暑熱ストレスに曝された家禽におけるビタミンC(アスコルビン酸)の効果

(今井勝男ほか4名 訳)

誌名	畜産の研究 = Animal-husbandry
ISSN	00093874
著者名	Khan,R.U. Naz,S. Nikousefat,Z. Selvaggi,M. Laudadio,V. Tufarelli,V.
発行元	養賢堂
巻/号	68巻10号
巻号補足	
掲載ページ	p. 989-996
発行年月	2014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

暑熱ストレスに曝された家禽における ビタミンC(アスコルビン酸)の効果*

R.U.KHAN[1], S.NAZ[2], Z.NIKOUSEFAT[3], M.SELVAGGI[4], V.LAUDADIO[4] and V.TUFARELLI[4] 著
今井勝男[5], 早川輝雄[6], 丸山公明[7], 信沢敏一[8], 戸塚耕二[8] 共訳

概　　要

ビタミンC(アスコルビン酸)が家禽の生産成績におよぼす効果に関して発表された文献では二つの総説が参考になる。第一の総説は1986年にPardueとThaxtonによって書かれたものであり，ビタミンCが家禽における暑熱ストレスのマイナスの効果を軽減するうえで果たす役割を調査検討している。第二の総説は2003年にWhiteheadとKellerによって発表され，家禽におけるビタミンCの一般的な機能を詳述しているが，“暑熱ストレス”との関連性は考察されていない。最初の総説では，1986年以降に発表された文献が欠けており，一方，第二の総説では，暑熱ストレスに曝された鶏におけるビタミンCの効果が記述されていない。この総説では過去および現在の知識を網羅しながら，鶏の暑熱ストレスを軽減に対する新しい考え方を提案している。暑熱ストレスは飼料摂取量，栄養素の利用性，成長速度，産卵と卵質，飼料効率および免疫の低下を通じて生産成績と生産性が損なわれると考えられる。また，暑熱ストレスは鶏体内の抗酸化状態を低下させることが特徴であり，その結果，酸化ストレスが増大することになる。さらに，鶏が暑熱ストレスに曝されると，雄鶏の生殖能力は低下する。鶏の飼料摂取量，増体量，飼料効率，産卵と卵質，栄養素の消化率，免疫応答および抗酸化状態を改善するためには，飼料Kg当たり250mgのビタミンCの添加が最適であることが見出されている。この総説では，暑熱ストレスに曝された鶏におけるビタミンCの役割について過去および現在の資料や情報を編纂している。

1. はじめに

過去数十年間，高い環境温度では家禽の成長および産卵の潜在能力が抑制されるという事実にもかかわらず，家禽の生産は暑い気候の地域へと拡大した。暑熱ストレスは飼料摂取量，体重，成長，屠体特性および高い生産成績と関連する特性に悪影響をおよぼし，さらに，熱帯環境下では鶏の大量死の最も重要な死亡率の原因である。St-Pierreら(2003)は，暑熱ストレスによる畜産業の年間の経済的な全損失は16.9から23.6億アメリカドルの間であると述べている。これら損失額のうちの1億2千8百万から1億6千5百万アメリカドルが家禽部門である。過去数十年間，暑熱ストレスに対しては生産者および研究者から強い関心が示されており，この課題は論文，テクニカル出版，セミナー，学会にても頻繁に選ばれている。

2. 暑熱ストレス

“ストレス”は多種多様な状況にて家禽の健康や生産性におよぼされる負の影響を表現する目的で

---

*Effect of ascorbic acid in heat-stressed poultry
World's Poultry Science Journal, Vol. 68, September 2012

[1] Department of Animal Health, Faculty of Animal Husbandry and Veterinary Sciences, KP Agricultural University, Peshawar, Pakistan ;
[2] Department of Wildlife and Fisheries, GC University, Faisalabad, Pakistan ;
[3] Department of Clinical Science, Faculty of Veterinary Medicine, Razi University, Iran ;
[4] Department of Animal Production, Faculty of Veterinary Medicine, University of Bari Aldo Moro, 700100 Valenzano, Bari, Italy
[5] PVG-Japan(Katsuo Imai)
[6] 東亜薬品工業株式会社(Teruo Hayakawa)
[7] 明治大学農学部(Kimiaki Maruyama)
[8] 日本動物看護学会(Toshikazu Nobusawa, Koji Totsuka)

翻訳・掲載に当たっては*World's Poultry Science Journal*誌Editorの了承を得た。

0369-5247/14/¥500/1 論文/JCOPY

一般的に使われている用語である(Puron ら, 1994)。新奇な, または異常な状況に一群の鶏を強制的に適合させるような外部からの圧力に対応する反応の1セットとして定義することができる(Puron ら, 1994 ; Virden と Kidd, 2009)。一般的な用語として, ストレスは体が異常または極端な圧力に直面した時の体の非特異的な反応または防御メカニズムなどの全体像を記述するために使われている(Sahin ら, 2009)。動物は生まれつき熱学的快適域を持っており, これは動物種, 生理的状態および気流, 温度および日射の環境的な影響によって異なっていることが知られている(NRC, 1981)。環境温度が熱学的中性(TN)圏を超えると, 温度調節反応が破綻して, 動物の体温は上昇する。環境温度が TN 圏の上限臨界温度を超えると動物は暑熱ストレスに曝されていると考えられる(Khan ら, 2011)。鶏は発汗腺(Puron ら, 1994)をもたず, 発汗できないので, 熱の伝達, 伝導, 放射および蒸発のメカニズムを通じて熱を失う。これを改善するために鶏はあえぎのような蒸散に伴う熱損失のメカニズムによって熱を失うことを試みる。鶏はこのメカニズムを使ってうまく体を冷やすことができない時には, おそらく死に至るであろう(Ensminger ら, 1990 ; Puron ら, 1994 ; Sahin ら, 2009)。

鶏では通常, 成長, 繁殖, 環境変化への対応および防御メカニズムの応答などの能力には限度がある(Khan ら, 2011)。新しい圧力への適応には成長と繁殖効率の低下という犠牲のもとでエネルギーとタンパク質の体内蓄積の再配分を必要とする(Puron ら, 1994)。継続的なストレスは疲労と虚弱をひき起こし, その結果, しばしば飢餓と伝染性疾病で斃死へ至る。暑熱ストレスの初期フェーズでは, 副腎の節後ニューロンと髄質組織はアドレナリンとノルアドレナリンなどのカテコールアミンを放出する(Khan ら, 2011)。カテコールアミンは鶏に「戦うか逃走するか」の反応の準備をさせ, 急激なグルコース放出の引き金を引く。これにつづいて, 視床下部の制御の下でコルチコステロンとして知られているグルココルチコイド・ホルモンが副腎皮質から放出される(Puron ら, 1994)。このホルモンはエネルギーとタンパク質の体内保留からのグルコース形成にて機能する。最終的に, 鶏がストレスから回復せず, 適応度が十分でないと第3あるいは消耗フェーズはホメオスタシス維持のメカニズムの疲労を招き, そして, 鶏を斃死へと至らしめる(Puron ら, 1994)。

一般に, ストレス因子は鶏に多くの生理的反応を誘発する(Attia ら, 2006 ; Attia ら, 2009)。あえぎは CO_2 を喪失し, その結果血液の PH が上昇することになる。熱の負荷が増大すると, 体温の上昇は組織に損傷を与え, その結果細胞内の構成要素が血中に放出されるようになる。クレアチンキナーゼ(CK)は細胞内の酵素であり, その血漿中の濃度は急性暑熱ストレス状態では著しく上昇することが示されている(Ostrowski-Meissner, 1981; Whitehead と Keller, 2003)。組織損傷の多くは, 急性暑熱ストレスにて高められた脂質の過酸化から起る。細胞レベルでは, 暑熱ストレスはストレスタンパク質としても知られる熱ショックタンパク(HSP)の合成が増加する。増加した HSP は細胞を損傷から防御し, そして細胞をプログラム化された細胞死(アポプトーシス)から守る(Wang と Edens, 1998 ; Caronato ら, 1999; Sahin ら, 2009)。暑熱ストレスの期間中, 熱ショックタンパク質の一種である HSP 70 は細胞核に存在し, RNA 合成メカニズムと結合して, 異常なタンパク質の合成と凝縮を阻止する(Lee, 1992)。暑熱ストレスの負の影響は, 暑熱ストレス暴露期間, 温度, 遺伝子型, および鶏齢によると結論できる。(Attia ら, 2006 ; Lin ら, 2006 ; Attia ら, 2009)。

鶏にとっての TN 圏は 18℃～22℃の間である。この領域内では, 動物は快適であり, そして生理的温度調節に何ら問題がない(NRC, 1981;Ensminger ら, 1990 ;Sahin ら, 2009)。鶏は汗腺を持っておらず, そして他の家畜と比べて体温が高い(41.5℃)ので, 暑熱ストレスの期間中体温を恒温で維持するには大変な努力を必要とする(Ensminger ら, 1990 ;Sahin ら, 2009)。暑熱ストレスは家禽生産における主要なストレス因子の一つであり, 広範囲にわたり, さらに暑熱ストレスの程度により大きく変動する生理的変化を生み出す(Whitehead と Keller, 2003)。典型的な反応はコルチコステロイド, タンパク質, グルコースの血漿濃度の増加および顆粒白血球対リンパ球の比(H/L)の増加, 一方カリウムの血漿濃度および副腎, 嚢, 脾臓, 甲状腺の相対重量の低下がある(Pardue ら, 1985; Kutlu と Forbes, 1993;

Whitehead と Keller, 2003)。産卵鶏では熱負荷を最小にするために，飼料摂取量を減少させ，そして産卵は低下する。高い気温は，ブロイラーの成長に悪影響をおよぼす(Smith, 1974; Yalcin ら，2001; Sahin ら, 2009)。また，暑熱ストレスは産卵鶏の卵重と卵殻厚を一貫して低下させ，一方成長の速い鶏(ブロイラー鶏)では望ましくない肉質の要因となる(Emery ら，1984; Sandercock ら，2001; Wolfenson ら，2001)。これまでのいくつかの研究から，高い気温は鶏の免疫システムに悪影響をおよぼすとされている(Henken ら，1982; Donker ら，1990; Sahin ら, 2009)。また，暑熱ストレスは血中のミネラル(たとえば鉄，亜鉛およびクロム)とビタミン(例えばビタミンC, ビタミンAおよびE)の濃度を低下させ，体外への排出を増加させるので血中および組織中にてこれらの欠乏状態を生じさせることになる(McDowell, 1989; Siegel, 1995; Klasing, 1998; Sahin ら，2002; Sahin ら，2009)。鶏の死亡率は温度の上昇に比例して増加し，特に出荷日齢が近づくと増加する(Arjona ら，1990)。

3. 暑熱ストレスの悪影響を軽減するための対策

暑熱ストレスを軽減し，この期間中家禽の生産性を改善するために，いくつかの方策が考えられている。環境面からの戦略としては鶏を開放型ケージに収容すること，換気量を増加させること，断続的点灯プログラムの採用(間歇(断続的)点燈計画)，育雛時での加温による高温順応，制限給餌および飼育密度の低下がある(NRC, 1981; Siegel, 1985; Lin ら，2006; Sahin ら，2009)。遺伝学的な戦略は暑熱耐性のある系統選抜と主要な遺伝子の利用が有効であることが立証されている(総説；Lin ら，2006)。

前述の推薦事項のいくつかは，コストの面から非実用的であることから十分には活用されていない。その代わりに栄養学的対応が家禽生産における一般的手法となっている(Sahin ら，2009)。暑熱ストレスの期間中，家禽用飼料での栄養学的対応ポイントは，エネルギー，タンパク質，そして暑熱ストレスの経済的損失の主要原因と考えられる特定な栄養素である(Lin ら，2006; Sahin ら，2009)。暑熱ストレスの悪影響を軽減するためには，タンパク質含量の減少と同時にアミノ酸バランスの改善が必要である(Sahin ら，2009)。また，冷たい飲水中への電解質の添加は，暑熱ストレス下におけるブロイラーの増体と採卵鶏の卵殻質の改善につながっている(Ait-Boulahsem ら，1995; Balnave と Muheereza, 1997; Hayat ら，1999; Lin ら，2006)。

プロバイオティクス，微量ミネラルやビタミンのような栄養素の使用は暑熱ストレスの悪影響を軽減するうえで有益であることが証明されている(Lin ら，2006；Sahin ら，2009)。この総説の目的は暑熱ストレスに曝されている家禽において代謝，生産実績と生産性，抗酸化物質，免疫調節と雄鶏の生殖能力に対するビタミンCの添加効果を機能的な側面から文献調査することである。また，暑熱ストレスを予防し，軽減するうえでビタミンCの作用機序に関する色々な仮説も紹介している。

4. ビタミンC(アスコルビン酸)

鶏ではビタミンCまたはL-ビタミンCは通常，十分量合成される(Khan, 2011)。ビタミンCは単純な化合物であり，初めは哺乳類の副腎中に検出された。ヘキスロ酸と名づけられたが，後になって壊血病のセビタミン酸や抗壊血病ビタミン(ビタミンC (cevitaminic acid = ascorbic acid, scorbutamin = ascorbic acid およびant scorbutamin vitamin = 抗壊血病ビタミン = vitamin C))として知られるようになった(Elkheir ら，2008)。ビタミンCは還元力と電子ドナーとしての機能で，代謝にて重要な役割を果たしている。鶏と哺乳類においてはビタミンCの生合成は，肝臓と腎臓で行われるが，鶏では主として腎臓で行われる(Elkheir ら，2008)。グルコース，フルクトースおよびマンノースのような糖類がビタミンC合成での前駆物質である。ビタミンCは2個の電子を提供し，その過程でデハイドロ-L-ビタミンCに転換される。酸化還元と水酸化反応経路におけるいくつかの化学反応ではチトクロムP450依存ヒドロキシラーゼ(水酸化酵素)の補因子として機能する。家禽はビタミンCの生合成に必要な酵素グロノラクトンオキシダーゼをもっており，ビタミンCは家禽では必須の栄養素ではない。この酵素はヒトや一部の動物種では欠損している。(Lin ら，2006；Khan, 2011)。したがって，NRCによる鶏のビタミンCの推奨要求量は設定されていない(NRC, 1994)。しかしながら，ストレスの期間中ビタミンCの要求量

はおそらく合成能力を超えるであろうという仮定のもとに，ストレスを軽減させるための一つの添加物として家禽用飼料中に添加することが推奨されている(Gous と Morris, 2005)。暑熱，疾病や密飼いのような生理的なストレス誘発因子はおそらく鶏のビタミン C の要求量をさらに増加させるであろう(Nockels, 1984)。さらに，高い気温ではビタミンCの吸収が阻害され，そしてビタミンCの飼料中の要求量は増加する(Klasing, 1998)。

鶏はアミノ酸やミネラル代謝およびテストステロンのようなホルモンの合成にもビタミン C を必要とする(McDowell, 1989)。ビタミンCは白血球生産にも関与しており，鶏の免疫状態を向上する作用がある。最近になって，(a) ビタミンCの体内合成能はおそらく家禽の全必要量を常時まかなうには十分ではないであろう，そして(b) ビタミンCの必要量はおそらく暑熱ストレス期間中には増加するであろう，という見解に基づいてビタミン C の栄養学的な役割に大きな関心が寄せられている(Lin ら，2006)。高い環境温度では，おそらくビタミンCの要求量は増加し，生合成量は低下する。その結果，このビタミンの体内保留と代謝における正常な機能に関与する内分泌システムに影響をおよぼすであろう。暑熱ストレス下では鶏はビタミンC添加飼料を認識することができ，その要求量にしたがって必要量を調節することができる。Kutlu と Forbes(1993)は，ビタミンC添加飼料に着色を施し，暑熱ストレス下のブロイラーはビタミン C 添加飼料の方をより多く選択し，環境条件を熱学的中性(TN)圏へ入れかえると，飼料の選択も変化したと報告している。

5．成長，生産実績（成績）および生産性

暑熱ストレスは飼料摂取量，体重および産卵，卵重と卵質を低下させる(Ciftci ら，2005)。飼料摂取量の減少は暑熱ストレスの厳しさと暴露期間の長さに比例する(Mashaly ら, 2004)。Hurwitz ら(1980)は高温に対する最初の反応が食欲の減少であることを示した。体重の減少は高い環境温度による飼料摂取量の減少に帰因する。Mckee ら(1997)は暑熱ストレスにより鶏の飼料摂取量は低下し，それゆえに鶏は十分な量のビタミン C を摂取していないと考えた。飼料摂取量とは異なり，飲水量は環境温度が高い期間中では増加するので，飲水中にビタミンCを添加することはより適した選択である。高脂肪食は，ビタミンCの十分な供給で家禽の生産実績を向上させるであろう。脂肪の代謝は熱増加が小さいので，高脂肪食は動物の暑熱耐性を改善するであろう。生産に向けられる正味エネルギーは「代謝エネルギー　マイナス　熱増加」に等しいので，より多くのエネルギーが維持と生産に利用できる(Mckee ら，1997)。

高温では，甲状腺機能は抑制される。その結果，代謝率，酸素消費量，飼料摂取量および成長速度に影響が生じる。ビタミンCの添加は暑熱ストレス下の家禽にて酸素消費量，飼料摂取量および成長速度を増加させることによってこれらマイナスの反応を弱めることが示されている(Mckee ら，1997)。代謝エネルギーは体内にて生物学的状態を比較的一定に維持するのに充てられている。暑熱ストレスの期間中，鶏は代謝エネルギーを生産から恒温維持へと転換する(Mckee ら，1997)。暑熱に曝されている鶏は栄養素の吸収，同化作用および利用での熱発生効果を減らすために飼料の摂取量を減少させる。さらに暑熱によって引き起こされた末梢部位での血管拡張により腸管(GIT)への血流が減少され，栄養素の吸収に支障をきたす(Mckee ら，1997)。飼料摂取量の減少および GIT への血流の減少はおそらく代謝エネルギー摂取量を悪化させる。これらの要因が暑熱ストレスに曝された家禽での生産実績の抑制につながっている(Mckee ら，1997)。

Sahin ら(2003)は，ビタミンC添加は日本鶉においても暑熱ストレスによる生産性低下に対する防御力を高めると結論した。ビタミンCの生理学的および生産能力への影響力は，鶏での食欲増進，結果的に飼料摂取量の増加に帰因する。Sahin と Kucuk(2001)は，ブロイラーではビタミンC添加(飼料 Kg 当たり 250mg)により生産実績の上昇，そして暑熱ストレスの状況下(32℃)で飼育された鶏ではより望ましい屠体品質が得られたと報告した。Sahin ら(2003)は，高い環境温度(34℃)に曝された日本鶉では増体量，飼料摂取量，飼料効率および屠体形質にて有意に負の影響がみとめられたと報告している。Attia ら(2009)は，暑熱ストレスによるマイナスの影響はビタミンCの飼料 Kg 当たり 250mg

の添加水準で軽減し，そして飼料摂取量，タンパク質の消化率，枝肉歩留りおよび＊飼料の転換効率(FCR)は増大したと報告している。暑熱ストレスに曝されたブロイラーでのビタミン C 添加による生産実績の改善は血漿中の低コルチコステロン濃度と相関している(Pardue ら，1985;Kutlu と Forbes，1993)。Sahin と Kucuk(2001)は，暑熱ストレスに曝されたブロイラーでは飼料 Kg 当たり 200mg のビタミン C 添加により増体と飼料摂取量がよくなることを示した。Kutlu と Forbes(1993)は，暑熱ストレス(36℃)の下で飼育されているブロイラーでは増体量，飼料摂取量および飼料転換効率の低下を記録しているが，これらは飼料 Kg 当たり 250mg のビタミン C の添加水準で改善されたと報告している。Coskun と Kutlu(1997)はビタミン C 添加(飼料 Kg 当たり 250mg)で暑熱ストレスに曝されたブロイラーの屠体収量が改善されたと報告している。Ciftci ら(2005)はビタミンC(飼料Kg当たり200mg)とビタミンE(飼料 Kg 当たり 125mg)を組合せて添加すると，暑熱ストレスに曝された産卵鶏の飼料効率と増体量は有意に改善されることを見出した。Njoku(1986)はビタミン C(飼料 Kg 当たり 200mg)添加により暑熱ストレスに曝されたブロイラーでは成長と飼料摂取量にて前向きの反応が得られたと報告している。Elkheir ら(2008)は，42℃という高温で飼育されているブロイラーに飼料 Kg 当たり 250mg のビタミン C を添加したところ増体重にてよりすぐれた生産実績を示したと報告している。McDowell(1989)，Kutlu と Forbes(1993)および Sahin ら(2002)は，ビタミンCは鶏でのコルチコステロイドホルモンおよびアデノコルチコトロピックホルモン(ACTH)の合成を減少させ，その後の生産実績を改善すると報告している。

環境温度が熱学的中性(TN)圏を超えると産卵が減少することはよく知られている。Mashaly ら(2004)は，産卵成績は高温と反比例すると結論づけた。Whitehead ら(1998)と Kirunda ら(2001)は，高い環境温度に曝されると白色レグホン種の産卵は減少することを見出した。産卵の減少は飼料摂取量の減少に始まり，それにより産卵のために利用できる栄養素量の低下が原因となる(Mashaly ら，2004)。高温の暑熱に曝されると，卵形成に必要な血漿タンパク質濃度および血漿カルシウム(Ca)濃度がともに低下することが報告されている(Mashaly ら，2004)。暑熱ストレスに曝されている期間中はコルチコステロンによってノルエピネフリンからエピネフリンへの転換が増加し，これは卵巣中の卵胞の退化を誘発することになる(Ciftci ら 2005)。また，高い暑熱に曝されると，卵重，卵殻重および卵比重は減少する(Mashaly ら，2004)。環境温度が高くなると，卵黄形成に必要なビテロゲニンの合成と放出が損なわれる(Ciftci ら，2005)。暑熱ストレスの下での卵殻質悪化は，十二指腸の上皮組織によるカルシウム(Ca)の取り込みが減少することに原因があると考えられる(Mashaly ら，2004)。Smith(1974)は，高温では卵重が減少するが，これは主として暑熱ストレスそれ自体によるものであり，飼料摂取量の減少の影響ではないと結論づけた。Sahin(2001)は低温(6.2℃)でも飼料 Kg 当たり 250mg のビタミンC添加で卵重，卵比重，卵殻厚，卵殻重およびハウユニットが改善されたと報告している。ビタミン C は 1,25-ジヒドロキシコレカルシフェロールを刺激し，骨からカルシウムの移動を増加させることで，ビタミン C は卵殻形成に重要な役割を果していると仮説している(Sahin，2001)。Nowaczewski と Kontecka(2005)は 25℃から 30℃の温度範囲で飼育されている鳥類飼育場のキジに飼料 Kg 当たり 200mg のビタミンCを添加給与したところ，高い産卵と卵受精率を記録した。Ciftci ら(2005)は暑熱ストレス(32℃)に曝されている産卵鶏にビタミンC(200mg/Kg)とビタミン E(125mg/Kg)を添加給与したところ，産卵，卵重，卵比重，卵殻厚および卵黄のパーセンテイジが有意に改善されたと報告している。

6．栄養素の消化率

鶏における暑熱ストレスの影響には，2つの重要な要因：飼料摂取量と代謝改変が関係している(Gous と Morris，2005；Attia ら，2009)。暑熱ストレスの期間中，動物細胞はカリウム(K)イオンを蓄積することによって水分保持を試みる。カリウムやその他のイオンの増加は一般的に代謝過程にマイナスの影響をひき起こす(Attia ら，2009)。高い環境温度は栄養素の消化率を低下させることが知られている(Wallis と Balnave，1984;Sahin と Kucuk，2001)。Wallis と Balnave(1984)は高い環境温度によって

ブロイラーのアミノ酸の消化率が低下することを見出した。同じような結論がLarbierら(1993)によって得られている。同様に，Zuprizalら(1993)は温度が21℃から32℃へ上昇すると，二つの異なる原料からのタンパク質とアミノ酸の真の消化率は低下することを示した。Bonnetら(1997)は，暑熱ストレスに曝されると，タンパク質，脂質およびでんぷんの消化率が低下することを報告した。鶏の枝肉歩留りの上昇は，タンパク質の消化率に比例する(Attiaら，2009)。Haiら(2000)は高温時の飼料の低い消化率はトリプシン，キモトリプシンおよびアミラーゼの活性の低下によるものと結論づけた。

暑熱ストレスは飼料摂取量で減少させるだけでなく，また飼料の色々な成分の消化率をも低下させる(Bonnetら，1997；Mashalyら，2004；Attiaら，2009)。ビタミンCは代謝での変化を誘導する。これが暑熱ストレス期間中，家禽用飼料中にビタミンC添加した場合のプラスの反応の基礎である。ビタミンCは酸化ストレスから膵臓組織を防御する役割を果しているので，おそらく膵臓が適切に機能することを助けており，したがって栄養素の消化率を改善するであろう(Attiaら，2009)。SahinとKucuk(2001)は，慢性的な暑熱(34℃)下で飼育されている日本鶉に飼料Kg当たり200mgの高水準のビタミンCを添加すると，乾物(DM)，粗タンパク質(CP)，有機物(OM)および粗脂肪(EE)の消化率が高くなることを認めた。低気温でも栄養素の消化率の減少が報告されているが，これもビタミンCの飼料への添加によって回復する(SahinとSahin，2001)。Sahinら(2003)はビタミンCを添加すると暑熱ストレスに曝されている対照区と比べて窒素，灰分およびカルシウムの蓄積は増加することを示した。Sahinら(2002)は，もう一つの実験では低い環境温度(6.8℃)が産卵鶏の栄養素の消化率におよぼす影響を調べ，乾物，有機物，粗タンパク質およびエーテル抽出物(粗脂肪)の消化率はビタミンC(飼料Kg当たり250mg)の添加によって増加すると結論している。SahinとSahin(2001)は産卵鶏では低気温(6.2℃)での，乾物，灰分，有機物，粗タンパク質およびエーテル抽出物(粗脂肪)の消化率はビタミンCのより高いレベル(飼料Kg当たり125対250mg)での添加によって，さらに向上することを認めた。同様にSahin(2001)は，低温(6.9℃)で飼育した産卵鶏では乾物，粗タンパク質およびエーテル抽出物(粗脂肪)の利用効率が低下すると報告している。Ciftciら(2005)は，酸化的損傷は膵臓酵素の阻害または飼料タンパク質の消化抵抗性にいたるタンパク質構造の変性を誘導すると提案している。したがって，ビタミンCの存在はタンパク質の酸化的変性を一部阻止し，栄養素の消化率および飼料効率を改善することになるであろう。

7．免　疫　性

暑熱ストレスが家禽の免疫性におよぼす影響については多数の研究報告がある(Amedyら，2011)。KadymovとAleskerov(1988)は高温ではTリンパ球とBリンパ球の生成が阻害され，血中白血球の食作用を抑制すると結論した。Mashalyら(2004)は暑熱に曝露した後 白血球(WBC)の減少を報告した。これは，暑熱ストレスが白血球の数と活性の両方とも減少させることを示唆している。Mashalyら(2004)は白色レグホン種の産卵鶏で，顆粒白血球対リンパ球(H/L)の比率の低下を報告した。このH/L比は鶏における暑熱ストレスの信頼できる指標として使われている(GrossとSiegel，1983；Mashalyら，2004)。McFarlaneとCurtis(1984)は，ブロイラーでは暑熱ストレス下 H/Lの比率が上昇するという見解を支持した。Mashalyら(2004)は暑熱ストレスによって鶏の体液性免疫が低下することを報告している。Zulkifliら(2000)は暑熱ストレスが抗体合成の低下を引き起こすことを示した。この低下はストレス下において視床下部における副腎皮質刺激ホルモン放出因子の生産を刺激する炎症性サイトカインの増加に起因するとされている(Sapolskyら，1987；Mashalyら，2004)。さらに暑熱ストレスは抗体産生に重要なT-ヘルパーサイトカインを抑制することが知られている(LabmanとCoffman，1988；Mashalyら，2004)。

ビタミンCは生物組織における重要な抗酸化物質であり，そして暑熱ストレスが免疫能力におよぼす悪影響を抑制する(GousとMorris，2005；Linら，2006)。ビタミンCは免疫システムを強化するに重要な役割を果たしている。ビタミンCは免疫グロブリンとインターフェロンが全身的に有効であるために必要であることが研究によって示されている(Bendich，1990)。さらに，CD8陽性細胞とIgM細胞

はビタミンC効果として増加する(Wuら，2000)。暑熱ストレスは，またファブリシアス嚢および脾臓の重量を減少させることが示されている(Pardueら，1985)。暑熱ストレスの下では，ビタミンCは複数の免疫学的側面を向上することが示されている。Attiaら(2009)はビタミンCは飼料Kg当たり250mgのレベルにて鶏に対する暑熱ストレスの悪影響を軽減し，そしてヒツジ赤血球(SRBC)に対する体液性免疫応答能力を改善したと報告している。Bashirら(1988)は，暑熱ストレス下でのニューカッスル病ワクチン接種済みのブロイラーにてビタミンC添加により赤血球凝集タイターが上昇したと報告している。同様に，Pardueら(1985)は，暑熱ストレス下の鶏でビタミンC添加によるSRBCに対する赤血球凝集反応の上昇を報告した。また，いくつかの研究では同時添加されたビタミンCとビタミンEの暑熱ストレス下の鶏の免疫機能におよぼす効力が報告されている。Puthpongsiripornら(2001)は，ビタミンE(飼料Kg当たり65mg)とビタミンC(飲料水1リットル当たり1000g)の組み合せによりコンカナバリンとリポ多糖刺激に対するリンパ球増殖反応が強化されるとの知見を得た。

8．抗酸化効果

活性酸素群(ROS)は通常の身体機能中に細胞レベルで生成される。しかしながら，高い気温では，体液および組織中のフリーラジカルの産生がさらに増大することが示されている。低レベルのROSは多くの生化学的過程にて必要ではあるが，ROSの生産が増加すると，生体高分子に損傷を与え，そして正常な細胞代謝を妨害する。生理学的には，体にはROSの作用を中和する独自の抗酸化組織をもっている。気温が高くなると，このような抗酸化物質の蓄積を枯渇させ，そして酸化ストレスを引き起こす。ビタミンCは二つの方法で抗酸化剤として働くことができる。第1では，それは容易に酸化されて，デヒドロビタミンCとなり，この反応は可逆的であり，多くの生理的機能の基礎を形成する。また，このビタミンはアスコルビンラジカルを形成し，ヒドロキシル，シングレット，酸素および超酸化ラジカルを破壊する。この作用にては，超酸化ジスムターゼ，グルタチオンパーオキシダーゼおよびカタラーゼなどの抗酸化酵素と相乗的に機能すると考えられる。(Linら，2006)。また，ビタミンCは他のラジカルを中和することによりビタミンEの役割を軽減するか，酸化されたα-トコフェロールをもとのα-トコフェロールへと転換することによりビタミンEの抗酸化システムに関与している。フリーラジカルは暑熱ストレス状態にて形成され，細胞膜中の脂質を過酸化することにより，膜の状態を脆弱化する(Klasing, 1998；Sahinら，2003)。血漿および肝臓中のビタミンC濃度は暑熱ストレスの期間中減少することが以前報告されている(Sahinら，2002)。Sahinら(2003)は，高い気温(34℃)に曝された日本鶉では，抗酸化状態に関する統計的に有意な複数の悪影響を報告している。暑熱ストレス下で飼育された日本鶉ではビタミンC添加に反応して血漿，肝臓，腎臓および心臓における脂質過酸化反応の指標であるマロンジアルデヒド(MDA)の濃度が減少すると報告している(Sahinら，2003)。また，同じ実験でビタミンCは他の抗酸化ビタミンの血漿濃度を増加させることが示された。Sahinら(2002)は，飼料Kg当たり250mgのビタミンCと同量のビタミンEをそれぞれ単独または両者の組み合わせを25～35℃で飼育されている産卵鶏に投与した際の血漿MDAにおよぼす影響を調べた。別々に投与しても組合せて投与しても，ビタミンCおよびビタミンEは血漿ビタミンCとビタミンEの濃度を増加させ，そしてMDAの濃度を低下させたと結論している。もう一つの実験では，Sahinら(2002)は飼料Kg当たり250mgのビタミンCを低い環境温度(6.8℃)で飼育されている産卵鶏に投与した際の血漿MDAにおよぼす影響を調べた。飼料への添加が血漿MDA濃度を低下させるだけでなく，ビタミンCとビタミンEの血漿濃度をも増加させると結論を得た。Puthpongsiripornら(2001)は暑熱ストレス下の産卵鶏では卵黄および血漿中での脂質過酸化の産物であるチオベルビツール酸(TBA)反応物質指数はビタミンE添加により改善されたが，ビタミンCを1リットル当たり1,000mgのレベルでビタミンEと組合せて飲水中に添加したが，ビタミンCによる効果がなかったと報告している。ビタミンCは卵黄では他のビタミンと比較して無視されるほどの量でしか存在せず，添加されたビタミンCは卵黄中にはほとんど蓄積しないので，卵黄中のビタミンE添加にて付加的な影響を表すことはないと

考えられる。Hoehler と Marquardt(1996)はビタミンCの抗酸化効果は生体内でビタミンE添加より効果的でない可能性があると考えた。

9. 雄鶏の繁殖

暑熱ストレスが精液の質におよぼす影響については，矛盾する試験成績のために多くの研究者間で異論がある（McDaniel ら，2004）。Clark と Sarakoon(1967)は 21 から 38℃の範囲で上下する気温下では暑熱ストレスが白色レグホン種雄鶏の精液特性に影響をおよぼさなかったと報告している。しかしながら，Joshi ら(1980)は 32℃では精液量，精子の濃度，生存精子数，および精子移動性は低下したと報告している。McDaniel ら(2004)は暑熱ストレスの期間中死んだ精子の割合は増加したが，暑熱ストレスを除去すると即時に低下したと報告している。McDaniel ら(1995)は，暑熱ストレスはブロイラー種鶏雄の精液の品質には影響しなかったと報告した。また，厳しい暑熱ストレスは精子自動性および生存率に加えて受精率をも低下させた（McDaniel ら，2004）。暑熱ストレスに曝された雄鶏からの精子は移動能力が損なわれているため子宮・膣接合部にある精子貯蔵細管に到達することができない可能性があるので，精子の移動性は繁殖を成功させるには非常に重要である（Khan ら，2012 a: 2012 b）。McDaniel ら(2004)は，暑熱ストレスの間精子の DNA は損傷を受け，これは精子形成にて異常な有糸分裂を引き起こし，受精過程を完了するために卵子に侵入することができないような異常精子の生産につながっていると想定している。

ビタミン C は暑熱ストレス下で受精率と精液の質を向上させると報告されている。また，ビタミンCは飼料 Kg 当たり 200mg の添加で暑熱ストレス下での繁殖舎（繁殖用の大きな鳥かごの中で飼われている）キジにとっても有益な結果をもたらす（Nowaczewski と Kontecka，2005）。Dobrescu(1987)は七面鳥の雄鶏に飼料 Kg 当たり 150mg のビタミン C を給与すると精液品質が向上することを報告している。Monsi と Onitchi(1991)は 125 と 250ppm の二つのレベルでビタミン C を給与すると精液量，精子濃度，射精当たりの精子および移動能力を持つ精子数が増加したと報告している。Peebles と Brake(1985)はブロイラー種鶏の受精率は雄でも雌でもビタミン C により改善されたと報告している。しかしながら，McDaniel ら(2004)は，ビタミン C の過剰投与（飼料 Kg 当たり 500 と 1,000mg）では，雄鶏が暑熱ストレスを経験した日にのみ受精率が低下したことから限られたレベルのビタミン C が暑熱ストレスに曝された家禽に有益であると結論した。McDaniel ら(2004)によれば，異なった研究者によって報告されたビタミン C 添加での実験結果では結論に至るような一致が見られない。このことは，この化合物の酸化分解により間違った結果へ導いたと推測できる（Mekee と Harrison，1995）。

結論として，暑熱ストレスは生産実績，生産性，栄養素の消化率，免疫状態，抗酸化プロフィールおよび雄の繁殖性を著しく低下させる。これらの問題点から疾病の増加および家禽産業における経済的な損失が派出している。家禽生産および生産成績におけるその重要な役割ゆえに，ビタミン C（アスコルビン酸）は暑熱ストレスの期間中，家禽用飼料の非常に重要な成分である。

＊原文は feed conversion ratio（FCR）であるから飼料要求率（FCR）と訳すべきであるが，飼料要求率が増大したとなると，飼料の効率は悪くなり，意味は反対となるので，このように訳した。