

## 鶏における外因ストレスとその対処生理機構—温度と呼吸調節—

Environmental stress and physiological compensating mechanisms  
in fowl. ——— Temperature and respiratory regulation ———

H.S. Siegel

Poultry Sci., 48;22-30, 1969.

変化した環境に生き残るために生物は適応性の変異をとげる。適応それ自体が生存を決定づけるものではないがその適応性が突であればその生物がある環境に生存し増殖し得る可能性は大となる。適応とは単一機能の変化ではなく多くの機能の総合的な変化であり生物の順応能力は内的環境の調節、非ストレス環境へ回復した後の復元機能、行動順応能及びその環境での生存或は個体発生能などの機構に負うところが大きい。順応速度とその漸近値としては応々として各種の対応機構で異なり相互の相関を求める事は困難となる。多くの変動因を決定することによりのみ順応の結果を推定し得る。温度及び呼吸調節の二つの機構はこの多変動因の一要因であり鶏における環境変化に対処する能力の指標となる。しかし一時的或は長期的な馴化の潜在能力及びその感応速度は遺伝的に支配されており又ある環境下の生存能は各個体の総合的な適応性に由来し単なる体温或は呼吸調節機能にのみよるものではないことは一応心にとめておかねばなるまい。

### 体温調節機構

約7日齢までのヒナは完全に恒温性であり産熱及び放熱を調節する機構を有している。鳥類の深部体温は一般に哺乳類のそれよりも高く4.12℃から4.22℃の範囲にある。King 及びFarner (1961) は深部体温の変動は少なく体表面に近い部位の温度が外界気温により変化すると述べている。熱生産は大部分体深部で行なわれ放熱は体表面部位で起る。熱放散には一般に3つの道がある、即ち輻射、伝導、対流による直接的方法及び水分の蒸散による間接的方法である。

#### 1 直接的熱放散

非発汗動物である鳥類は体表面の水分蒸散による放熱は少なく体表から外界へ直接熱を放散させる。熱放散速度は体表と外気温或は熱放散対照物との温度勾配に支配される。そこで皮膚温調節及び体表層部の断熱能などの機構が重要なポイントとなる。羽毛でおおわれた皮膚温は比較的広範囲の外気温変化にもほぼ深部体温と同様に保たれるが羽毛のない末端部位のそれはかなりの変動を示す。よって羽毛の除去或は欠損は体温の低下をきたし熱放散量は正常鶏の2-3倍にも及ぶため一般に代謝率は高くなる。したがって不随意筋である立毛筋及び皮膚運動一般を司る随意筋の皮筋も熱交換に重要な役割をもつものである。上限臨界温度以下の環境の場合には血液が担体となり循環器系対流が各組織から体表へ熱を移動させる事に大きく貢献している。皮膚中の動静脈吻合は交感神経の収縮刺激に感応して皮膚への血液流量を調節する機能をもち体表層脈管の弛緩は熱放散を増大させる。一方寒冷環境下では収縮して体内に熱を保存する。又皮膚の血液流量調節と同時に働く羽毛調節の生理機構が鳥類では最も効率よく利用されている。羽毛欠損部位における外界

への熱放散には体表血管系の調節が重要である。キジ、鷺鳥などでは足部の血管が対流熱交換器の役割をばたし熱放散に大きく関与している。-18℃の環境温度下では冷順応したキジの大腿部の温度は37.5℃であり飛節部で9.7℃であるのに対し暖順応した鳥類のそれは各々39.9℃及び32.0℃であった。このように羽毛欠損脚部における外気温との温度勾配がゆるくなるように気温順応が働くのである。しかし時々血管拡張が起り末端部位の凍結を防ぐことが認められている。頭冠も又熱交換に関与していると考えられる。高温下で育成された鶏の頭冠は低温下で育成されたものに比べて大である。頭冠を除去しても高低温いずれの環境下でも体温変化に影響しないが頭冠を除去した鶏は低温下では群衆になる度合が正常のものより小であった。このことは附属器官は直接熱生産に関与しないが高度に脈管系の発達した部位から熱が失なわれること及びその熱損失が個体の行動その他の方法によりおさえられることを示唆している。行動という面で見れば、鳥類は羽毛欠損部位を羽毛部で覆って熱損失をおさえようとする。座ることにより40-50%熱放散を抑制することが出来更に頭部を翼にだき込むことにより約12%熱損失を低下させ得る。更に群衆化することにより熱放散を減少させる。冷環境下では羽毛を立てて空気層を増大させて断熱効果を増し、逆に高温下では羽毛を皮膚近くにねかせる。体表上を通過する空気の色度は熱交換に関する一つの要因である。早い空気の動きは対流による熱交換を増し又さかだてた羽毛を乱すほどの風では羽毛間の空気層を乱だしその断熱効果を低下させる。環境温度40℃まででは風速毎分150mで体温上昇度、呼吸蒸散による熱放散が毎分15mの時のそれよりも小さい。しかし外気温が体温より高いと高風速は害作用を及ぼす。即ち体温は急激に上昇し生存時間も短くなる。

## 2 間接的熱放散

環境温度が体温以上になると鳥類の熱放散は主に呼吸蒸散により行なわれる。上限臨界温度以下の温度では熱蒸散は呼吸表面積と蒸発表面と空気との蒸気圧差の関数である。熱ストレス下における糞及び尿中の水分の役割については未だ明確になっていない。激動或は高温時の多呼吸によるあえぎでは通常呼吸量が正常時のその約1/3になるが蒸散速度は増加する。通常呼吸量が減少するのは非呼吸体表が過呼吸になることを防ぎ血中から過剰に炭酸ガスが失なわれて起るアルカローシスを予防すると考えられている。Salt and Zeuthen (1960)の肺臓内炭酸ガス張度は多呼吸になっても減少しないという結論は前述の考えの裏付けとなるであろう。しかしながらCalder and Schmidt-Nielsen (1966)及びLinsley and Burger (1964)らは鳩及び鶏で40℃以上でのあえぎでは炭酸ガスがかなり損失しアルカローシスが起ることを認めた。しかし40℃をわずかに下廻る温度での深い呼吸では炭酸ガス分圧に変化の起らないことが認められている。高温環境下では水分の損失(蒸発及び排泄)が代謝水の生産を大きく上廻る。故に高温下での生存は水分を摂取出来るか否かに左右される。White Leghornの高温耐性は多量の水を飲むか否か或はよりよい蒸発冷却機構があるか否かによって決まる。これらが視床下部の制御を受けるか否かは未だ不明である。熱蒸散は環境温度の剰数関数である。湿潤環境では熱蒸散は阻害され熱蒸散と直接に放散される熱との比率は低くなる。鳥類における高い体温と一時的な高熱症に耐える能力とは体温調節時の蒸発による冷却の一助となる。温度勾配が急であることにより直接的熱交換が増すと同様に

蒸気圧勾配が増せば蒸散は大となる。しかし馴化或は遺伝的順応が温度耐性をも増加させるという事実はまだない。

### 3 生理的調節

低環境温度のために物理的溫度調節機構のみでは深部体温を保てなくなると代謝機構による熱生産が増す。これは筋緊張度の増加及び震え或は意識的な活動に由来する骨格筋活動が増大することにより起る。消化中に起る特異動的作用により鶏では15—18%、鳩では20—30%代謝率が增加する。しかし過熱症時の呼吸活動、脈管系活動による筋運動も又代謝性熱生産を増加させることが知られている。視床下部の中樞で熱生産及び熱放散を調節している。鳩の視床部を直接冷却すると震えが起り間脳を破壊するとこの反応が現われなくなる。視床下部の温度は直腸温度より敏感に環境温度の低下を反映する。又その温度は皮膚温度に近似する。熱性多呼吸は視床部の切除により消失するし実験的に視床部を暖ためることにより熱性多呼吸を発現させ得る。視床下部に到達する以前に血液を冷却すると体温が高くても熱性多呼吸は発現しない。迷走神経は受感経路であると考えられている。何故ならば鳩の迷走神経の両側とも切除すると体温低下が起っても熱生産が増大しないことが認められている。又鶏ではあえぎが完全に起らなくなる。鶏を寒冷下におくと深部体温が低下する以前に震えが発現することから体表上に受容体があると考えられているが頭部が冷やされたことも震えの一因であろう。128時間齢の幼雛は環境温度10℃で体温を一定に保持出来なくなる。これは単に体格が小さいことによるものではなく明らかに寒冷ストレスに対応する調節機構が未発達であることに関連している。128時間齢のヒナのβ交感神経受容体を薬物で処理すると体温維持が不能となるがα部位の処理ではほとんど影響がない。鳥類は熱環境に馴化出来ることが実験的に立証されている。高温処理をした鶏は高温耐性が増大する又逆に寒冷馴化により休息時代謝率が高くなり臨界温度も低くなる。高温馴化した鶏は呼吸数、1分間の呼吸量、脉搏数及び心収縮時或は心弛緩時血圧などが高温で正常鶏より低い値を示す。又その他にもヘマトクリット、血漿量及び血液比重などが低く血管の末端抵抗及び心臓血液搏出量が増大する。これらの変化は品種、性、年齢、その他の要因に影響される。例えば産卵鶏は非産卵鶏より熱耐性が低いことが認められている。

#### 呼吸の調節と順応

鳥類も含めすべての動物の呼吸は水生的である。何故ならば膜通過の際にはO<sub>2</sub>は必ず溶液中に溶け込んだ形でなければならぬからである。鳥類は鷺鳥を除いて動静脈血間におけるヘモグロビンの酸素飽和度の差が非常に大きい。このことは酸素の利用効率が鳥類では高いことを示すものであり更に酸素親和度の低い鳥類のヘモグロビンは酸素解離曲線に示される如く組織中へたやすく酸素を放出する。温度、pH及びCO<sub>2</sub>張度はO<sub>2</sub>-ヘモグロビン解離に影響を及ぼす。したがってヘモグロビン-O<sub>2</sub>親和度及び血中CO<sub>2</sub>容量は高高度のペルー地方に生棲する鳥類で高い値を示す。低高度に生棲する鳥類をO<sub>2</sub>欠乏条件下に長くおくと心内膜に粘液様変性を起し更に退縮性気腫が発現する。更に多血球症、心臓血管系の損傷等を併発し死に至る。ポリビアのラバツ(La Paz) (3292m)で育成されたブロイラーのうち12%のものに心筋炎、臍血及び腹水症様症状が認められた。3094mで数代にわたり育成、選抜された鶏では呼吸数及びヘマトクリット

値が非常に高くなっていることが認められた。酸素消費量は代謝率と関連し甲状腺肥大の鳥では多くなる。孵化後 8 時間で酸素消費量は 50% 増加し以後漸増しほぼ 15 日齢で一定となる。ほぼ 6 日齢までは体温及び代謝率は増加し続け同時に代謝の盛んな組織が吸収した卵黄にとって代る。このことが酸素必要量の増大を促す。鳥類を高酸素環境下に短期間曝露した場合の順応過程については未だ不明確である。大部分の恒温動物では 100%  $O_2$  の大気中におくと呼吸障害を起し死に至る。しかし 2-7 週齢のヒナでは一気圧 100%  $O_2$  下に 4 週間曝露しても斃死或は疾病障害等が起らない。又増体量、呼吸数及び赤血球値の減少等の変化はあるが通常大気中へもどすと回復する。一般に鳥類の  $CO_2$  解離曲線は哺乳類のそれとほぼ同様である。しかし動静脈血間の  $CO_2$  張度は著しく異なりこれが  $CO_2$  の放出を容易にしていると思われる。0.5-0.6%  $CO_2$  の条件下でも鶏、七面鳥の呼吸器系に何の障害も現われなかったという報告がある。鶏を高  $CO_2$  濃度に曝露すると酸-塩基平衡に影響が現われる。2-5%  $CO_2$  中では呼吸性アシドーシスが 2-3 日で発現する。又血中重炭酸塩が増すが 2-3 週間で低下して来る。5%  $CO_2$  濃度では呼吸が深くなり気管の粘液分泌が増し 12 時間後で鬱血、出血斑が現われる。40%  $CO_2$  に 50 秒曝すと痙攣が起り 60%  $CO_2$  20 秒で死に至る。 $CO_2$  張度増加に対する順応については未だ不明である。

(北大農学部 関根 純二郎)