産卵鶏におけるCa代謝

菅原道熙*

伊藤忠飼料株式会社研究所, 黒磯市 325-01

Calcium Metabolism in the Laying Hen

Michihiro SUGAHARA*

Res. Lab., C. Itoh Feed Mill Co., Ltd.
Kuroiso-shi, 325-01

I. 採卵養鶏業界における軟破卵発生の実情

現在わが国における鶏卵の生産量は、年間200万tの大台を突破するに至っている。国民1人当りの卵の消費量は世界各国中でトップレベルにあり、肉類（1位アルゼンチンの約18%）、牛乳、乳製品（1位ニュージーランドの約8%）と比べて、鶏卵が動物蛋白質給源として、日本人の栄養面で重要な役割を果たしていることが理解されよう。またその市販価格も第二次大戦直後の食糧難時代に比して、現在の方が安くなっており^{*1}、物価の超優等生として、常にまっさきにあげられるが、その裏には大規模省力化による生産費低減のための、血の滲むような努力が積重ねられた事実を忘れてはならない。

現在養鶏場から小売段階に至るまでに、①ケージ内、②集洗卵、箱（パック）詰過程、③輸送時に、卵殻質脆弱による破卵が発生する。養鶏場の大形化に伴い集卵過程から機械化され、破卵は増加の傾向にある。ROLAND¹⁾は、この点に関する諸報文から、破卵発生率は平均6.37%（4.00~12.15%）であったとしているが、更に銘記すべきことは、上記数字中には糞上落下卵^{*2}は含まれて

おらず、MILLER and MELLOR²⁾は、これが3.9%に達したと述べている。破卵の一部は回収されて液卵として利用されているが、いずれにしても軟・破卵による損失は相当大きいと考えるべきである。育種からの産卵性向上に大きな期待をかけられない現状で、飼養管理、栄養生理面から軟・破卵発生を減少させることができれば産業上貢献するところは大きい。

II. 卵殻形成とCa代謝

鶏卵1ケの卵殻にCaは2~2.5g含まれ、産卵鶏体内のCaが20~25gであることと比較して、ほぼ連日産卵を続ける鶏のCa代謝が、如何に大きな負荷を鶏体に課しているかが理解されよう。卵殻形成とCa代謝、産卵生理に関しては、伊藤³⁾、堀河・菅原^{4,5)}、SIMIKISS⁶⁾、SIMIKISS and TAYLOR⁷⁾の総説があり、卵殻質に関しては1981年に、バンクーバーで開催されたシンポジウムの一連の報告⁸⁻¹³⁾がある。

イ. 産卵の経過

AITKEN¹⁴⁾によると、排卵された卵黄は漏斗部（infundibulum）に受けられ卵管に入る。卵黄は2~3時間かけて卵白分泌部（magnum）を通過し卵白が分泌される。この時分泌される卵白は、完成時卵白に比して重量で約半約倍で、卵白の層分化及びカラザ形成は認められない。分、蛋白質含量でついで卵は峡部（isthmus）に入り、峡部に約1時間15分止まり卵殻膜が形成される。峡部を通過した卵は子宮部（uterus）との間の部位で、無機質蓄積の基となる糖多糖類とCaに富んだcrystal seed

*現在、株式会社玉川畜産センター 福島県石川郡玉川村 979-63 Present Adress. Tamagawa Swine Industry Co. Ltd. Tamagawa-mura, Fukushima. 979-63

*1. 著者は昭和21年に埼玉県飯能町（現在市）で自家産の卵を1ケ21円で近所に売った。当時東京の闇市では27円位していた。

*2. 卵殻膜のみでほとんどCaの沈着していないものと有殻のと両方ある。

分泌形成される^{3,15)}。子宮部に移った卵は約 20 時間留って卵殻形成が行なわれ、子宮部での卵殻形成初期(7~8 時間)に、K, Na, glucose 等を含む水分が卵白に付加され、最終状態の卵白が形成される。卵殻は最終段階でクチクラが形成されて産出される。卵管の構造に関しては田村の総説¹⁶⁾がある。

ロ. 卵殻の形成

卵殻の約 98%は無機物でこの内約 95%は CaCO_3 である。TALBOT and TYLER¹⁷⁾によると、子宮部における Ca の沈着は初期数時間は遅く、その後は直線的に増加する。卵殻 Ca の給源が、基本的には飼料中 Ca に依存していることは明らかであるが、Ito and HATANO¹⁸⁾は、産卵鶏に ^{45}Ca を 10 日間連続 1 日 1 回経口投与して、午前 10 時投与群は卵殻中に ^{45}Ca が 51%、午後 4 時投与群は 71% が 10 日間に回収され、卵殻形成開始直前または形成中に摂取された飼料中 Ca の方が(夕方給与)、より効率よく卵殻形成に利用されることを示した。その後の無投与 10 日間に、卵殻および総排泄物中に回収される ^{45}Ca は、骨由来と考えられるが、無投与第 1 日の卵殻 ^{45}Ca 含量は、投与最終日の値に比して、朝方投与区で 1/2、夕方投与区で 1/4 に減少しており、骨形成に関しては逆に朝方給与の飼料中 Ca の方が、効率よく利用されることを示した。いずれにせよ卵殻形成に利用される Ca は、飼料由来と骨由来の両方に依存していることが理解される。摂取された飼料中 Ca は十二指腸、小腸上部でほとんど吸収され、吸収された Ca は血液によって、一部は直接卵殻形成に利用され、残りはいったん骨を経由して、再び血液によって子宮部に達し卵殻形成に供される³⁾。

ハ. 骨髓骨 (Medullary Bone, MB) の形成と役割

骨構造に関しては産卵鶏は特異な面を持っており、初産開始前 10~14 日頃から骨髓腔内に MB が形成される。産卵鶏の MB は日内量の変動を行なうが¹⁹⁾、およそ全骨格の 12~24%を占め²⁰⁾、皮質骨 (Cortical Bone, CB) と無機成分ではほとんど差がない。MB 形成に先立ってまず protein matrix が形成されて化骨が始まる。MB 形成には Estrogen, Androgen の両性ホルモンが関与し²¹⁾、産卵期に MB は卵殻形成のための Ca プール機能を果しているものと考えられている。この点に関して楠原^{22,23)}は、産卵周期と骨の形態変化について詳しく調べている。卵が卵白分泌部または峽部に存在する時、すなわち石灰化がまだ行なわれていないときには、造骨細胞が多く破骨細胞が少なく、MB の形成促進が認められている。一方卵が子宮部又は腔部に存在し、卵殻形成が活発に行なわれている時期及びその直後は、造骨細胞が減少し破骨細胞が増加している。これは MB の吸収が

盛んであることを示しており、卵が卵白分泌部または峽部に存在する時期には Ca は MB に蓄積され、卵殻形成に Ca が必要な時期には、MB から Ca が放出されていることを示している。このように産卵鶏の卵殻形成に、MB が重要な役割を果たしていることが理解されるが、MB の形成吸収の機作、CB との関係等未解明の部分が多い。

ニ. 血漿 Ca の変化

血中 Ca が子宮部で卵殻形成に利用されるためには、血管から子宮部組織を通じて子宮内腔に Ca が分泌されなければならない。血液中の Ca は大別して蛋白質に結合したものと、無機能の 2 種類あり、性成熟前の雌鶏および雄鶏の血清 Ca は 10 mg/dl 前後であるが、産卵期に入ると 20~30 mg/dl に上昇する。この量は哺乳類ではテタニーを起す量である。産卵鶏のこのような血中高 Ca は主に蛋白質結合態に依るもので、卵殻形成時の Ca の型態変化を調べた報告からは、蛋白質結合態のみ低下するとするものと²⁴⁾、両方とも低下するというもの²⁵⁾とある。子宮部組織には Ca^{++} の蓄積は認められず²⁶⁾、このことは Ca は絶えず血液から供給されていることを示している。子宮部ミトコンドリアへの ^{45}Ca の取込みは、卵殻形成前に高く形成後に低くなり、逆にミクロゾームでは形成前に低く、形成後高くなる。このことから子宮部では、ミトコンドリア→ミクロゾーム→子宮内腔分泌の Ca の能動輸送の存在が示唆されている²⁷⁾。最近山本・小沢²⁸⁾は、子宮部において $\text{Ca}^{++}\text{-Mg}^{++}$ ATPase の活性部位を調べ、子宮部管状腺細胞に強い本酵素活性が認められたことから、主として管状腺が Ca 輸送を行なっていることを示唆した。PAUL and SNETSINGER²⁹⁾は、放卵後 23 時間の血漿中 Ca 含量を調べ放卵 1 時間後から次第に減少し、産卵時に最低となりその後再び増加し、卵殻形成と血漿中 Ca 含量の減少が、時期的に一致することを認めている。WINGET and SMITH²⁴⁾は、子宮部に卵が存在する時の血漿 Ca 含量の低下は、非滲透性 Ca の低下であると述べている。MILLER ら³⁰⁾は、産卵前後 5 時間は Ca の含量の変化はほとんど見られなかったと報告している。血漿中 Ca の変化を動・静脈血の両面から追究した HODGES³¹⁾は、卵殻形成初期 2 時間は両方とも若干増加し、その後 10 時間まで減少したと報告し、PAUL and SNETSINGER²⁹⁾とは異なった傾向を示した。HODGES³¹⁾のデーターでは動脈血中 Ca は常に静脈血中 Ca より高く、HAUNSAKER and STURKIE³²⁾の結果と一致している。陳ら³³⁾は、産卵鶏に 2 水準 (0.8%, 0.08%) の低 Ca 飼料を与え、血中 Ca の変化とともに CB と MB の Ca 含量の変化及び組織学的検索を行った。供試鶏は試験開

始翌日から軟卵を産み始め、0.8%区で9~15日、0.08%区では5~9日の間にほとんど休産した。血漿中 Ca は両区とも5日目で激減し、MBのCa含量も同様激減した。一方CBのCu含量及び組織学的所見はほとんど変化が認められず、0.08%区の5日目において、CBの骨髓側に僅かに骨吸収像が出現し、CB内にも大小不同の骨吸収像が僅かに認められるのみであった。以上の対比から、低Ca状態においてCBのCaも卵殻形成に積極的に寄与しているとする見解³⁴⁾に対して、相反する知見が提出された。

ホ. 血漿無機Pの変化

血漿中無機PはCaとは異った動きを示す。PAUL and SNETSINGER²⁹⁾によると、無機Pは放卵後9時間位までは低下してその後急激に増加し、16時間後に最高に達してから再び低下し、同時に測定したアルカリフォスファターゼ活性は、放卵後9時間でピークに達しその後低下していることから、血漿中無機Pの変動にこの酵素が関与していることが示唆された。MILLERら³⁵⁾は、24時間の血中無機Pの変化を調べ、午後から無機Pが増加を始め午前6~7時に最高に達し、その後8時に急激に低下することを示した。この変化は卵殻形成の変化に伴う骨吸収と形成、それに腎臓でのP排泄との関係によるものであるとしている。この点に関しては前述した楠原の詳しい報告^{22,23)}がある。小笠原ら³⁶⁾は、卵管に糸を通して軟卵を産出させる場合に、子宮部卵殻腺分泌物中の無機Pの濃度が上昇することから、無機Pの濃度上昇が卵殻膜へのCa沈着を阻害させる要因の一つではないかと報告している。また正常鶏において産卵30分位前に同上部位無機P濃度が、急激に上昇することを認めており、産卵鶏のCa代謝は他の血液成分の消長、ホルモン分泌等複雑な調節機構に支配されているものと思われる。

ヘ. 血液中 HCO_3^- , pH の変化

HCO_3^- は卵殻形成の始まる20時間位前から徐々に低下し、産卵4時間位前から産卵時までは増加し、pHもほぼ同様の傾向を示すとMONGIN and LACASANGNE³⁷⁾は報告している。HUNT and AITKEN³⁸⁾は、2% NH_4Cl を投与して卵殻質低下を起こさせた鶏の血中 HCO_3^- の減少を認め、血中 HCO_3^- がCaとともに卵殻形成に重要な役割を果たしているとの見解を示した。酸・塩基平衡と卵殻形成に関しては、MONGIN³⁹⁾の総説がある。

ト. 卵管内の卵の位置とCa食下パターン

HUGHES⁴⁰⁾は、排卵の有無によりCaの摂取量に変化

することを報告している。卵管内に卵がある場合はない場合に比して、Ca摂取量が増加することを示し、また卵殻形成開始直前の峽部に卵が移る前後から、Ca摂取量が増加することを示した。卵管に糸を通して軟卵を産出させる手術を行った鶏や、卵管を縛って卵壁を起させるようにした鶏でも、排卵が起れば正常鶏と類似したCa摂取傾向を示すことから、排卵がCa摂取に大きな影響を及ぼすものと推測している。Ca摂取パターンに若干の時間的なずれはあるものの、卵管内の卵の位置によりCa摂取量に変化することは、NYSら⁴¹⁾、MONGIN and SAVEUR⁴²⁾によって報告されている。鶏のCaに対する食欲に関しては、MUELLER⁴³⁾らの報告がある。ROLAND and HARMS⁴⁴⁾は、産卵時間によって同一個体から産出される卵の卵殻質に差があること、すなわち午前産出卵(午前卵)より午後産出卵(午後卵)の方が、卵殻質が良好であることを示している。午後卵は午前卵より軽いので卵重別に比較してみたが、同一卵重でも午後卵の方が卵殻質がよかったので、このことは卵重減少によるものではなく、更にROLANDら⁴⁵⁾は、この原因について、午前卵の卵殻形成時に飼料由来のCaの供給が不足するためであるとした。鶏の産卵の70%以上は午前に集中するので、卵殻質低下現象は午前卵において量質両面で集中発生していることがうかがえる。

III. 卵殻形成と性ホルモン

産卵に伴って血中の蛋白質含量が増加するが、これは血漿Caの上昇と深い関係にあることは前述した。この蛋白質合成がestradiolに依存していることは、未成熟の雄にestradiolを投与すると、同様現象が観察されることによって理解される^{46,47)}。estradiolによって合成される血中蛋白質(vitellogenin)は、lipovittellin 1分子とphosvitin 2分子から成る複合体で、estradiolの刺激により肝臓で合成され、血液で卵巣に運ばれ卵胞内に取込まれる⁴⁸⁾。産卵終了後次の排卵があった鶏の、次産卵までの間の血漿中estradiol, progesterone及びtestosteroneの量は、産卵4~6時間前に上昇する⁴⁹⁻⁵¹⁾。排卵が無い場合はこのような現象が見られないことから、これら性ホルモンの血中量の変化は次排卵促進のためと考えられる。性ホルモンの上昇する時間帯は、子宮部において卵殻形成が盛んに行なわれている時期でもあり、性ホルモンが卵殻形成になんらかの役割を果たしている可能性が考えられる。NAKADAら^{52,53)}は、クラッチ*3の最終卵の産卵2時間後にestradiolを投与し、その7~8時間後(次排卵はされていない)に模擬卵を卵管に挿入すると、石灰化された硬い卵殻の着いた模擬卵が産出され、

*3. 鶏は数日ないし十数日産卵を続けた後に1日休産し、また連続産卵周期性を有する。この連続した産卵をクラッチ(clutch)という。

estradiol を投与しないとこのような現象が起らないことを報告しているが、このことは上述の可能性を強く支持するものといえよう。一方良質卵殻卵を産む鶏とそうでない鶏との間で、血漿中 estradiol の量的差異は見出されなかったとする報告⁵⁴⁾もある。最近、WILSON⁵⁵⁾らは、軟卵産出鶏は良質卵産出鶏に比して、午前中の血漿 testosterone 含量が高かったと報告している。若令鶏に methyl testosterone を投与すると、卵殻質が改善されたとする報告⁵⁶⁾があるが、この場合産卵率が大きく低下していることを考慮する必要がある。estradiol 及び testosterone は、前節で述べたように MB 形成に必要な性ホルモンであり、estradiol は VD_3 の腎臓での 1α 水酸化反応を亢進させる作用を有していること^{57,58)}からも、性ホルモンは卵殻形成に密接に関連している可能性が高い。これら性ホルモンの分泌は性腺の働きを支配する脳下垂体前葉からの、LH、FSH の分泌、更には視床下部から分泌される LH-RF、FSH-RF により支配されているものと考えられ、これら性ホルモンと卵殻形成に関しても今後研究が進むものと期待される。

IV. 卵殻質低下の諸要因

イ. 遺伝型質（良質卵殻と悪質卵殻の差）

栄養条件によって同一個体でも卵殻質に大きな変動を来すことは当然であるが、現実の飼育の場では少なくともマクロ的には環境、飼養条件が同じ中で、同一品種系統であっても、個体間の変動が大きいことが知られている。良質卵殻を生産する鶏群とそうでない鶏群との対比を、いろいろな面で行なった最近の報告を追ってみると、HESTER⁵⁹⁾らは、軟卵または無殻卵生産鶏（劣質鶏群）と、正常卵生産鶏（正常鶏群）の血漿成分を比較したが、Ca、Mg、無機 P、全 P 含量に両群間に差異は見出されなかった。STOUT and BUSS⁶⁰⁾は、両鶏群共卵の子宮部滞留時間には差が見られず、Ca の殻への沈着の量的効率に差のあることが、最大の原因であると述べている。WILSON⁵⁵⁾らは老令鶏（66 W 又は 74 W）で、午前採取の血漿中 testosterone およびその前駆体である cholesterol の血漿中含量の増加は、無殻または軟殻卵産出の一因であろうと推察している。WILSON⁶¹⁾らは両鶏群の甲状腺、副腎、卵巢、卵管、子宮の重量を比較して差を認めなかった。GRUNDER⁶²⁾らは、両鶏群血清中 Ca Binding Protein (CaBP) に関して比較し、良質鶏群は vitellogenin、汎過性、非汎過性および全 Ca の血清中含量が劣質鶏群より高く、血清中 Ca の結合能およびそれに基づく血清中 Ca の高含量が、良質卵殻産生の要因であるとしている。ROLAND ら⁶³⁾は、良質鶏群の総合排泄

物中の Ca 含量は劣質鶏群より少なく、Na、K 含量は逆に後者の方が多いこと、脛骨の重量、長さ、灰分および子宮部 Ca、Na 含量はいずれも劣質鶏群の方が高く、劣質鶏群は Ca の消化吸収、血中、骨および子宮への転送機能が劣っているのではなく、卵殻形成の場での Ca の利用性が劣っているか、または未完成軟卵状態での産卵を阻止する調節機能欠如が主因であろうと推論している。BUSS ら⁶⁴⁾は、両鶏群の尿中 Ca 排泄に差は認められなかったと報告している。HUNTLEY and HOLDER⁶⁵⁾は、産卵 10～13 時間後の卵殻腺内腔の電子顕微鏡像は、良質鶏群が明かに繊毛細胞が太く、かつ群生していると報告している。以上卵殻質の良否を規定する要因の中で、最も基本的には遺伝的要因が存在していることがうかがえる。一般に卵殻質の遺伝率は高くないとされているが、いまだ選抜効果はあるものと期待されている。玉置ら⁶⁶⁾は、卵殻重の重い系統と軽い系統に選抜した白色レグホーン種で、その差は小腸での Ca 吸収に関する遺伝的能力差が主因であると述べている。SOARES ら⁵⁴⁾は、卵殻質の良否は基本的には Ca 代謝機能の良否（それは VD_3 代謝機能の遺伝能力の良否）に支配されているので、 VD_3 代謝機能の優れた系統を選抜することによって、軟・破卵による損失は減少せしめ得ると述べている。

ロ. 日令

産業上最も重視されているのは、加令と夏季高温時に起る卵殻質低下である。SNAPIR and PEREK⁶⁷⁾は、7ヶ月令と29ヶ月令の産卵鶏を用い、峡部及び子宮部の炭酸脱水酵素活性を測定し、老令鶏で活性が低下していることを示した。同様傾向は平方⁶⁸⁾によって報告されている。白色レグホーン種とブリマスロック種の同日令鶏で、卵殻質で優れ産卵率で劣るブリマスロック種より、その逆の白色レグホーン種の方が上記酵素活性が高かったことが、SNAPIR and PEREK⁶⁹⁾によって報告されている。この酵素を阻害する sulphanilamide を投与すると卵殻形成が阻害され⁷⁰⁾、高温環境下で飼養した鶏は、卵殻質の低下とともに子宮部の炭酸脱水酵素活性が低下することが示されている⁷¹⁾。MUELLER⁷²⁾は、卵管に卵のあるなしは本酵素活性に影響せず、又卵管内位置による差も見られなかったと報告しており、HEALD⁷³⁾らも、卵殻強度と炭酸脱水酵素活性との間に相関は認められなかったと報告しており、これが卵殻質低下での主因であるか否かに関しては明らかではない。腸管からの Ca の吸収、骨（特に MB）での Ca 代謝と加令、高温曝気時の関係等今後の研究の発展にまつところが多い。HURNIK ら⁷⁴⁾は、加令に伴って卵重（卵表面積）は増加するが卵殻重は殆ど増加しないので、相対的に卵殻は薄くならざるを

得ないと述べている。BRITTON⁷⁵⁾ は、卵殻中の Ca 含量は質の良否とは無関係であるとしている。当時研究所での実測によると(未発表)、破卵は正常卵に比して卵殻重量、卵殻重比率、卵殻厚のいずれも劣っていた。MEYER⁷⁶⁾ も BRITTON⁷⁵⁾ と同様の傾向を認め、卵殻強度の弱いものはスポンジ層が特に少なく、乳頭突起層はそれほど変化がないことから、結論として良卵殻質卵は卵殻強度、卵殻厚ともに優れていると報告している。

ハ. 環境温度

夏季高温時の卵殻質の低下は、食下量減少に伴う栄養状態の均衡の乱れおよびそれに基づく代謝変動、呼吸数の増加による血中 HCO_3^- の低下による子宮部での卵殻形成能力の低下、高温ストレスに伴うホルモンバランスの崩れ等が考えられる。BAILEY and CREGER⁷⁷⁾ は、高温環境下の産卵鶏の腎臓の 25-(OH)- D_3 の 1α 水酸化酵素活性が上昇することを認めているが、これは卵殻質低下防止適応現象の一つと考えられる。食下量が低下すれば当然 Ca 摂取量も低下するので、飼料中 Ca 含量を高めることが試みられている。MUELLER⁷⁸⁾ は、Ca 含量 2.5% と 3.9% の飼料で高温 (32.2°C) 条件下では、3.9% 区で卵殻厚に改善効果が認められたと報告しているが、一方食下 Ca 量が減少すれば Ca 蓄積率が改善され、蓄積量そのものはほとんど差が見られなかったという報告⁷⁹⁾ もある。当研究所(未発表)においては、高温時を含めて Ca の蓄積率の高い鶏は、卵殻質も良いことを示す結果が得られている。TORITUERO and CENTENO⁸⁰⁾ は、2.68, 3.86, 4.18% の 3 種の Ca 含有飼料で、高温時 3.86% 以上で卵殻質改善効果が出ており、2.68% 区は別途顆粒状の CaCO_3 を給与して改善効果があったと述べている。DEANDREDE⁸¹⁾ は、エネルギー、蛋白質、Ca, P, ビタミンおよびミネラル含量を高めた飼料で、高温時に卵殻質改善効果が認められたとしている。窪田・森本⁸²⁾ は、7~30°C の範囲内であれば、Ca 含量は 2.75% で十分であり、3.5% に増量した効果は認められなかったと報告している。以上の供給鶏はいずれも 450 日令以前のものをを用いており、一般的に卵殻質低下が顕著となり、かつ高温ストレスを受けやすくなるのは 430 日令前後といわれているが、この様な日令を用いた実験例は余り多くない。夏季高温時に NaHCO_3 または VC を給与することが卵殻質対策として適当であるという考え方がある。HELBACKA⁸³⁾ は、空気中 CO_2 を一時期 5% まで高めると卵殻質はむしろ悪くなると報告しており、FRANK and BURDER⁸⁴⁾ は、 CO_2 圧を 0.3 mg Hg から 19 mg Hg まで 21 日間かけて増加させた後、21 日間 19 mg Hg に維持して鶏を飼い、卵殻質が改善されたという。HOWES⁸⁵⁾

は、 NaHCO_3 の高温時投与効果を認めている。血中 HCO_3^- 濃度と赤血球中の炭酸脱水酵素活性が関連しており、単に NaHCO_3 添加にとどまらず、本酵素活性を高める工夫も重要であろう。本酵素は補酵素として Zn^{++} を必要としているので⁸⁶⁾、 Zn^{++} の適正含量等にも留意が必要であろう。HEYWANG and KEMMERER⁸⁷⁾ は、高温時 1,000 ppm の VC を飼料に添加したが効果を認めなかったが、THORNTON, MORENG⁸⁸⁾ は、5, 10, 20 mg/ポンドの VC 添加飼料で卵殻厚が増加したと報告し、彼等はこの効果は高温時以外でも観察されたと報告している⁸⁹⁾。HEYWANG⁹⁰⁾ は、若令鶏と老令鶏を用いて、夏季 VC の添加効果は認められなかったと述べている。 NaHCO_3 添加と同様に、供試鶏の状態を含めた飼料その他実験条件の微妙な相違によって、結果が異なってくるものと考えられ、現実には夏季対策の決め手とはなり得ていない。PERMOVICH and CHIASSON⁹¹⁾ は、 ^{32}P を高温下および methimazole (抗甲状腺物質) 投与鶏で、子宮部への ^{32}P 取込みが増加することを示している。いずれにせよ夏季高温時の卵殻質低下は、諸要因が絡んでいると考えられるので、単純な栄養的対応による著効は期待しがたい。実験的には適温に環境温度が下れば直ちに効果が表われるが、生産現場では強制冷房設備を設置するに至らず、鶏舎周辺に落葉樹による緑陰を多くする、換気扇による強制送風換気、屋根への注水、ロータリースプレーによる舎内噴霧等によって対応しているのが実情である。

ニ. Ca, P および微量ミネラル

REDDY⁹²⁾ は、Ca 含量を 2.25~5.05% まで変化させて、適正水準は 3.05~3.85% の間にあるとしている。SCOTT⁹³⁾ も、Ca の適正含量は 3.5% であるとしている(日本飼養標準 2.75%, 米国 NRC 標準 3.25%)。李⁹⁴⁾ の Ca 含量が低過ぎても (1.46%), 高過ぎても (4.50%), Ca 出納は負になるという報告がある。Ca の給源に関して SCOTT⁹³⁾ は、カキ殻 2/3, 石灰石 1/3 の混合比の時が最も成績がよく、これはカキ殻の消化管中滞留時間が長く、Ca の吸収が緩やかに行なわれることが卵殻形成に好影響を与えるものと判断した。三徳⁹⁵⁾ は、夏季にカキ殻、貝化石、乳酸 Ca を CaCO_3 の一部と置換して卵殻質への影響を検討し、貝化石が効果があったと報告している。目加田⁹⁶⁾ は、同じく夏季に Ca 含量 3.5% の飼料で、Ca 相当分の 0.25, 0.50, 0.75% を貝化石で置換し、置換割合の増加につれて、卵殻強度低下防止効果が大きくなる傾向にあることを示した。産卵鶏の Ca 要求量は、鶏の日令、体重、産卵成績、環境温度、Ca 以外の飼料成分等によって食下量が変動するので、適正水準に関する実験結果に若干の相違を生ずる

ことはやむをえないであろう。

産卵鶏の血中には、脂質、蛋白質、核酸にそれぞれ結合したPと、無機Pの4型態がある。特に3種の有機Pは休産前に急激に低下することが認められ、この事に関しては広江らの⁹⁷⁾の詳しい報告がある。TAYLOR⁹⁸⁾は、飼料中P含量を1.0%から0.46%に下げると、卵殻厚が増大する傾向が認められたと報告している。NRC 標準ではPの要求量は0.5%、日本標準では0.75%となっているが、前者は有効P、後者では全Pとして考えている相違がある。飼料中Pは無機態と有機態に大別され、特に植物性原料中の有機態Pは、消化吸収面から利用性が低いと見なされている。したがって飼料中P含量を考える時は、常に有効性Pを念頭に置く必要がある。HAMILTON and SIBBALD⁹⁹⁾は、有効Pを0.45%から0.58%まで変化させて、産卵率、食下量、卵重、斃死率等に差がなく、卵殻質に関しては有効P含量の低い方がよくなる傾向を示すと報告している。多くの報文を取纏めてHARMS ら¹⁰⁰⁾は、飼料中P含量が多過ぎると卵殻質が低下すること、また低過ぎるとケージ疲れを起して産卵率低下、斃死率の増加が見られたとし、ケージ疲れは若令鶏に多発するので、全P含量は0.6%以下に抑えること、初産後7ヶ月以降のものは0.45%まで下げ得ると要約している。幼雛でCaとPの含量によってMg要求量に変動することが知られており¹⁰¹⁾、精製飼料を用いて産卵鶏のMg要求量の検討が加えられ¹⁰²⁾ (適正水準490~900 mg/kg・diet)、Mg含量が多過ぎても(2,176 mg/kg・diet以上)、卵殻質が悪くなることが示されている¹⁰³⁾。

ホ. 不良卵殻質の内容容

卵殻重量が少なく卵殻厚が薄ければ、当然卵殻は外部からの物理的衝撃に弱くなり破卵になりやすい。卵を光に当てて透視すると半透明な筋または斑点が見られる。これらはshell mottling, translucent shell 又はwindowed egg等と表現されており、筋や斑点の多い卵殻は質低下に影響があるものと考えられている。BAKER and CURTISS¹⁰⁴⁾は、shell mottling と卵殻厚、卵比重とは強い相関はなかったと報告しており、GARLICH ら¹⁰⁵⁾は、translucent shell を有する卵は、卵殻重量が少なく卵殻強度も弱いことを報告しており、更にROLAND ら¹⁰⁶⁾は、windowed egg は、卵殻強度、卵比重ともに正常卵よりも劣っていると報告している。半透明の筋や斑点が発生する原因は未だ解明されていないが、DENISON¹⁰⁷⁾は、産卵直後に粘液で覆はれたクチクラ層の構造が、ケージの針金で微損傷を受け、そこに水分が入り込んで発生するとしており、TALBOT and TYLER¹⁰⁸⁾は、自然に発生する

translucent shell は不透明な部分より水分が多く、殻の構造に差があると報告している。この他に卵殻表面の粗さと卵殻強度とは負の相関があるとする報告¹⁰⁹⁾や、卵殻が土手のように盛り上がり段のつくボディチェック卵¹¹⁰⁾、更にはCu¹¹¹⁾、Mg¹¹²⁾等の欠乏によって卵殻質が異常となる場合等、不良卵殻にも種々の形があり、今後卵殻構造面からも詳細な検討が加えられるべきであろう。

なお、ニューカッスル、EDS 等罹病鶏が顕著な異常卵を産出することもよく知られているが、病気と異常卵産生に関しては、病理、病態栄養生化学との関連において追求さるべき一分野であろう。

V. V D₃ および活性型 V D₃

Caの代謝にV D₃が関与していることは古くから知られていたが、1970年代にV D₃活性型に関する研究が、画期的前進を遂げ新知見が蓄積されつつある。産卵鶏はV D₃が欠乏すると卵殻質が悪くなり次いで産卵を停止する^{113,114)}。正常な卵殻形成にとってV D₃は非常に重要な役割を果たすにもかかわらず、V D₃を大量投与してもそれほどの効果を発揮しない^{115,116)}。V D₃がその標的器官(十二指腸と骨)において活性を発現するためには、まず肝臓で25位、次いで腎臓では1 α 位がそれぞれ水酸化されなければならないことが明かにされた。活性型V D₃である1 α ,25-dihydroxy V D₃ [1 α ,25-(OH)₂-D₃]の量は、血清中のCa, P, 副甲状腺ホルモン(PTH)及び1 α ,25-(OH)₂-D₃自身の量等により支配されている。V D₃の代謝およびその代謝産物の作用機作に関しては数多くの総説があり、1973~1982年の10年間の研究の流れを知る意味で年代順にあげておく¹¹⁷⁻¹²⁰⁾。1 α ,25-(OH)₂-D₃の小腸でのCa吸収を促進させる作用と、骨からCaの血中放出を促進させる作用については、多くの実験から認められているところであるが、Caの吸収促進や骨形成に関与する機作に関しては未解明の部分が多い。V D₃が雛の十二指腸粘膜にCaと特異的に結合するCaBPの合成を誘導することが、WASSERMAN and TAYLOR¹²⁴⁾によって発見されて以来、腸管でのCa吸収機作をV D₃[特に1 α ,25-(OH)₂-D₃]とCaBPとの関係から説明しようとする試みが行なわれている。腸管からのCa吸収に関しては、森内^{125,126)}およびWASSERMAN ら¹²⁷⁾の総説がある。志村¹²⁸⁾は、CaとCaBPについての最近の知見に考察を加えている。肝臓で合成された25-(OH)-D₃は腎臓で4種類の水酸化反応を受ける。活性型最終代謝産物と考えられている1 α ,25-(OH)₂-D₃の他に、24R位、26位、23S位の各炭素が水酸化され、そ

れぞれ 24 R, 25-(OH)₂-D₃, 25 S, 26-(OH)₂-D₃ および 23 S, 25-(OH)₂-D₃ となる。詳しくは須田の総説¹²⁹⁾を参照されたい。TAKASAKI ら¹³⁰⁾は, Ca, P の正常量を含む V D₃ 欠乏飼料を雛に餌付から 10 日間給与し, 摘出腎臓ホモジネートから新しい V D₃ 代謝産物として, 25-(OH)-24-(OXO)-D₃ を単離同定し V D₃ の鶏体内代謝が複雑であることを示した。1α, 25-(OH)₂-D₃ の生理作用に関しては数多くの実験が行なわれているが, 本物質以外の代謝物の生理作用に関しては, ほとんど明らかにされていない。特に 24 R, 25-(OH)₂-D₃ は従来から不活性型と考えられているが, これが骨形成になんらかの役割を果たしているとの考えも存在し¹³¹⁾, また雛の孵化に際して必須であるという報告がある^{132, 133)}。KENNY¹³⁴⁾は, 産卵期のウズラで輸卵管内の卵の有無により, 腎臓の 1α 水酸化反応が支配されていること, すなわち卵殻形成に Ca が必要な場合は腎臓での 1α 水酸化反応が亢進し, 逆の場合は低下して 24 R 水酸化反応が促進されると報告した。ABE ら¹³⁵⁾および CASTILLO ら¹⁹⁾は, 卵の卵管内の位置によって腎臓での 1α 水酸化反応が異なり, 血漿中 1α, 25-(OH)₂-D₃ 量が増えることを報告している。前者は腎臓での 1α 水酸化反応及び血中 1α, 25-(OH)₂-D₃ 量のいずれも, ピークが排卵後 14~16 時間にあるとしているのに対し, 後者は 1α 水酸化反応は排卵直前から直後にかけて, 血中 1α, 25-(OH)₂-D₃ は排卵後 4~10 時間にピークがあるとしている。ABE ら¹³⁵⁾は, 卵殻形成期(夜間, 鶏は夜はほとんど飼料を摂取しない)に, 腎臓での 1α 水酸化反応および血中 1α, 25-(OH)₂-D₃ 量が高いことは, 子宮部における Ca 輸送に 1α, 25-(OH)₂-D₃ が重要な役割を果たしている可能性があるとして述べている。最近子宮部に 1α, 25-(OH)₂-D₃ の受容体が存在することが報告^{136, 137)}され, 十二指腸において Ca の吸収になんらかの役割を果たすと考えられている CaBP が子宮部に存在することも明かとなり¹³⁸⁾, 河津ら¹³⁹⁾は, 子宮部での CaBP の ⁴⁵Ca 結合量と卵殻 Ca 量がほぼ平行した変化を示したことから, 子宮部に存在する CaBP と卵殻形成との関係が示唆されると述べている。一方 1α, 25-(OH)₂-D₃ は, 子宮部における Ca 輸送及び卵殻形成に関与しないとする報告¹⁴⁰⁾もある。いずれにしても子宮部での Ca 代謝に関しては不明の点が多く, 1α, 25-(OH)₂-D₃ の子宮部での役割を含め今後の研究にまわつところが大きい。ABE ら^{141, 142)}は, 産卵鶏の腎臓の 25-(OH)-D₃ の 1α 水酸化酵素活性が, 加齢に伴って著しく低下すること, また [³H] 1α, 25-(OH)₂-D₃ の静注後の血漿, 小腸, CB, MB 中の当該物質の濃度低下が老令鶏において著しいことが観察され, [³H] 1α, 25-

(OH)₂-D₃ の標的臓器における結合能の低下が報告されている。強制換羽鶏の卵殻質が著しく改善されるので, 古くから産業上の手法として老令鶏を 1 回ないし 2 回強制換羽することが, 一般に取入れられているが, この実験において強制換羽実施鶏の方が, V D₃ の代謝機能が亢進されていることが見出されており, 加齢に伴う卵殻質の低下は, 本酵素活性の低下が一原因であることを推察せしめている。SOARES ら⁵⁴⁾は, 卵殻重と血漿中 1α, 25-(OH)₂-D₃ との間に正の相関が見られたと報告している。合成物である 1α-(OH)-D₃ は, 肝臓で直ちに 1α, 25-(OH)₂-D₃ に代謝されることが報告されている^{143, 144)}。堀河ら¹⁴⁵⁾は, 老令鶏の卵殻質に対して 25-(OH)-D₃ は 2.5 μg/羽/日, 1α-(OH)-D₃ は 0.5 μg/羽/日の経口投与で卵殻質は改善される傾向にあったと報告している。更に 25-(OH)-D₃ と 1α, 25-(OH)₂-D₃, あるいは 25-(OH)-D₃ と PTH の併用効果を調べたが¹⁴⁶⁾, いずれも効果は認められなかった。目加田ら¹⁴⁷⁾は, 老令鶏の卵殻質改善に対して, 1α-(OH)-D₃ の経口投与の効果は認められなかったとしているが, 供試鶏の血漿 Ca は増加し, 脛骨の強度と太さは改善されたと報告している。産卵鶏およびウズラを用いた *in vivo* 実験で, 卵殻質に対して V D₃ より 25-(OH)-D₃ が有効であったとする¹⁴⁸⁻¹⁵²⁾もの, 1α-(OH)-D₃ が有効であったとするもの¹⁵³⁾。それに同等とするもの^{154, 155)}があり, 必ずしも一致した傾向を示していない。飼料中の Cu 含量が少ないと, 腎臓での 1α 水酸化反応が亢進されること^{156, 157)}や, 飼料のエネルギーが低いと逆に反応が低下すること¹⁵⁶⁾が報告されており, 高温曝気によっては本反応が亢進することが報告⁷⁷⁾されている。1α-(OH)-D₃ 及び 25-(OH)-D₃ は, 生物活性が強く過剰投与すると生体に対する悪影響が考えられるが, この点に関して SOARES ら¹⁵⁸⁾は, 飼料 kg 当たり前者で 5 μg, 後者で 12 μg 以下であれば問題はないとしている。HORIKAWA ら¹⁵⁹⁾は, 育成後期の 120~180 日令の時期に 1α (OH)-D₃ を隔日 1 回 0.25 μg 経口投与すると, 制限給与を行なった鶏は飽食鶏に比して, 初産日令が 10~14 日遅れるものが早められ, かつ本処理鶏が老令化したときに未処理鶏に比して, 卵殻質低下現象が純化することを見出した。脳下垂体に 1α, 25-(OH)₂-D₃ の受容体が存在することや¹⁶⁰⁾, 1α, 25-(OH)₂-D₃ の標的器官が従来の腎臓, 小腸, 骨以外に脳もそうであることが報告された¹⁶¹⁾。すでに述べた如く腎臓での 1α 水酸化反応が estradiol により亢進されること, 卵殻形成にとって重要な役割を果たす MB の有機基質形成に, estrogen と androgen が必要であることを合せ考えると, 性ホルモンと V D₃ および Ca 代謝が相

Fig. 1. Calcium and Vitamin D₃ metabolism in Laying hen. *Ca-binding protein and carrier-protein of 1α, 25-(OH)₂-D₃ are recognized in oviduct. There is a possibility that they participate for Ca-transport and eggshell formation. **Both substances effect organic matrix formation in MB. 1α, 25-(OH)₂-D₃ is needed for calcification.

互に密接に関係していることは疑いのないところである。現在までに産卵鶏で判明している V D₃ の代謝経路に関しては、纏めて図示した。

VI. 卵殻質改善に関する今後の問題点

卵殻質改善を中心に置いて産卵鶏の Ca 代謝、産卵生理等について考察を加えてきたが、栄養、飼養管理面的を控えてみると、飼料中の各種栄養成分を量質両面で変化させて、更に大きな改善効果を期待する余地は少いようである。加齢による卵殻質低下問題は、基本的には老化という我々人間を含めた生物にとって、未だその機作が充分解明されていない生物学上の大問題の範疇に入る現象であり、栄養、生理、生化学的反応の集約的表現であろう。したがって老化の機作が明かになるにつれて、産業上の対応策も新たに見つけられる面もあるであろう。当面の問題としては、イ. 卵殻形成の鶏の栄養生理に最も適合した Ca を中心とした飼料の質と量及び給与方法、ロ. 飼養環境条件の整備、ハ. 育雛・育成期を通じて骨太の若雌に育て上げる方法 (TAYLOR and MORRIS¹⁶²⁾) 等いろいろな面からのきめ細かな飼養管理技術の工夫の積重ねによって、その総合効果としてそれ相当の効果が発揮される可能性も無視できない。一方最近人体薬として認可された 1α-(OH)-D₃ は、骨粗鬆症、腎不全に伴う Ca 代謝異常等に著効を示しているが、今まで解明された作用機作から考えて、採卵鶏においても、使

用の時期、投与量、投与方法、投与期間および対象鶏群の日令その他条件が適切であるならば、卵殻質改善効果が発揮されるであろう可能性が充分期待されよう。最近本物質が白血病細胞を正常細胞に分化誘導する作用を有していることが、ABE ら^{163,164)} によって見出された単に Ca 代謝のみならず、免疫機能にも関与していることも明らかとなった。本物質が畜産業界で利用されるためには、飼料添加物または飼料添加剤としての法的認可が必要であり、そのためには卵への移行残留その他取扱上の安全性に関する種々の実験が必要である。残念ながら現在そのような動きはまったく見られていない。冒頭述べたように鶏卵生産量 200 万余屯の中に、少なく見ても 10 万屯くらいの糞上落下卵および非回収軟破卵は含まれていない。小売価格を 300 円/kg として 300 億円の巨額の損失を考えるならば (卵は適正需要量を ±3% することで卸相場は暴騰落するといわれている)、V D₃ 活性型が卵殻質改善ないしは低下防止のために、採卵養鶏業界で使用可能となることを期待してやまない。

VII. 結 び

ほぼ毎日自己の体内に保持している Ca の 10% 相当量を、卵殻として体外に産出している産卵鶏は、他畜種に見られない非常に苛酷な Ca 代謝を負荷されているので、栄養、生理、生化学的に色々と特徴があり、最近では Ca の基礎実験動物としても注目を浴びるようになって

きている。産卵鶏は神経過敏でちょっとしたことに驚いて、卵墮、産卵休止、卵殻異常卵の産出をきたすことも知られている。更に詳しく基礎、産業の両面からの地道な研究の積上げがなされることが望まれる。国民の動物蛋白質食品給源として最も安価で良質な卵の生産面で、基本的には加齢（老化）に伴う Ca 代謝と蛋白質代謝の不均衡が、次第に拡大されて生じていると理解される軟破卵問題を、是非克服するべき国民的課題と考え、致て拙い筆を執った次第である。

本稿を纏めるに当たり、多大の御協力を載いた研究所員堀河 博氏に深甚の謝意を表します。

文 献

- 1) ROLAND, D. A. SR., Poultry Sci., 56: 1517-1521. 1977.
- 2) MILLER, M. M. and D. B. MELLOR, Poultry Digest, 30: 276-278. 1971.
- 3) 伊藤 宏, 日家禽誌, 8: 65-76. 1971.
- 4) 堀河 博・菅原道熙, 化学と生物, 17: 569-571. 1979.
- 5) 堀河 博・菅原道熙, 畜産の研究, 35: 727-734. 1981.
- 6) SIMIKISS, K., Biol. Rev., 36: 321-367. 1961.
- 7) SHIMIKISS, K. and T. G. TAYLOR, Phys. Biochem. of the Domestic Fowl Vol. III: 1331-1343. Acad. Press, London and N. Y., 1971.
- 8) GARLICH, J. D., Poultry Sci., 61: 2004. 1982.
- 9) WASHBURN, K. W., Poultry Sci., 61: 2005-2012. 1982.
- 10) RARSONS, A. H., Poultry Sci., 61: 2013-2021. 1982.
- 11) HAMILTON, R. M. G., Poultry Sci., 61: 2022-2039. 1982.
- 12) LEACH, R. M. JR., Poultry Sci., 61: 2040-2047. 1982.
- 13) BUSS, E. G., Poultry Sci., 61: 2048-2055. 1982.
- 14) AITKEN, R. N. C., Phys. Biochem. of the Domestic Fowl Vol. III: 1237-1287. Acad. Press, London and N. Y., 1971.
- 15) CREGER, C. R., H. PHILLIPS and J. I. SCOTT, Poultry Sci., 55: 1717-1723. 1976.
- 16) 田村達堂, 日畜会報, 47: 347-353. 1976.
- 17) TALBOT, C. J. and C. TYLER, Br. Poultry Sci., 15: 217-224. 1974.
- 18) ITO, H. and T. HATANO, Jpn. Zootech. Sci., 38: 11-17. 1967.
- 19) CASTILLO, L., Y. TANAKA, M. J. WINELAND, J. D. TOWSEY and H. F. DELUCA, Endocrinology, 104: 1598-1601. 1979.
- 20) TAYLOR, T. G. and J. H. MOORE, Br. J. Nutr., 8: 112-124. 1954.
- 21) SIMIKISS, K., Ca in Reprod. Phys., 155-197. Reinhold Publish. Corp., N. Y., 1967.
- 22) 楠原征治, 日畜会報, 46: 277-282. 1975.
- 23) 楠原征治, 日畜会報, 47: 141-146. 1976.
- 24) WINGET, C. M. and A. H. SMITH, Poultry Sci., 37: 509-512. 1958.
- 25) TAYLOR, T. G. and F. HERTELENDY, Poultry Sci., 40: 115-123. 1961.
- 26) TAYLOR, T. G. and F. HERTELENDY, Nature, 187: 244-295. 1960.
- 27) HOHMAN, W. and W. SCHRAER, J. Cell Biol., 30: 317-331. 1966.
- 28) 山本敏男・小沢英吉, 骨代謝学雑誌, 1: 44. 1983.
- 29) PAUL, H. S. and D. C. SNETSINGER, Poultry Sci., 48: 241-251. 1969.
- 30) MILLER, E. R., H. R. WILSON and R. H. HARMS, ibid., 56: 1501-1503. 1977.
- 31) HODGES, R. D., Comp. Biochem. Physiol., 28: 1243-1257. 1969.
- 32) HAUNSAKER, W. G. and P. D. STURKIE, Poultry Sci., 40: 1348-1352. 1961.
- 33) 陳 肇華・上野隆司・山崎 亨・立川哲彦・吉木周作・堀河 博・増村忠宏・菅原道熙・阿部悦子・須田立雄, 骨代謝, 14: 7-11. 1981.
- 34) TAYLOR, T. G. and J. H. MORE, Calif. Tiss. Res., 4: 162-173. 1973.
- 35) MILLER, E. R., R. H. HARMS and H. R. WILSON, Poultry Sci., 56: 586-589. 1977.
- 36) 小笠原利保・古賀 修・西山久吉, 日畜会報, 45: 668-673. 1974.
- 37) MONGIN, P. and L. LACASSAGNE, C. r. hebdomadaire Acad. Sci., Paris, 258: 3093-3094. 1964.
- 38) HUNT, J. R. and J. R. AITKEN, Poultry Sci., 41: 434-438. 1962.
- 39) MONGIN, P., World Poultry Sci., 24: 200-230. 1968.
- 40) HUGHES, B. O., Br. Poultry Sci., 13: 485-493. 1972.
- 41) NYS, Y., S. SAUVEUR, L. LACASSAGNE and P. MONGIN, Br. Poultry Sci., 17: 351-358. 1976.
- 42) MONGIN, P. and B. SAUVEUR, Br. Poultry Sci., 15: 349-359. 1974.
- 43) MUELLER, W. J., A. PRO-MARTNEZ, I. G. JOSHUA and B. LOBAUGH, Maryland Nutr. Conf. 25th anniv. proc., 82-87. 1978.
- 44) ROLAND, D. A. SR. and R. H. HARMS, Poultry Sci., 53: 1494-1898. 1974.
- 45) ROLAND, D. A. SR., D. R. SLOAN and R. H. HARMS, ibid., 52: 506-510. 1973.
- 46) JACKSON, R. L., H. Y. LIN, J. T. S. MAO, L. CHAN and A. R. MEANS, Endocrinology, 101: 849-857. 1977.
- 47) 阿部悦子・須田立雄・佐々木哲・吉木周作, 骨代謝, 41: 406-409. 1978.
- 48) DEELEY, R. G., K. P. MULLINIX, W. WETEKAM,

- H. M. KRONENBERG, J. D. ELDRIDGE and R. F. GOLDBERGER, *J. Biol. Chem.*, **250**: 9060-9066. 1975.
- 49) SHODONO, M., T. NAKAMURA, Y. TANABE and K. WKABAYASHI, *Acta Endocrinology*, **78**: 565-573. 1975.
- 50) PETERSON, A. J., G. O. HENNEBERRY and R. H. COMMON, *Can. J. Zool.*, **51**: 753-758. 1973.
- 51) KAPPAUF, B. and A. V. TIENHOVEN, *Endocrinology*, **90**: 1353-1355. 1972.
- 52) NAKADA, T., Z. KOJA and S. TOKASHIKI, *Jap. Poultry Sci.*, **13**: 164-174. 1976.
- 53) NAKADA, T., Z. KOJA and M. HIRAKAWA, *Jap. Poultry Sci.*, **15**: 135-137. 1978.
- 54) SOARES, J. H. JR., M. A. OTTINGER, E. G. BUSS D. M. KAETZEL, *Poultry Sci.*, **59**: 1663. 1980.
- 55) WILSON, E. K., P. Y. HESTER, F. W. PIERSON and I. FABIJANSKA, *Poultry Sci.*, **61**: 1708-1712. 1982.
- 56) BRAHMAKSHATRIYA, R. D., D. C. SNETSINGER and R. E. WEIBEL, *Poultry Sci.*, **48**: 444-451. 1969.
- 57) TANAKA, Y., L. CASTILLO and H. F. DeLUCA, *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, **73**: 2701-2705. 1976.
- 58) BAKSI, S. N. and A. L. KENNY, *Endocrinology*, **101**: 1216-1220. 1976.
- 59) HESTER, P. Y., E. K. WILSON, F. W. PIERSON and I. FABIJANSKA, *Poultry Sci.*, **59**: 2336-2341. 1980.
- 60) STOUT, J. T. and E. G. BUSS, *Poultry Sci.*, **59**: 168-171. 1980.
- 61) WILSON, E. K., P. Y. HESTER, F. W. PIERSON and I. FABIJANSKA, *Poultry Sci.*, **60**: 2356-2359. 1981.
- 62) GRUNDER, A. A., R. B. GUYER, E. G. BUSS and C. O. CLAGETT, *Poultry Sci.*, **59**: 880-889. 1980.
- 63) ROLAND, D. A. SR., D. J. HOLCONBE and R. H. HARMS, *Poultry Sci.*, **56**: 1232-1236. 1977.
- 64) BUSS, E. G., P. MERKUR and R. B. GUYER, *Poultry Sci.*, **59**: 885-887. 1980.
- 65) HUNTLEY, D. M. and D. P. HOLDER, *Poultry Sci.*, **57**: 1365-1368. 1978.
- 66) 玉置禎紀, E. G. BUSS and C. O. CLAGETT, 日本家禽学会(春季)講演要旨, **14**: 1974.
- 67) SNAPIR, N. and M. PEREK, *Poultry Sci.*, **49**: 1526-1531. 1970.
- 68) 平方義産, 日本畜産学会西日本支部会講演要旨, 1974.
- 69) SNAPIR, N. and M. PEREK, *Poultry Sci.*, **49**: 37-43. 1970.
- 70) GUTOWSKA, M. S. and C. A. MITCHELL, *ibid.*, **24**: 196-200. 1945.
- 71) 平方義産, 日本畜産学会西日本支部会講演要旨, 1975.
- 72) MUELLER, W. J., *Poultry Sci.*, **41**: 1792-1796. 1962.
- 73) HEALD, P. U., O. POHLMAN and E. G. MARTIN, *Poultry Sci.*, **47**: 858-862. 1968.
- 74) HURINIK, J. F., J. D. SUMMERS, B. S. REINHART and E. M. SWIERCZEWSKA, *Poultry Sci.*, **56**: 222-230. 1977.
- 75) BRITTON, W. M. *Poultry Sci.*, **56**: 647-653. 1977.
- 76) MEYER, R., R. C. BAKER and M. L. SCOTT, *Poultry Sci.*, **52**: 949-955. 1973.
- 77) BAILEY, C. A. and C. R. CREGER, *Poultry Sci.*, **61**: 586-588. 1982.
- 78) MUELLER, W. J., *Poultry Sci.*, **40**: 1562-1571. 1961.
- 79) MUELLER, W. J., *Poultry Sci.*, **38**: 1296-1301. 1959.
- 80) TORTUERO, F. and C. CENTENO, *Poultry Sci.*, **52**: 866-872. 1973.
- 81) DEANDRADE, A. N., T. C. ROGLER and W. R. FEATHERSTON, *ibid.*, **55**: 685-693. 1976.
- 82) 窪田大作・森本 宏, 日家禽誌, **8**: 25-29. 1971.
- 83) HELBACKA, N. V., J. L. CASTERLINE, JR., and C. J. SMITH, *Poultry Sci.*, **42**: 1082-1084. 1963.
- 84) FRANK, F. R. and R. E. BURGER, *Poultry Sci.*, **44**: 1604-1607. 1965.
- 85) HOWES, J. R., *Poultry Sci.*, **45**: 1092. 1966.
- 86) 科学大辞典, 共立出版. Vol. V. 728. 1963.
- 87) HEYWANG, B. W. and A. R. KEMMERER, *Poultry Sci.*, **34**: 1032-1036. 1955.
- 88) THORNTON, P. A. and R. E. MORENG, *Poultry Sci.*, **37**: 691-698. 1958.
- 89) THORNTON, P. A. and R. E. MORENG, *Poultry Sci.*, **38**: 594-599. 1959.
- 90) HEYWANG, B. W., B. L. REID and A. R. KEMMERER, *Poultry Sci.*, **43**: 625-629. 1964.
- 91) PERMOVICH, M. S. and R. B. CHIASSON, *Poultry Sci.*, **55**: 906-910. 1976.
- 92) REDDY, C. V., P. E. SANFORD and R. E. CLEGG, *ibid.*, **47**: 1077-1083. 1968.
- 93) SCOTT, M. L., S. J. HULL and P. A. MULLENHOFF, *ibid.*, **50**: 1055-1063. 1971.
- 94) 李 榮商・窪田大作・森本 宏, 日畜会報, **38**: 351-357. 1967.
- 95) 三徳四十四・目加田博行・奥村純市・横田浩臣, 日畜会報, **10**: 232-237. 1973.
- 96) 目加田博行・林 信義・奥村純市・横田浩臣, 日家禽誌, **13**: 65-69. 1976.
- 97) 広江一正・正木淳二・茂木一重・細田達雄, 農技研報告, G-15: 1-8. 1958.
- 98) TAYLOR, T. G., *Br. Poultry Sci.*, **6**: 79-87. 1965.
- 99) HAMILTON, R. M. G. and I. R. SIBBALD, *Poultry Sci.*, **56**: 1221-1228. 1977.
- 100) HARMS, R. H. and R. D. MILES, *Feedstuffs*, **49**: 25 (June 20) 18. 1977.
- 101) NUGARA, D. and H. M. EDWARDS, JR., *J. Nutr.*, **80**: 181. 1963.
- 102) EDWARDS, H. H. JR. and D. NUGARA, *Poultry Sci.*, **47**: 963-966. 1968.
- 103) STAFFORD, J. E. H. and N. A. EDWARDS, *Br.*

- Poultry Sci., **14**: 137-148. 1973.
- 104) BAKER, R. C. and R. CURTISS, Poultry Sci., **37**: 1086-1093. 1958.
- 105) GARLICH, J. D., C. R. PARKHUST and H. R. BALL, Poultry Sci., **54**: 1574-1580. 1975.
- 106) ROLAND, D. A. SR., J. L. FRY, R. A. VOITL, S. A. ANGALE and R. H. HAEMS, Poultry Sci., **55**: 822-824. 1976.
- 107) DENISON, J. W., Poultry Sci., **46**: 770-772. 1967.
- 108) TALBOT, C. J. and C. TYLER, Br. Poultry Sci., **15**: 197-204. 1974.
- 109) 山上善久, 日家禽誌, **15**: 19. 1978.
- 110) ROLAND, D. A. SR., Poultry Sci., **57**: 1705-1709. 1978.
- 111) BAUMGARTNER, S., D. J. BROWN, E. SALEVSKY, JR. and R. M. LEACH, JR., J. Nutr., **108**: 804-811. 1978.
- 112) LEACH, R. H. JR. and J. R. GROSS, Poultry Sci., **62**: 499-504. 1983.
- 113) SHEN, H., J. D. SUMMERS and S. LEESON, Poultry Sci., **61**: 746-749. 1982.
- 114) SHEN, H., J. D. SUMMERS and S. LEESON, Poultry Sci., **60**: 1485-1490. 1981.
- 115) GARLICH, J. D. and R. D. WYATT, Poultry Sci., **50**: 950-956. 1971.
- 116) BERG, L. R., B. E. BEARSE and V. L. MILLER, Poultry Sci., **30**: 799-804. 1951.
- 117) 須田立雄・堀内 登, 代謝, **10**: 903-914. 1973.
- 118) 須田立雄・鈴木三千子・福島政文・金子主悦・西井易穂・佐々木哲, 代謝, **12**: 1365-1373. 1975.
- 119) 森内幸子, ビタミン, **50**: 135-141. 1976.
- 120) 須田立雄・堀内 登・尾形悦郎, 蛋白質核酸酵素, **21**: 76-86. 1976.
- 121) 須田立雄, ビタミン, **52**: 471-476. 1978.
- 122) 須田立雄, ビタミン, **54**: 407-421. 1980.
- 123) 西井易穂, ビタミン, **56**: 1-17. 1982.
- 124) WASSERMAN, R. H. and A. N. TAYLOR, Science, **152**: 791-793. 1966.
- 125) 森内幸子, 代謝, **12**: 1375-1381. 1975.
- 126) 森内幸子, ビタミン, **52**: 525-533. 1978.
- 127) WASSERMAN, R. H., R. A. CORADINO, C. S. FULLMER and A. N. TAYLOR, Vitam. Horm., N. Y., **32**: 299-324. 1974.
- 128) 志村二三夫, ビタミン, **57**: 219-220. 1983.
- 129) 須田立雄, ビタミン, **56**: 441-443. 1982.
- 130) TAKASAKI, Y., N. HORIUCHI, N. TAKAHASHI, E. ABE, T. SHINKI and T. SUDA, Biochem. Biophys. Res. Commun., **95**: 177-181. 1980.
- 131) ORNDY, A., D. GOODWIN, D. NOFF and S. EDFLSTEIN, Nature, **276**: 517-519. 1978.
- 132) HENRY, H. L. and A. W. NORMAN, Science, **201**: 835-837. 1978.
- 133) SUNDE, M. L., C. M. TURK and H. F. DELUCA, Science, **200**: 1067-1069. 1978.
- 134) KENNY, A. D., Am. J. Phys., **230**: 1609-1615. 1976.
- 135) ABE, E., R. TANABE, T. SUDA, S. YOSHIKI, H. HORIKAWA, T. MASUMURA and M. SUGAHARA, Biochem. Biophys. Res. Commun., **88**: 500-507. 1979.
- 136) THKHASHI, N., E. ABE, R. TANABE and T. SUDA, Biochem. J., **190**: 513-518. 1980.
- 137) COTY, W. A., Biochem. Biophys. Res. Commun., **93**: 285-292. 1980.
- 138) WASSERMAN, R. H. and A. N. TAYLOR, J. Biol. Chem., **243**: 3987-3993. 1968.
- 139) 河津昌司・小林利枝子・上吉道治・田中克英, 日家禽誌, **20**: 95-102. 1983.
- 140) BAR, A., A. COHEN, U. EISNER, G. RISENFELD and S. HURWITZ, J. Nutr., **108**: 1322-1328. 1978.
- 141) ABE, E., H. HORIKAWA, T. MASUMURA, M. SUGAHARA, M. KUBOTA and T. SUDA, J. Nutr., **112**: 436-446. 1982.
- 142) 阿部悦子・堀河 博・増村忠宏・菅原道熙・須田立雄, 骨代謝, **15**: 93-98. 1982.
- 143) FUKUSHIMA, M., Y. SUZUKI, Y. TOHIRA, I. MATSUNAGA, K. OCHI, H. NAGANO, Y. NISHII and T. SUDA, Biochem. Biophys. Res. Commun., **66**: 632-638. 1975.
- 144) HOLICK, M. F., T. E. TAVELA, S. A. HOLICK, H. K. SCHNOES and H. F. DELUCA, J. Biol. Chem., **251**: 1020-1024. 1976.
- 145) 堀河 博・増村忠宏・阿部悦子・須田立雄・菅原道熙, 日農化大会講演要旨, **68**. 1979.
- 146) 堀河 博・増村忠宏・阿部悦子・須田立雄・菅原道熙, 日家禽学会(春季)講演要旨, **60**, 1979.
- 147) 目加田博行・林 信義・奥村純子・横田浩臣, 日家禽誌, **16**: 200-208. 1979.
- 148) MARRETT, L. E., F. R. FRANK and R. G. ZIMBELMAN, Poultry Sci., **54**: 1788. 1975.
- 149) SUNDE, M. L., Proc. Dist. Feed. Res. Council, **30**: 53-62. 1975.
- 150) POLIN, D., R. K. RINGER and F. R. FRANK, Poultry Sci., **56**: 1748. 1977.
- 151) KAETZEL, D. M. and J. H. SOARES, JR., J. Nutr., **109**: 1601-1605. 1979.
- 152) BAR, A., U. EISNER, G. MONTECUCCOLI and S. HURWITZ, J. Nutr., **106**: 1336-1342. 1976.
- 153) McLOUGHLIN, C. D. and J. H. SOARES, JR., Poultry Sci., **55**: 1400-1410. 1976.
- 154) ROLAND, D. A. SR. and R. H. HARMS, Poultry Sci., **55**: 1983-1985. 1976.
- 155) MANLEY, J. M., R. A. VOITL and R. H. HARMS, ibid., **51**: 290-292. 1978.
- 156) BAR, A. and S. HURWITZ, J. Nutr., **111**: 399-404. 1981.
- 157) BAR, A. and S. HURWITZ, Endocrinology, **104**: 1455-1460. 1979.
- 158) SOARES, J. H. JR., D. M. KAETZEL, J. T. ALLEN

- and M. R. SWERDEL, Poultry Sci., **62**: 24-29. 1982.
- 159) HORIKAWA, H., T. MASUMURA, A. SUZUKI, E. ABE, Y. SHIINA, T. SUDA and M. SUGAHARA, The 5-th WCAP Abst. 166. 1983.
- 160) GELBARD, H. A., D. H. SETRN and D. C. U'PRI-CHARD, Science, **209**: 1247-1249. 1980.
- 161) STUMPF, W. E., M. SAR, S. A. CLARK and H. F. DE LUCA, Science, **215**: 1403-1405. 1982.
- 162) TAYLOR, T. G. and T. R. MORRIS, World Poultry Sci., **20**: 294-297. 1964.
- 163) ABE, E., C. MIYAURA, H. SAKAGAMI, M. TAKEDA, K. KONNO, T. YAMAZAKI, S. YOSHIKI and T. SUDA, Proc Natl. Acad. Sci., U. S. A., **78**: 4990-4994. 1981.
- 164) 須田立雄, ビタミン, **56**: 563-573. 1982.