. 1966.
- 134) BALCH, C. C. and A. KELLY, *Br. J. Nutr.*, **4**: 395-397. 1950.
- 135) PEARCE, G. R., *Aust. J. Agric. Res.*, **18**: 119-125. 1967.
- 136) EVANS, E. W., G. R. PEARCE, J. BURNETT and S. L. PILLINGER, *Br. J. Nutr.*, **29**: 357-376. 1973.
- 137) EVANS, E. W., J. BURNETT and J. A. BINES, *Br. J. Nutr.*, **31**: 273-284. 1974.
- 138) CAMPLING, R. C., M. FREER and C. C. BALCH, *Br. J. Nutr.*, **15**: 531-540. 1961.
- 139) CAMPLING, R. C., M. FREER and C. C. BALCH, *Br. J. Nutr.*, **16**: 115-124. 1962.
- 140) CAMPLING, R. C., M. FREER and C. C. BALCH, *Br. J. Nutr.*, **17**: 263-272. 1963.
- 141) CAMPLING, R. C. and M. FREER, *Br. J. Nutr.*, **20**: 229-244. 1966.
- 142) FREER, M. and R. C. CAMPLING, *Br. J. Nutr.*, **17**: 79-88. 1963.
- 143) HIDARI, H., *Jap. J. Zootech. Sci.*, **50**: 402-410. 1979.
- 144) MANNING, R., G. I. ALEXANDER and H. M. KRUEGER, *Am. J. Vet. Res.*, **20**: 242-246. 1959.
- 145) SIMKINS, K. L. JR., J. W. SUTTIE and B. R. BAUMGARDT, *J. Dairy Sci.*, **48**: 1635-1642. 1965.
- 146) BHATTACHARYA, A. N. and R. G. WARNER, *J. Dairy Sci.*, **51**: 1091-1094. 1968.
- 147) THOMAS, J. W., L. A. MOORE, M. OKAMOTO and J. F. SYKES, *J. Dairy Sci.*, **44**: 1471-1483. 1961.
- 148) EGAN, A. R., *Aust. J. Agric. Res.*, **17**: 741-755. 1966.
- 149) ULYATT, M. J., *N. Z. J. Agric. Res.*, **8**: 397-408. 1965.
- 150) BAILE, C. A. and W. H. PFANDER, *Am. J. Physiol.*, **210**: 1243-1248. 1966.
- 151) DOWDEN, D. R. and D. R. JACOBSON, *Nature*, **188**: 148-149. 1960.
- 152) HOLDER, J. M., *Nature*, **200**: 1074-1075. 1963.
- 153) BAILE, C. A. and J. MAYER, *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant* (ed. by A. T. PHILLIPSON), 254-263, Oriel Press, Newcastle upon Tyne, 1970.
- 154) BAILE, C. A. and C. L. McLAUGHLIN, *J. Dairy Sci.*, **53**: 1058-1063. 1970.
- 155) MARTIN, F. H. and C. A. BAILE, *J. Dairy Sci.*, **55**: 606-613. 1972.
- 156) BAILE, C. A. and J. MAYER, *J. Dairy Sci.*, **51**: 1490-1494. 1968.
- 157) BAILE, C. A., *Physiol. and Behav.*, **7**: 819-826. 1971.
- 158) ASH, R. W., *J. Physiol.*, **147**: 58-73. 1959.
- 159) 左 久, 学位論文, 東北大学, 1978.
- 160) NICHOLSON, J. W. G. and H. M. CUNNINGHAM, *Can. J. Anim. Sci.*, **41**: 134-142. 1961.
- 161) McCULLOUGH, M. E., L. R. SISK and W. W. G. SMART, *J. Dairy Sci.*, **52**: 1605-1608. 1969.
- 162) DINIUS, D. A., D. L. HILL and C. H. NOLLER, *J. Dairy Sci.*, **51**: 1505-1507. 1968.
- 163) WARDROP, I. D. and J. B. COOMBE, *J. Agric. Sci.*, **54**: 140-143. 1960.
- 164) MINSON, D. J., *Br. J. Nutr.*, **21**: 587-597. 1967.
- 165) WEBB, R. J., G. F. CMARIK and H. A. CATE, *J. Anim. Sci.*, **16**: 1057-1058. 1957.
- 166) OWEN, J. B., D. A. R. DAVIES and W. J. RIDGMAN, *Anim. Prod.*, **11**: 511-520. 1969.
- 167) CONRAD, H. R., A. D. PRATT and J. W. HIBBS, *J. Dairy Sci.*, **47**: 54-62. 1964.
- 168) GREENHALGH, J. F. D. and G. W. REID, *Br. J. Nutr.*, **26**: 107-116. 1971.
- 169) CARR, S. B. and D. R. JACOBSON, *J. Dairy Sci.*, **50**: 1814-1818. 1967.
- 170) WESTON, R. H., *Aust. J. Agric. Res.*, **17**: 939-954. 1966.

- 171) BAILE, C. A., J. MAYER and C. McLAUGHLIN, Am. J. Physiol., **217**: 397-402. 1969.
- 172) LEHMANN, F., Z. Tierenähr. Futtermittelk., **5**: 155-173. 1941.
- 173) BLAXTER, K. L., N. McC. GRAHAM and F. W. WAINMAN, Br. J. Nutr., **10**: 69-91. 1956.
- 174) MONTGOMERY, M. J. and B. R. BAUMGARDT, J. Dairy Sci., **48**: 569-574. 1965.
- 175) DINIUS, D. A. and B. R. BAUMGARDT, J. Dairy Sci., **53**: 311-316. 1970.
- 176) CRABTREE, J. R. and G. L. WILLIAMS, Anim. Prod., **13**: 83-92. 1971.
- 177) BALCH, C. C., Br. J. Nutr., **4**: 361-388. 1950.
- 178) BALCH, C. C. and V. W. JHONSON, Br. J. Nutr. **4**: 389-394. 1950.
- 179) VAN NIEKERK, A. I., J. F. D. GREENHALGH and G. W. REID, Br. J. Nutr., **30**: 95-105. 1973.
- 180) MONTGOMERY, M. J. and B. R. BAUMGARDT, J. Dairy Sci., **48**: 1623-1628. 1965.
- 181) THORNTON, R. F. and D. J. MINSON, Aust. J. Agric. Res., **24**: 889-898. 1973.
- 182) GRAHAM, N. McC. and A. J. WILLIAMS, Aust. J. Agric. Res., **13**: 894-900. 1962.
- 183) TULLOH, N. M., N. Z. J. Agric. Res., **9**: 999-1008. 1966.
- 184) BINES, J. A., S. SUZUKI and C. C. BALCH, Br. J. Nutr., **23**: 695-704. 1969.
- 185) 山田和明・豊川好司・坪松戒三, 日畜会報, **49**: 566-571. 1978.
- 186) 豊川好司・山田和明・高安一郎・坪松戒三, 日畜会報, **49**: 572-577. 1978.