

ルーメン機能を支える微生物

三森眞琴

独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構 畜産草地研究所
(〒305-0901 茨城県つくば市池の台2)

[はじめに]

反すう家畜の消化特性である飼料のルーメン内消化は主に微生物学的消化であり、ルーメンに生息する微生物（ルーメン微生物）により支えられている。したがって、ルーメン微生物についての研究は反すう家畜の栄養学にとって重要なテーマであると同時にルーメン発酵の不調に起因するさまざまな問題（生産病等）を考える上でも避けることはできない。しかし、個々のルーメン微生物およびその機能については不明な点も多い上、それらの相互作用（ルーメン微生物叢の形成）は1対1の関係ではなく、多くは1対複数の関係で成立していることからルーメン微生物への理解をより困難なものにしている。本稿ではこのような状況を踏まえつつも、反すう家畜生産を支えるルーメンについて述べてみたい。

[ルーメン微生物叢の成立]

ルーメン微生物は細菌、プロトゾア（原虫）、嫌気性真菌などから成る微生物叢である。プロトゾアは大きめの飼料粒子や細菌を摂取・消化するなど、それぞれの微生物はその飼料分解で特徴的な役割を果たしている。そのうち、細菌はおおよそ 10^{10} ~ 10^{11} 個/mlの密度で存在し、ルーメン内消化の重要な部分を担っていることから、本稿では主にルーメンの細菌（ルーメン細菌）について述べるが、広義のルーメン機能を示す場合にはルーメン微生物を用いる。

ルーメン細菌は多種多様な細菌から構成さ

れ、代謝物質等の交換などで互いに影響しあうことでルーメン細菌叢を形成している。近年の分子生物学的分析では7,000種を超えるルーメン細菌と約1,500種類の古細菌（主にメタン菌）が存在すると推定され [2]、ルーメン細菌は門レベルで *Firmicutes*、*Bacteroidetes*、*Proteobacteria*、*Fibrobacteres*、*Actinobacteria*、*Sprochaetes* などに分類される [2, 6]。この門の下に多くの細菌種があり、それぞれが特徴的な生化学性状（個性）を持つことでルーメン細菌叢のメンバーとして生態的地位（ニッチ）を確保しつつルーメンで生活し、その総体としてルーメンが機能している [4]。

したがって、ルーメンが消化器官として機能するにはルーメンが発酵槽として機能するための十分な容積があり、その中に少なくともルーメンの機能を維持するための必要最低限の種類と量のルーメン細菌が存在しなくてはならない。ルーメン細菌は基質利用性から主にセルロース分解菌、デンプン分解菌、キシラン分解菌、ペクチン分解菌、メタン菌などに分けられ、これらは1週齢の子牛でも検出されることからルーメン細菌は生後の早い時期に母牛から子牛に伝搬されると考えられている [3]。子牛は生後2週間ぐらいから乾草（固形飼料）を食べ始めるが、これはルーメン細菌の基質の供給によるルーメン細菌のルーメン内への定着とルーメン細菌叢成立のための準備と考えられる。しかし、この時期のルーメンはまだ小さく、発酵槽として機能するのに十分な容量は確保できおらず、たとえ乾草を消化したにせよ子牛の栄養にはほとんど貢献していないと見られる。その後ルーメンは急速に発達し、生後2.5~3ヶ月齢では

第一胃から第4胃までの容量のおよそ70%を占めるまでになる。この時期にはルーメン細菌叢はルーメン発酵を維持するのに必要な種類と量に達し、ルーメンは発酵槽として子牛に十分な栄養を供給できる規模と機能をもつようになり、子牛は離乳期を迎えることになる [3]。その後も発育に伴いルーメンもその容量を増やし、牛に十分な栄養を与えるための器官として働くようになる。

[ルーメン細菌叢の構成]

上述したようにルーメン細菌は多くの種に分類され、それぞれの菌種あるいは菌株は特有の生化学性状や特徴を有することでルーメン細菌叢の一員として存在している。ルーメンの主要な機能である飼料の分解から考えると、植物の構成成分を分解する細菌がルーメン機能にとって重要である。この観点から、ルーメン細菌はセルロース分解菌、ヘミセルロース分解菌、キシラン分解菌、ペクチン分解菌などに分類され、さらにルーメン内代謝産物の利用性によりメタン菌、硫酸還元菌、乳酸利用菌などにも分類されている。これらの分類は個々の菌種の生化学性状の一部であることから、ある菌種はセルロース分解菌でもあり、かつキシラン分解菌である場合もある。また、ルーメン内での生活様式により固形性飼料固着菌群、液相部に浮遊している遊離型菌群、ルーメン上皮固着菌群、プロトゾア体表固着菌群に分けられる。固形性飼料固着菌群はルーメン細菌の半分以上を占め、固形基質であるセルロースやデンプンを分解する菌群であることからルーメン内での飼料分解で重要な役割を果たしている [4]。

このようにルーメン細菌はさまざまに分類されるが、ルーメン細菌により形成されるルーメン細菌叢はルーメンへ毎日投入される飼料を分解してその発酵産物である短鎖脂肪酸 (short chain fatty acids, SCFAs) をエネルギー源として、増殖した菌体をタンパク質源として宿主である牛に供給している。この飼料成分の発酵産物への変換は連続的であり、かつ発酵産物は連続的にルーメン壁から吸収あるいは第四胃以下に流出することから、ルーメンは解放型の連続発酵槽と見ることができる。

[正常なルーメン発酵]

牛に給与する飼料の質と量は、短期的には同じ飼料を使うことがあるが、中長期的には同じ飼料を用意することは困難であり、また摂取量も個体あるいは体調によっても異なることから、日々変化していると考えられる。給与された飼料は口腔での機械的・化学的な消化の後、ルーメンへ投入される。投入された飼料はルーメン細菌にとってのエサであることから、エサの質と量に応じてルーメン細菌叢はその構成メンバーに変化が生じる。粗飼料が多いときはセルロース分解菌やヘミセルロース分解菌が増える。濃厚飼料多給の場合にはその主要成分であるデンプンを分解するデンプン分解菌が増える。この飼料の変化に伴うルーメン細菌叢の変化はその発酵産物の質と量にも変化を生じる。SCFAsのルーメン内での構成割合は、一般的に粗飼料多給の場合には酢酸が多く、濃厚飼料多給の場合にはプロピオン酸が多い。また、投入される飼料に量が多ければ発酵産物であるSCFAsや微生物体が多くなり、それらは牛に消化・吸収されて牛の生産に利用される。「ルーメン微生物叢が十分なSCFAsや微生物体を間断なく牛に供給すること」が反すう家畜生産においてルーメン微生物叢に求められる能力である。この能力を維持するためにはある一定の範囲内の飼料の質と量の変化に対応することが求められ、その条件下でルーメンの恒常性は維持されなくてはならない。正常なルーメン発酵が維持されている場合、この恒常性 (正常なルーメン機能) は維持されているとみることができる。

反すう家畜の体内に存在するルーメンはルーメン微生物と飼料だけで発酵を調整しているわけではなく、ルーメン運動によるルーメン内容物の攪拌、反すうによる食渣の機械的消化、唾液によるpH緩衝能の付与、体温調節機能による発酵温度の管理、ルーメン壁からの尿素の供給、発酵産物のルーメンからの除去など、宿主の生理機能と密接に連動しながらその機能が保たれていることから、ルーメン機能は宿主である反すう家畜の健康状態にも影響されていると見られる。

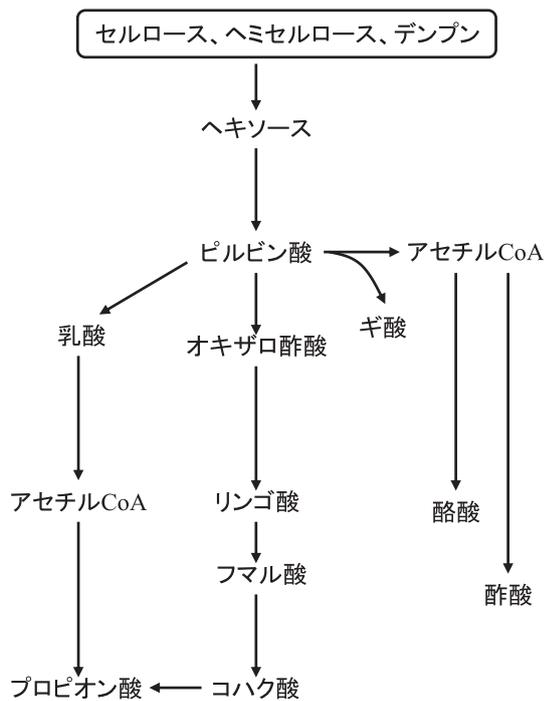


図1 ルーメン発酵の主要代謝経路（炭水化物）

[ルーメン発酵の制御]

ルーメンの機能を適正に維持することによりウシはその生産物を供給している。前述したように、ルーメンは「ある一定の範囲内の飼料の質と量の変化に対応すること」で正常なルーメン機能を維持している。多く場合、同じ飼料を同じ量だけ与えてもウシの能力（例えば乳量）には差が見られ、これはウシの遺伝的能力や飼養管理とともにルーメン発酵の状態も影響を与えていると考えられる。ルーメン発酵の個体差は様々な飼養試験においても観察されることから、個々のルーメンはその個体に特徴的なルーメン発酵のパターンを持つと推察されている。加えて、ルーメン発酵の主体であるルーメン細菌叢の構成メンバーも個体差が見られる。この細菌叢の個体差は腸内細菌叢で一般に認められる現象であることから、腸内細菌叢は食餌（飼料）以外の要因（生活習慣、免疫等）によって影響を受けていると考えられる [1]。これらのことからルーメン細菌叢を構成する細菌の多様性は各個体で異なっており、かつ個々の細菌種の量も異なっていると推定される。

次に個体ごとのルーメン細菌叢の違いは実際にウシの生産性に違いを及ぼすかを考えてみたい。

ルーメン細菌叢が「ある一定の範囲内の飼料の質と量の変化に対応すること」ができたとすると「ある一定の範囲内の質と量の発酵生産物（SCFAs や微生物体）」をウシに提供していることになる。この一定の範囲の発酵生産物がウシの生産に利用されることから、個体差はあってもルーメン機能を保った状態でウシは生産を維持することができる。ウシ1頭当たりの生産を増大するには単純的にはルーメンに投入する飼料の質と量を上げることが考えられる。しかし、飼料の質と量を変化させた時、ルーメン細菌叢が対応できる「ある一定の範囲内の飼料の質と量」であるかが問題となる場合がある。例えば濃厚飼料多給にした場合、ウシAのルーメン機能は正常に保たれるが、ウシBのルーメンpHは低下し急性あるいは亜急性ルーメンアシドーシスを起こして、正常なルーメン機能が維持されないことがあるかも知れない。亜急性ルーメンアシドーシス（Subacute ruminal acidosis, SARA）の場合、臨床症状が現れないがルーメン機能は低下しており、これに伴う乾物摂取量（DMI）の低下、ルーメンパラケラトシスなどにより生産性の低下が起きていると推定される [5]。ウシAとウシBの「飼料の質と量」に対するルーメン細菌叢（微生物叢）の反応の違いが、ルーメン機能が正常に維持できるか、不調となるかの原因と見られる。この原因については不明な点が多いが、その他の可能性を排除しないことを前提にあえて推論すると、ウシAはウシBよりも1) ルーメンの容量が大きい、2) デンプンの分解速度が遅い、3) 乳酸利用菌の密度が高い、4) 乳酸利用菌の活性が高い、5) ルーメンプロトゾアの密度が高い、6) ルーメン壁からのSCFAsや乳酸の吸収速度が早い、7) ルーメン内容物の希釈率が高い、などが考えられる。

これらのことを考えると「比較的広い範囲内の飼料の質と量」に対応できるルーメン微生物叢をもつウシがルーメン機能の維持に有利であると考えられる。この「比較的広い範囲内の飼料の質と量」に対応できるルーメン微生物叢を育てるにはどのようにしたらよいのか、ルーメ

ン微生物叢を人為的に制御するにはどのような方法があるのか、各個体のルーメン微生物叢の特性を知るにはどのような方法があるのか、各個体のルーメン微生物叢に応じた飼養管理はどのようにすればよいのか、考えるべき課題は多い。

[ルーメン微生物研究の展望]

ルーメンをひとつの器官として捉えたとき、そこには約 7000 種類の細胞（細菌種）が生きており（単一のルーメンが内包する細菌種はもっと少ないと見られるが）、各細菌種は特有の生化学性状を有することでルーメン発酵の一端を担っている。また、数の多い細菌種もいれば数が少ない細菌種もいる。数が少なくとも重要な働きをしている細菌種も存在しているに違いない。したがって、ルーメン細菌の個々の性格を理解した上でその相互作用を解き明かすことがルーメンの機能を理解し、よりよく利用するためには必要な道筋に思える。近年、分子生物学的手法の進展により多量の遺伝子情報が容易に取得できるようになり、ルーメン微生物叢でも個別のルーメンの微生物叢の遺伝情報を包括的に得る技法であるメタゲノム解析が行われるようになってきた。この手法で得られる情報量は膨大でこれに対応した遺伝情報の処理システムの開発も進み、ルーメン微生物叢の新たな知見が得られつつある。一方、膨大な unknown 遺伝子（同定不能な遺伝子）も蓄積されている。培養可能なルーメン細菌は全体の約 10% 程度と見積もられているが、培養可能菌株についてはそのゲノム解析も進められ、得られたゲノム情報はメタゲノム解析のリファレンス配列として利用され、unknown 遺伝子を減らすために

使われている。つまり、培養可能な細菌種を増やさなくては膨大なメタゲノム情報を有効に活用できない。この問題を解決するためのルーメン細菌の培養技法の改良も進みつつある [6]。ルーメン微生物に関する研究はいかにルーメン機能を維持あるいは高めるかを目的に飼料分解機構の解明、ルーメン微生物叢の包括的解析を展開するとともに、ウシの生産性低下に結びつくルーメン機能の低下を起こす原因についても調べていく必要があるだろう。

[引用文献]

1. 服部正平, 林哲也, 黒川顕, 伊藤武彦, 桑原知巳. 2007. ヒト腸内細菌叢のゲノムシーケンス. 腸内細菌学雑誌. 21: 187-197.
2. McSweeney C. and Mackie R. 2012. Microorganisms and ruminant digestion: state of knowledge, trends and future prospects. Background study paper No. 61. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
3. Minato, H., Otsuka, M., Shirasaka, S., Itabashi, H. and Mitsumori, M. 1992. Colonization of microorganisms in the rumen of young calves. J. Gen. Appl. Microbiol. 38: 447-456.
4. 三森眞琴, 湊 一. 2004. ルーメン細菌の種類. 新ルーメンの世界 (板橋久雄編). 農山漁村文化協会, 東京. pp.43-86.
5. 三森眞琴. 2012. 亜急性ルーメンアシドーシスにおけるルーメン微生物の動態. 日獣会誌. 65: 503-510.
6. Nyonyo, T., Shinkai, T., Tajima, A. and Mitsumori M. Effect of media composition, including gelling agents, on isolation of previously uncultured rumen bacteria. Lett. Appl. Microbiol. 56: 63-70.

Rumen microorganisms supporting rumen function

Makoto Mitsumori

NARO Institute of Livestock and Grassland Science
(Tsukuba, Ibaraki, 305-0901 Japan)