

飼料学(31)

誌名	畜産の研究 = Animal-husbandry
ISSN	00093874
著者名	板橋,久雄 石橋,晃
発行元	養賢堂
巻/号	60巻10号
掲載ページ	p. 1100-1108
発行年月	2006年10月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



飼料学 (31)

— V. 産業動物 IV. 反芻動物 (1) —

板橋 久雄*・石橋 晃**

反芻動物の種類、家畜化と消化管の形態

1. 反芻動物の分類

ウシ、ヒツジ、ヤギなどの反芻動物は複数の胃を持ち反芻をおこない、反芻類 Ruminants といわれる。分類学的には、脊椎動物門、哺乳綱、偶蹄目、反芻亜目 (反芻類) となる。偶蹄目は反芻亜目 Ruminantia, 核脚亜目 Tylopoda, イノシシ亜目 Suiformes に分けられる。反芻亜目は、ウシ、ヤク、スイギュウ、ヒツジ、ヤギなどのウシ科 Bovidae と、トナカイ、アカジカなどのシカ科 Cervidae に分けられる。核脚亜目は、ヒトコブラクダ、ラマおよびアルパカなどのラクダ科 Camelidae である。反芻亜目と核脚亜目に属する動物はいずれも反芻するが、核脚亜目の動物は4つの胃をもつが第三胃が不明瞭であること、趾行性であること、角 (つ) がいないことなどから別の亜目に分類されている。イノシシ亜目にはブタやカバが属するが、これらは反芻はしない。

反芻動物の進化系統図によると、反芻動物の祖先は5,000~6,000万年前の原始的有蹄類である類

節類であり、それよりウマ、サイやバクなどの奇蹄目や、イノシシ、カバ、ラクダ、シカ、ウシなどの偶蹄目が進化し、偶蹄目は始新世中にイノシシ亜科、核脚亜目、反芻亜目に分かれたとされている。その後、漸新世中期 (3,000万年前) 以後に反芻亜目はさらに進化したが、その直接の祖先は東南アジアに現存しているマメジカ類である。中新世の初めまではウマなどの奇蹄目が大型草食獣の主流であったが、その後、偶蹄目がこれにとって代わり、とくに反芻亜目は非反芻類よりも著しく優勢になり、これは現在でも続いている。

進化の過程で出現した偶蹄目の種類は奇蹄目の約2倍であったが、現在の奇蹄目の属の残存率はわずか3.8%であるのに対し、偶蹄目は22%と高く、とくに反芻亜目は28%で優勢となっている (表1)。この原因としては、四肢とくに足関節の構造が持続的な疾走に適するように進化したこと、角を頭部に備えて攻撃的防御の武器としたことがあげられる。とくにウシ科は比較的大型であり、挑発に対する反撃力の強い動物であることがその発展に有利であったとされている。現在でも、アフリカの原住民は野生のスイギュウは性質が獐猛なのでライオンよりも恐れているところがあるとされている。

反芻類の進化の背景として第三紀における気候の大きな変化とこれに伴う植生の変化があげられている。反芻類は北アメリカやユーラシアで進化した。反芻類は北アメリカやユーラシアで進化した。始新世初期 (前5,500万年) には気候は現在よりも温暖でそれらの地域の北部では温帯樹林が、南部では熱帯樹林が発達していた。その後、中新世中期には気温が徐々に低下し、大陸内部では乾燥に伴い大草原が広がった。反芻類は草食のなかでも比較的繊維の多い粗剛な草類の消化に適した動物なので、草原の拡大は彼らにとって好適な生息環境となった。また、これらの植生の変化に伴い反芻類の消化機能もさらに適応・発達し、

表1 奇蹄目と偶蹄目の現生属数 (a)、出現属数 (b)、属残存率 (a) / (b) × 100

分類群	現生属数 (a)	出現属数 (b)	属残存率 (a) / (b) × 100
奇蹄目	6	158	3.8
偶蹄目	87	392	22.2
イノシシ亜目	13	105	12.4
核脚 (ラクダ) 亜目	3	30	10.0
反芻亜目	71	257	27.6
マメジカ下目	2	32	6.3
真反芻下目	69	225	30.7
シカ科	17	51	33.3
キリン科	2	20	10.0
エダヅノレイヨウ科	1	13	7.7
ウシ科	49	141	34.8

(大泰司 1970 より玉手が構成 1980)

* 東京農工大学大学院 (Hisao Itabashi)

** (社) 日本科学飼料協会 (Teru Ishibashi)

有蹄草食獣として優勢が進んだとされている。

2. 主な反芻動物の家畜化の歴史

現在、世界で家畜化され、あるいは農場で開発利用されている動物で最も多いのは反芻動物であり、20種類以上にもなる(表2)。これらは、ウシ、スイギュウ、ヒツジ、ヤギ、トナカイ、アカジカなどが主なものであり、産肉、産乳、産毛、薬用、使役など多くの目的で飼養されている。主な反芻動物の特性と家畜化過程の概略は以下の通りである。

1) ウシ 牛 (総称 cattle, bovine ; 成畜♂ bul ♀ 経産 cow 未経産 heifer , quey ; 子畜総称 calf ; ♂ bull calf ♀ cow - , heifer - , quey calf) *Bos primigs*

ウシの祖先である原牛オーロック aurocks *Bos primigenius* はユーラシア大陸とアフリカ大陸に広く分布していた。旧石器時代人がこれを狩猟して生活していたことは、南フランスのラスコーや北部スペインのアルタミラなどの約15,000年前の洞窟壁画からよく知られている。原牛は温帯の森林と草原に棲んでいたが、狩り尽くされ、17世

紀初頭には絶滅した。

(1) 世界のウシ

ウシの家畜化については有名な宗教起源説がある。原牛の角の形と三日月の形との類似から農耕民族は豊作祈願を月に対して行っているうちにウシが聖獣とみなされるようになり、新月の際にウシを捕らえて犠牲として捧げることが必要となり、柵に囲って飼育したのが家畜化の始まりといわれる。しかし、一般的には、定着農耕民が狩猟で得たウシ、とくに幼牛を柵に囲い、飼育して食料としたと説明されている。ウシの家畜化を示す最古の遺骨はBC6000年前後の西アジアの農耕遺跡から出土している。原牛は大型の野生獣であるが、家畜化に際しては飼育し易い比較的小型のものが選ばれた。その後、農耕が発達し麦稈や稲わらなどの副産物が飼料として利用されるようになったので、ウシの飼育はより容易になり広まった。

原牛型のウシはモンゴル、中国から中央アジア、ヨーロッパ、アフリカ地中海沿岸にかけて分布している。また、インドを中心にしてマレー半島からインドネシア、アフリカ中央部にかけてゼブー型 zebu のウシが飼われている。品種の分化

表2 世界の家畜化された反芻動物および農場で開発利用されている反芻動物

野生原種学名	家畜化	開発利用	頭数 (100万頭)
ウシ <i>Bos primige</i>	+		1,400
バンテン <i>Bos javani</i>	+		1.5
ガヤール <i>Bos gaurus</i>	+		< 1
ヤク <i>Bos mutus</i>	+		7
スイギュウ <i>Bubalus arnee</i>	+		120
バイソン <i>Bison bison</i>		+	1
ヒツジ <i>Ovis orientalis</i>	+		1,024
ヤギ <i>Capra aegagrus</i>	+		768
ヒトコブラクダ <i>Camelus dromedarius</i>	+		12
フトコブラクダ <i>Camelus bactrianus</i>	+		4
ラマ <i>Lama glama</i>	+		4
アルバカ <i>Lama pacos</i>	+		3
アカシカ <i>Cervus elaphus</i>		+	3
ワピチ (エルク) <i>Cervus Canadensis</i>		+	1
ニホンジカ <i>Cervus Nippon</i>		+	1
ムース (ヘラジカ) <i>Alces alces</i>		+	1.8
トナカイ <i>Rangifer tarandus</i>	+		4
ダマジカ <i>Dama dama</i>		+	< 1
ジャコウジカ <i>Moschus moschiferus</i>		+	< 1
トビカモンカ (スプリングボック) <i>Antidorcas marsupialis</i>		+	< 1
インバラ (レイヨウ) <i>Aepyceros melampus</i>		+	< 1
エランド (オオカモンカ) <i>Taurotragus oryx</i>		+	< 1

(A.von den Driesch 1995を改変)

は主にヨーロッパで行われ、ショートホーン Shorthorn, ヘレフォード Hereford などの肉用種とホルスタイン-フリーシアン Holstein-Friesian, ジャージー Jersey などの乳用種, さらにブラウン・スイス Brown Swiss やシンメンタル Simmenthal などの乳肉兼用種がつくられ, 世界各地に広まった。

(2) 日本のウシ

日本では洪積世から野生のウシがみられ狩猟が行われていた。これらは大陸をつなぐ陸橋をわたって渡来したとされている。しかし, これらは主に地球の温暖化による環境の変化などによって次第に絶滅していった。家畜牛の遺骨は縄文後期から出現し始め, 弥生期に入ると著しく増加する。このウシは原牛に属するものであり, ユーラシア大陸中央部の原牛系が朝鮮半島を経て伝播したと見られる。インド系ゼブー牛に由来するものは僅かである。平安時代以降ではウシは農耕作業に使役されるようになり, また食用にも供され, 搾乳も行われた。しかし, 仏教の普及により肉食が禁止されるとともにウシは使役専用となった。

わが国の在来牛としては見島牛が知られているが, 明治以降, これらにいくつかのヨーロッパ品種を交雑し育種改良が積み重ねられ和牛 Wagyu が作られた。見島牛の遺伝子構成は西欧系牛種のものとは大きな差はないことが明らかにされている。

乳牛は明治以来オランダや北米から輸入されたホルスタイン種がほとんどを占めている。

2) スイギュウ 水牛 (water buffalo)

Bubalus arnee

スイギュウは東南アジアからアフリカにかけての熱帯地方に各種の野生種が生息していたが, 家畜化されたのは BC2500 年以前のアジアスイギュウのみとされており, インドから南中国で広まった。中世初期には南部ヨーロッパにも移入され, 現在では地中海沿岸東部, エジプトなどにも広まり, 1 億頭以上のスイギュウが世界の稲作地帯を中心に飼育されている。品種としては 50 種以上になるが, これらは沼沢水牛 swamp-type buffalo と河川水牛 river-type buffalo とに大別される。

沼沢水牛はウシに比べて体幅と体深に富み体長に乏しいが, 河川水牛は比較的長い体長となっ

ている。沼沢水牛はインドシナ半島が原産とされており, 東南アジアから中国にかけて広く飼育され, 使役と肉用に用いられている。タイ水牛 Siamese Kwai, 上海水牛 Shanghai water buffalo などいくつかの品種がある。沖縄県には約 70 年前に台湾水牛 Taiwanese が移入された。

河川水牛はインド, パキスタンから地中海沿岸に至るアジアの西南地域で飼育され, 主に乳用と役用に用いられている。ムラー種 Murah, エジプト水牛 Egyptian などいくつかの品種が知られている。

スイギュウは体温調節機構が十分に発達していないので, 熱帯地方で飼育されているにもかかわらず直射日光に弱く, 日中は水浴びや泥浴びをして体を冷やすことが必要である。ウシに比べて各種の疾病に強く, また粗飼料もよく利用する。水浴は各種の外部寄生虫を防ぐ上で多くの効果があるとされている。

3) ヒツジとヤギ

ヒツジやヤギは, 西アジア一帯に生息していた野生原種から家畜化されたと考えられている。西南アジアで中石器時代から新石器時代初期 (BC7000 年前後) にかけての遺跡からは多数のこれらの遺骨が出土されている。遊牧民がこれらの動物群の移動につき従い, ごく穏やかな形の狩猟を行って自己の食料を確保し, 動物側も一定の犠牲をヒトに提供してその代わり肉食獣からの保護を買うという形の一種の共生関係がヒトと動物との間に成立したことが, ヤギやヒツジの家畜化のはじめであったとされている。つまり, この場合, イヌなどと異なり, 個体ごとに家畜化することよりも, 群れをまとめて家畜化する方法をとったといえる。家畜化の主たる目的は食肉としての利用であるが, 後にヤギでは毛皮と乳の利用が, ヒツジでは羊毛の利用が遊牧民により開発された。一般的に, 乾燥地や山岳地帯ではヤギが優勢であり, 湿度が比較的高い温帯地方ではヒツジが優勢になっている。両者の食性はやや異なり, ヤギは草とともに灌木の新芽や葉を好むが, ヒツジはむしろ草類を好んで採食する。このようなヤギの食性は, 植生を破壊し砂漠化など環境を荒廃させる原因の一つともなっている。世界的には, ヒツジは約 11 億頭, ヤギは約 7 億頭が飼養さ

れ、反芻家畜の約55%を占めている。

- (1) ヒツジ 羊 綿羊 (sheep: 成羊♂ ram, tup, ♀ ewe; 子畜 離乳前総称 lamb, ♂ tup -, ram -, wedder -, pur - lamb, heeder, ♀ ewe -, gimme - lamb, chilver: 離乳からせん毛まで♂ hoggelel, hogget, tup teg, lamb, tup hog, ♀ gimmer -, ewe - hog, ewe teg, sheeder ewe)

ヒツジの祖先として考えられる野生ヒツジ *Ovis orientalis* は、ヨーロッパ南部に生息する低山性のムフロン Mouflon *O. musimon* や、中央アジアからモンゴルにかけて生息する高山性のアルガリ Argali *O. ammon* などである。臀部や尾部に脂肪を沈着する性質により冬季の寒さや飼料不足に耐えられるようになり、ユーラシア大陸中南部の乾燥地帯に広く伝播した。野生ヒツジは各地で著しく品種分化し、現在では3,000種にもなるヒツジが飼育されている。わが国では在来種飼育の歴史はない。

- (2) ヤギ 山羊 (goat: 成畜♂ buck, billy, stud, goat, he - goat, ♀ she -, female - goat; 1年未満総称 kid; ♂ male kid, ♀ female kid; 1~2年♂ uckling, ♀ goatling)

ヤギの祖先は西アジアの山岳地帯に生息する野生ヤギのベゾアール Bezoar *Capra aegagrus* とされている。家畜化後は、東方に延びた集団はマルコールヤギ Markhor *C. falconeri* と交雑され、アフリカへ延びた集団はアイベックスヤギ Ibx goat *C. ibex* と交雑され、それぞれの地方の在来ヤギの基礎となった。世界のヤギの品種は200種以上といわれ、乳用種と肉用種に分けられる。

わが国の家畜山羊は西暦700~800年頃に中国、韓国や東南アジアから伝わり、現在の日本在来種(トカラヤギ, シバヤギ Shiba goat) がつくられた。乳用ヤギは明治時代に西欧諸国からザーネン種 Saanen などが導入され、その飼育が普及し、交雑が進み日本ザーネン種が品種として確立した。

4) シカ 鹿 (deer)

シカは古くより狩猟動物として利用されてきたが、近年に至り家畜化が進み、鹿肉(ベニスン venison), 鹿茸(ろくじょう velvet), シカ皮, 麝香などの生産を目的とする養鹿産業が発展している。生産用に推奨されているシカの種類は、アカ

シカ Red deer *Cervus elaphus*, ワピチ Wapiti *C. Canadensis*, ダマジカ Fallow deer *Dama dama*, ニホンジカ Sika deer *C. nippon*, サンバー Sambar *C. unicolor*, ジャコウジカ Musk deer *Moschus moschiferus* などである。シカは群生を好み森林の中に生息する性質を顕著に持つので、平地で家畜化するには適しなかったが、アカシカなどは性質が比較的温順で扱い易いので、家畜化されつつある。ニュージーランドでは約30年前からアカシカとその改良種による養鹿産業が進展している。しかし、ニホンジカやダマジカは性質が神経質なため扱い難い。わが国では近年、ニホンジカによる農林業被害が各地で深刻化し、その対策が重要な課題となっている。

同じシカ科のトナカイ Rein deer *Rangifer tarandus* はユーラシアの北部では旧石器時代の最後の氷河期末にはトナカイ時代と呼ばれているほど多く生息し、当時の主要な狩猟の対象であった。両性とも枝角があるのが特徴である。性質が非常に温順なため、約7000~8000年前に北方狩猟民族によって飼育され始めた。また、トナカイは嗅覚が非常に発達し、それによって季節ごとに同じコースを回って移動するので、狩猟者は容易に獲ることができた。

5) ラクダ 駱駝 (camel)

ラクダ科の動物は約4500万年前に北米で出現し、その後さまざまな進化をとげ、アジアに移動したものは現生のラクダへ、南米に移動したものはラマ, アルパカなどへと進化した。北米のラクダ類は第四紀の終わり近くまでに絶滅した。

ラクダにはヒトコブラクダ Dromedary camel *Camelus dromedarius* とフタコブラクダ Bactrian camel *C. bactrianus* の2種類がある。ヒトコブラクダはBC20世紀頃にアラビアで家畜化されたもので、その後、エジプトや北アフリカに移入された。現存しているものは総て家畜で、主に北アフリカや中東で飼育されている。フタコブラクダは、BC25世紀頃に東アジアの高原で家畜化されたと考えられており、現在は中央アジアの草原地帯を中心に飼育されている。堅い草類や樹葉などの粗飼料によく耐え、広い範囲の植物も食べる。背部の瘤(こぶ)の内容は白色の脂肪で、飢餓の際の貯蔵物質として用いられる。耐暑性に富み、

表3 野生ウシ科の食性による分類と前胃の形態

食物	ウシ科の種数	体重 (kg)	反芻胃容積の体重比 (ml/kg)	第一胃絨毛の最大長 (mm)	第一胃前房のFISA ¹⁾	第二胃小室の稜の高さ (mm)	第三胃の第三次葉の存在	
濃厚食選択型	果樹, 若芽, 樹葉	11	4.1~257	192	7~20	× 22.8	1~3.5	4/11
粗飼料食型	草類	10	16~750	198	8~35	× 22.2	2~16	9/10
中間食型								
濃厚食選択的	若芽, 樹葉	3	10.5~470	188	8~18	× 27.7	0.5~3	1/3
粗飼料食的	草類	2	22.5~62.6	227	9~10	× 17.5	1~4	1/2
合計	-	5	10.5~470	203.6	8~18	× 23.2	1~4	2/5

¹⁾ 第一胃絨毛による表面積拡大率 (factor of Increase in Surface Area) (玉手 1980 を改変)

渴きに強いので、高温・乾燥地帯や砂漠地帯において主に荷物輸送に重要な役割を果たしている。中東地域では遊牧民族の蛋白質源として肉の利用も行われている。

3. 反芻動物の複胃の構造とその生理機能

ウシ科とシカ科の動物は総て、第一胃 (ルーメン) rumen, 第二胃 reticulum, 第三胃 omasum, 第四胃 abomasum からなる複胃をもち、反芻を行う。一方、ラクダ科の動物では胃は4室に分かれ、反芻も行うが、第三胃は不明瞭である。第一胃から第三胃までを前胃といい、第一胃と第二胃をまとめて反芻胃 ruminoreticulum という。ちなみに、反芻動物の胃が4室構造であることは古代ギリシャの哲学者 Aristoteles によって以下のように初めて記された。「胎生四足類の中で上顎に切歯のない有角獣は胃が四つあり、反芻する動物である。食道は大胃 (瘤胃) に達し、この胃の内部はでこぼこで幾つかにくびれている。食道の開口部の近くでこれに続いているのが外見上へアネット (蜂巢胃) といわれているもので、大胃よりはるかに小さい。これに続いてハリネズミ (葉胃) があり、内部は薄板状の襞があり、大きさはへアネットに近い。その次がいわゆる仕上げ (皺胃) であって、大きさはハリネズミより大きい、形はもっと細長く、内部には大きい滑らかな薄板状の襞が沢山ある」。BC350年の時代に反芻動物の複胃についても観察し、ほぼ正確に記載していることに驚嘆させられる。多くの科学の分野でそうであるように、ルーメンの研究も Aristoteles に始まったといえる。ちなみに彼はイルカは魚類ではなく哺乳類であることを観察している。

このように草食動物の多くは複胃構造を持っているが、これは進化の過程で胃から分化したもので、セルロースを主体とする食物への見事な適応であり、長年にわたって保持されてきた形質の一つということができる。

セルロース分解酵素は哺乳類の消化組織には存在しないので、セルロースの利用は微生物に依存しなければならない。このため草食動物では、摂取した植物組織を消化管内で貯留し、そこに微生物を生息させ発酵を行わせる必要があった。中世代ジュラ紀~白亜紀の原始的哺乳類の結腸は短く、盲腸も小型であったが、第三紀に入って哺乳類の放散進化の際に、消化器の形態にもさまざまな変化が生じた。草食動物では消化管内の微生物発酵が進むにつれて盲腸が発達し、あるいは前胃が拡大していった。前者はイノシシ亜目の動物で盲腸発酵型となり、後者は反芻類の祖先で前胃発酵型となり、その後、複胃が発達し微生物構成も進化し、多量のセルロースを利用できるようになり、種の繁栄を達成することができた。

前胃は重層扁平上皮で覆われ分泌腺はなく、第四胃だけが腺を有している。反芻胃には細菌や原生動物 (繊毛虫) などの嫌気性微生物が多数生息し、反芻動物が摂取した飼料の消化を営んでいる。このルーメン発酵 ruminal fermentation により微生物の増殖と栄養素の転換が起こり、合成された良質の微生物蛋白質は下部消化管で消化吸収され、宿主動物の主要な蛋白質源となる。飼料栄養素が代謝され生成した揮発性脂肪酸 volatile fatty acids (VFA) などの発酵産物の多くは第一胃粘膜から体内に吸収され、宿主のエネルギー代謝や体成分の合成に用いられる。このように、反芻

動物ではルーメン発酵により繊維物質を主とした飼料成分が代謝され、蛋白質の質的転換が起こるといふ単胃動物ではみられない栄養上の特異性がある。

1) 複胃の構造

(1) 第一胃 (ルーメン, 瘤胃)

反芻動物の複胃は、ほかの臓器に比べ非常に大きく腹腔容積の3/4ほどを占める。なかでも、ルーメンは腹腔の左半分のほとんどを占め、複胃全体の約80%になる。複胃各部分の容積は、成牛では反芻胃90~220L, 第三胃4~10L, 第四胃5~10Lであるが、実際に機能しているルーメンの容積は100L以下である。ルーメンは左右側壁を前後に走る縦溝によって背嚢と腹嚢に分けられ、さらにこれに直交する冠状溝などによって前後嚢および前庭に区画されている。ルーメンの内部表面には無数の円錐状、葉状の乳頭(絨毛, papilla)が密生しているが、これらは葉状のもの(約1cm)、細長い糸状のもの、円錐状のもの(1~3mm)など多様であり、腸絨毛に似た吸収構造であり、発酵産物の吸収を営んでいる。ウシではルーメン乳頭数は約25万で、これによりルーメン粘膜表面積の拡大率 factor of increase in surface area (FISA) は約7倍となり、VFAなどの発酵産物の吸収が効率よく行えるようになっている(表3)。乳頭の発達はルーメンの各所で異なり、前房で最も長く、背嚢上部や筋柱端では欠いている。ウシのルーメン前房部のFISAは約21倍である。

(2) 第二胃 (蜂巢胃) と第二胃溝 (食道溝)

第二胃はルーメンの前方やや右に位置し、第一・二胃筋柱によってルーメンから分けられた小球状の胃で、ウシでは複胃全体の約5%の大きさである。第二胃の内面には4, 5あるいは6面をもった無数の蜂巢状の小室が形成され、その底部には小円錐状の乳頭が密生している。第二胃は第一・二胃口の広い間隙でルーメンと通じ、噴門部を経由して食道と通じ、また、第二・三胃口を通して第三胃と連絡している。内容物は胃運動によりルーメンのそれと頻繁に交換されるので、消化機能もルーメンと類似している。反芻胃の内容物は、ルーメンと第二胃の運動によって混合される。この運動には二つのタイプがあり、それぞれ、胃内容物の攪拌混合を行うA型運動、あい気

反射と連動して胃内ガスの排出を行うB型運動と呼ばれる。

第二胃と第三胃への連絡口の縁には第二胃溝がある。これは螺旋状に走る2枚の粘膜皺からできた器官で、反射作用によってこの皺襞が接触すると食道から第三胃に向う管が形成され、飲み込まれた食物はルーメンを通らず直接第三胃へ送られる。この第二胃溝反射は子牛がミルクなどを飲む場合にみられ、離乳後の食物嚥下時や反芻時にはみられないが、ミルクなどを飲ませ続けると成長しても持続させることができる。

(3) 第三胃 (葉胃)

第三胃はルーメンの右前端、第二胃の右後、第四胃の背位に位置する小球卵円状で、複胃全体の約8%を占め、内面は多数の葉状の皺で満たされている。その総数は90~130、ヒツジでは72~80、ヤギでは80~88である。これらは、粘膜表面を増大させて水分やVFAおよび塩類などを吸収し、第四胃での胃酸による酸性化を受け易くするとともに、細かい飼料片のみが第四胃へ流入するようにしている。磨砕作用は認められない。第三胃の適度な膨張は複胃の運動を正常に運行させるのに必要である。

(4) 第四胃 (皺胃)

第四胃はルーメンの右、第三胃の腹側に位置し、長い洋梨状でウシでは第三胃と同程度の大きさで、5~8Lの容積である。他の哺乳動物の胃に相当し、内面は柔軟な螺旋状皺襞の粘膜が幽門に向かって伸びている。粘膜表面の上皮細胞からは粘液が分泌され、胃底にある胃腺には粘液を分泌する頸粘液細胞、塩酸を分泌する壁細胞およびペプシンを分泌する主細胞がある。胃腺からはガストリン、セクレチン、コレシストキニンなどの消化管ホルモンも分泌される。しかし、反芻動物の第四胃の胃底部の粘膜の厚さは比較的薄く、ブタ、ウマ、イヌなどの1/2~1/3で、胃底腺の長さもこれに比例しており、消化液を分泌する胃底腺の発達は劣っている。第四胃には第三胃から内容物がほぼ連続的に流入するので、第四胃からの分泌も休みなく行われている。塩酸により内容物はpH2~3になり、これにより流入物中の微生物は死滅し、下部消化管で消化、吸収される。

(5) 腸

第四胃からは内容物が十二指腸に流れるが、これ以下での消化・吸収は基本的には単胃動物とほぼ同様である(家禽や単胃動物の項参照)。

腸は細長い方で、全体の腸の長さは、ウシやヤギでは体長の20~25倍に達するが、シカではこれらに較べると短い。結腸はラセンワナ(結腸円盤)を形成する。これは草食性に伴う大腸の発達に関係した構造で、非反芻偶蹄類のブタや齧歯目にも存在する。盲腸は比較的発達せず、回腸・結腸・盲腸開口部には弁のような構造はみられず、ブタやウマよりも盲腸発酵に対する依存度は低いとされている。

2) 反芻動物の採食型類型

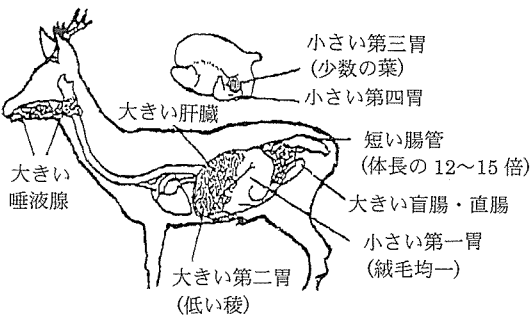
一般に、草食反芻動物は、比較的低質の植物を非選択的に大量に採食するグレーザー grazer とよばれる大型草食獣と、良質の植物を選択的に少量

採食するブラウザー browser と呼ばれる小型草食獣に分けられる(図1)。しかし、Hofmann(1973)は東アフリカのカモシカ類を中心とした研究によりこの分類は適切ではないとし、キリンを含めた26種を食性より3型に分類した(表3)。すなわち、前者を粗飼料食型 grass and roughage eater (GR型)とし、とくに繊維物質の消化能力が高いグループで、ウシ、ヒツジ、バイソンなどがこれに属するとした。また、後者を濃厚食選択型 concentrate selector (CS型)とし、澱粉、蛋白質や脂質などの可消化物を多く含む植物部分を好んで採食するが、繊維などの消化能力は低いグループで、コジカ、オオジカなどが属するとした。さらに、これらの間に位置するものを中間食型 intermediate, mixed feeders (IM型)とし、ヤギ、アカジカ、カリブーなどがこれに属するとした。GR型は草原に棲み、中~大型種を含んでいる。ルーメンは嚢状で後背盲嚢が発達し、筋柱もよく発達している。CS型は若芽、果実、樹葉のような水分が多く、栄養価の高い食物を好む。ルーメンはやや管状で後背盲嚢が発達していない。第三胃は小型である。IM型は草原に棲むものが多いが、地域的移動や雨期と乾期の季節的变化による食物の変化に対応して嗜好を変えるグループである。その前胃の形態はGR型とCS型の間中的であるがややCS型に近く、ルーメン後背盲嚢の発達が悪く、第三胃の三次葉を欠くものが多い。

このように、草食動物の体の大きさと食性と消化器官の形態には一定の傾向が認められるが、要約すると、大型反芻動物は以下のような特徴を有している。

①第一、二胃が大きく、収縮のための筋肉がよく発達している。これは、低質の植物を十分に分解するために発酵槽が大きく、これを収縮するのに強い力が必要なためである。②ルーメンの内面には表面積を拡大するための乳頭突起があるが、この発達は弱くまた不均一である。非選択的に採食された植物は粉碎され難いため、大小の植物片が混在し、ルーメン内で層別に分離するが、乳頭突起の分布はこれに対応する。一方、良質な植物のみを採食する小型種ではどの部位でも吸収できるので、乳頭突起は一様に分布する。③第二胃内面の「蜂の巣」の稜が発達しており、これは粉碎

(a) 濃厚食選択型(ブラウザー)



(b) 粗飼料食型(グレーザー)

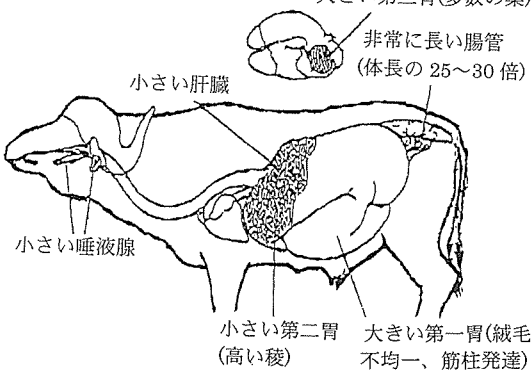


図1 濃厚食選択型(ノロジカ)と粗飼料食型(バッファロー)との消化器官の相違 (Hotmann, 1985を一部改変)

が不十分な植物を咀嚼のために「食道に戻す」機能に関係している。④第二と第三胃との開口部は小さく、内容物の隔離が完全である。これにより十分に時間をかけて粉碎されたものだけが第三胃に送られるようになる。⑤第三胃は大きく、内部の葉状襞が発達しているが、これは水分の吸収機能との関連がある。⑥第四胃は相対的に小さく、内壁の螺旋状皺襞が発達している。これらに対して小型反芻獣では逆の傾向がみられる。

前胃の形態からはウシ、ヒツジは粗飼料食型、ヤギは粗飼料食的な中間食型となるが、形態に対する家畜化の影響は明らかにはなっていない。濃厚食選択型はウシ科のなかでもより原始的な種を多く含んでおり、粗飼料食型のものが進歩したグレーディングタイプのものであると考えられている。Hofmannによる反芻動物の食性による類別はアフリカの野生獣についての調査に基づくものであり、ユーラシア大陸などに残存する多くの野生ウシ科や在来種についてのデータを用いてさらに比較検討することが望まれる。

3) 第一胃・第二胃の運動とあい(曖)気反射

第一胃と第二胃は協調して活発な運動を周期的に行うが、これはルーメン微生物による発酵を連続的に進めるためである。これにより、内容物の混合攪拌、ガス類などの発酵産物の排出と吸収、温度や pH などの物理化学的環境の安定化が図られる。この運動には A 型運動 (攪拌性周期) と B 型運動 (あい気性周期) の 2 種類がある。A 型運動は第二胃の二相性の収縮運動で始まり、ルーメン背囊の尾方向へと収縮運動が次々に伝わり、腹囊の収縮で終わる。この運動により第二胃の内容物はルーメンへ、背部囊の内容物は腹部囊へ移り、内容物は水位が上がり再び第二胃へ流入するなど、混合攪拌される。

通常、A 型運動の終わり 1 つおきに B 型運動が生ずる。これは第二胃の収縮を伴わずに、ルーメンの腹後囊の収縮で始まり、背後囊の収縮と続き、ルーメンの気層を前部へ移動させる。さらに収縮はルーメン前部へ移動し、このときあいき反射が起こり、ガス類が排出される。収縮は背部囊から腹部囊前部へ移動して終わる。A 型運動の最初の収縮で第二胃内容物の約半分がルーメンへ放出され、次の 2 回目の収縮ではほぼ全量がルーメ

ンに移行し、その後、第二胃は弛緩する。第二胃にはルーメン内容物が再流入するので、第二胃の内容物はより破碎の進んだ流動性のもとなる。このような運動により内容物は混合されるが、これによって完全に均一になるものではない。

一般に、粗飼料は空気を内包しており比重が小さいので、第二胃およびルーメン前囊上方に浮き、前囊の収縮により後部に運ばれ、ルーメン繊維性マットと呼ばれる層を形成する。ルーメンでは活発な発酵が行われ、発生した二酸化炭素やメタンなどのガス類が小泡となって内容物中を上昇し、表面積が大きい飼料片などが表面に集まるようになる。これらは、ヤギ・ヒツジよりもウシで顕著である。

ルーメン発酵では二酸化炭素、メタンなどのガス類が多量に生成される。とくに二酸化炭素は唾液中に多い炭酸水素塩からも生成される。これらのガス類の一部はルーメン粘膜から吸収されるが、大部分は第一胃背囊の繊維性マットの上で気層を構成する。とくに、メタンはルーメン液中の溶解度が低く気層に濃縮される。これらのガス類は上述の B 型運動と連動するあい気反射によって食道から排出される。あい気反射が障害を受けるとルーメンにガスが蓄積し、鼓脹症を引き起こすことになる。

4) 反芻の機能

反芻は咀嚼し、嚥下した食物を口腔内に吐き戻し、再び咀嚼して嚥下することである。胃内容物の口腔への吐き戻しは、ルーメンおよび噴門部付近の粘膜に粗剛な飼料片が接触することによって誘発される。上述の A 型運動の開始となる通常の第二胃の二相性収縮に先立ち第二胃の特別な収縮が起こり、これによって、噴門と食道下部括約筋が開き、多汁の第二胃内容物の一部が胸腔内の負圧により食道へ逆流する。食道に内容物が送り込まれると噴門は閉じ、内容物は食道の逆蠕動によって口腔へ吐き戻される。

ウシでは 1 回の咀嚼し、時間は 1 分間ほどで、ゆっくり規則正しく行われる。この過程で唾液分泌が活発となり、食塊と混合される。再咀嚼された食塊が嚥下されると次のはき戻しが直ちに起こり、反芻行動が続けられる。通常、反芻に費やす時間はウシでは 1 日に 10 時間にもなり、10 回

ほどの連続した時間に分けて行われる。反芻は胃運動と連動して飼料を粉碎し、消化管通過速度を速め、採食量を増加させることになる。さらに、飼料の粉碎によってルーメン微生物による利用も促進され、セルロースなどの消化を高めるとともに、アルカリ性の唾液の大量の分泌で、ルーメン内容物の酸性化を防ぐ効果がある。

5) 複胃での栄養素の吸収

ルーメンでの主要な発酵産物は酢酸、プロピオン酸、酪酸などのVFAとアンモニアおよび二酸化炭素、メタンなどのガスである。VFAのほとんどはルーメン粘膜から吸収される。VFAは吸収される過程である程度代謝され、とくに酪酸が代謝される割合は大きい。VFA吸収はルーメン内への酸の集積によるpHの低下を防ぎ、ルーメン発酵を継続させるのに好都合である。吸収された

VFAは宿主のエネルギー源として利用されるほか、乳脂肪などの脂質の合成や糖新生などに使われる。内容物が十二指腸に到達するまでにVFAはルーメンでの濃度の5~15%に減少する。

Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- などの無機イオンもルーメンおよび第三胃で吸収されるが、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 、 HPO_4^{2-} などは主として第四胃で吸収される。ルーメンには唾液に由来する Na^+ の量が多いが、ルーメンおよび第三胃から能動輸送で吸収され、再利用される。飼料蛋白質のルーメンでの分解産物である NH_4 の多くは細菌により再利用されるが、一部はルーメン粘膜から吸収され、肝臓または腎臓で尿素に変換される。尿素は尿中に排出されるが、一部は唾液分泌と血液循環により再びルーメンに流入し、微生物蛋白質合成に利用される。

◀農業畜産情報▶

全中 生産履歴の記帳を強化 全農畜産物目標に

JA 全中は、10月の第24回JA全国大会で生産履歴記帳運動の強化を決議する。すべてのJAが、販売する全農畜産物の生産履歴を記帳するとの目標を設定。生産現場への徹底を促す。

全中では2002年から記帳運動に取り組んできた。国内での牛海綿状脳症(BSE)感染牛の確認や、食品表示の偽装など、食の安全・安心を揺るがす事件が相次いだことが契機となった。

05年4月時点で94%のJAが記帳を実施(全中調べ)するなど、運動の成果は上がっている。しかし、JA間で取り組みにばらつきがあり、記帳の情報開示や、記帳内容の内部検査も定着していない。今年5月に残留農薬の規制を強めるポジテ

ィブリスト制度が施行されたこともあり、対応の強化が求められていた。

記帳の必要性を感じていても、農家にとっては記帳の煩雑さ、JAには記帳内容の確認の手間が負担になっている。こうした悩みに対応するため、生産履歴データベースシステムを導入するJAが増えてきた(全体の35%)。専用の用紙と自動読み取り機を利用することで、入力作業や集出荷履歴の管理を大幅に省力化できるほか、記帳データのインターネット上での開示もできる。

全中は「国産農産物の信頼維持のため、記帳に取り組んでほしい」(食の安全・安心対策室)と呼び掛けている。