牧草の再生と炭水化物代謝

美濃 羊輔 Yôsuke MINO

帯広畜産大学環境植物学研究室

古来、牧草は畜産との関連で重要な植物であったが、“牧草とは何ぞや”ということになると、意外にその定義が難しい。かつては自然草原の利用の上に牧畜が成り立っていたが、近年飼料作物の栽培に基づく家畜の飼養が主流となり、対象となる植物の種類も時代とともに変遷してきたからである。本稿では、人工草地で栽培され、人間に畜産物を供給する家畜の餌となる植物を牧草として取り扱うことにする。牧草として基本的な生命活動を支える代謝系に他の植物と何ら変わりのあろうはずはない。しかし、牧草は放牧用であれ採草用であれ、家畜の餌となりうる植物という点において、他の植物と異なるいくつかの特性を持つ。ことに家畜による採食や人為的な刈り取り後の再生力の強さは、重要な特性の一つである。よく草地（芝生なども含めて）では雑草を防除するのに掃除刈を行なうが、これは牧草のこの特性を利用した1例といえよう。そこで、ここでは再生と炭水化物代謝との関連に焦点を合わせて牧草を考えてみたい。

に属する牧草を貯蔵炭水化物の組成および地理的分布から類別すると次のようになる（表）。

すべてのマメ科牧草は、根に貯蔵炭水化物として、主としてデンプンを貯蔵するが、一方イネ科牧草は主としてフラクトサンを貯蔵するものと、主としてデンプンを貯蔵するものがあり、前者は寒地型（北方型）、後者は暖地型（南方型）に属している。さらに小島⁽¹⁾は、フラクトサンを貯蔵するイネ科牧草の中でも、族（tribe）レベルでの分類学的な位置と炭水化物組成との間に明確な対応が見られると報告している。フラクトサンは β -2, 1-結合のD-フラクトース残基からなるイヌリン、 β -2, 6-結合のレバン（フレインともいう）および双方の結合を含む分岐型とに大別されるが、いずれも末端に1分子のグルコースが結合している。イヌリン型のはムギ類の穂に、分岐型のはコムギの胚乳やシバムギ（*Agropyron repens*）の地下茎に存在しているが、寒地型イネ科牧草の貯蔵器官に含まれているものはほとんど

牧草の分類と貯蔵炭水化物

牧草は、大きくはマメ科（Leguminea）とイネ科（Graminea）に分けられる。マメ科牧草はすべてエンドウ亜科（Papilionatae）に属するが、イネ科牧草はさらにウシノケグサ亜科（Festucoidea）、キビ亜科（Panicoidea）、スズメガヤ亜科（Eragrostoidae）、タケ亜科（Bambusoidea）の4つに分けられる。これらの亜科

貯蔵炭水化物による牧草の類別*

牧草の分類	主 な 草 種	主な貯蔵炭水化物	地理的分布
Graminea			
Festucoidea	メドウフェスク、ケンタッキーブルーグラス、オーチャードグラス、チモシー、イタリアンライグラス、コムギ	フラクトサン	寒地型
Panicoidea	バヒアグラス、トウモロコシ	デンプン	暖地型
Agrostoidae	ウィーピンググラス、バミューダグラス	デンプン	〃
Bambusoidea	ミズイネ、オカボ	デンプンまたはショ糖	〃
Leguminea			
Papilionatae	アカクロローバ、アルファルファ	デンプン	

* 詳細については小島の総説⁽¹⁾を参照していただきたい。

どがレバン型である。デンプンが水不溶性であるのに対し、フラクトサンは水溶性の多糖類である。寒地型のイネ科牧草にのみフラクトサンが蓄積することから、耐寒性との関連を主張している人もいるが、確たる証拠はない。イネ科牧草のフラクトサンは秋頃から初冬にかけて重合度を増すといわれている。ヤツデのように冬期にデンプンを分解し、浸透圧を高めるものもあるが、他の植物においては脂質の質的転換や $S-S \rightleftharpoons SH$ 転換などがむしろ耐凍性と関連しているという報告もあり、この多糖類の蓄積は耐凍性との関わりよりも、むしろ翌春の萌芽再生のための貯蔵物質としての意味が大きいのではないと思われる。

マメ科牧草の刈り取りと再生

牧草は利用面から、放牧型、採草型および兼用型に分けられる。採草型の場合には、定期的な刈り取りにより地上部の大部分が剪除されるが、放牧型の場合には放牧圧、放牧期間、家畜の種類などによりかなり事情が異なる。一般に、マメ科牧草の再生力は短年生のものでは出蕾期頃までは強いが、それ以降は急激に衰え、永年生のものでは成熟期に一時減少するが、再び完熟期に入ると回復するといわれている。この差異は、根や株に含まれる貯蔵養分含量と再生分げつの発生機構によるものと考えられている。イネ科牧草においても、このことは同様である。

以下、採草用に栽培された短年生のアカクローブ (*Trifolium pratense*) と永年生のアルファルファ (ルーサ

ンともいう) (*Medicago sativa*) について考えてみよう。図1に示したように、2年目のアカクローブを6月下旬に刈り取ると(1番刈り)、根中のデンプンが減少するが、ほぼ2週間後には増加し始め、8月下旬に2番刈りを行なうと、1番刈りほどではないが同様の経過を迎える。ところが、刈り取り処理を行なわない根中のデンプン含量(11月中旬)は、処理を行なったものに比べてかなり低くなっている⁽²⁾。この相違は、刈り取りによって再生してくる新葉と、刈り取られずに残存する古い葉との光合成能力の差異によるものではないかと考えている。

採種用に栽培されたアカクローブ(種子形成前に刈り取りが行なわれない)は持続年限が短く、翌春萌芽再生してくる個体株数は20~30% ぐらいしかないといわれている。また、筆者らの実験により、このように完熟期を過ぎたアカクローブを刈り取っても、デンプン分解に関与する酵素類の活性がほとんど高まらないことが確かめられた。したがって、アカクローブに永続性をもたせるためには、むしろ適切な刈り取り処理を行なうほうがよいことになる。一方、アルファルファについては、播種後1~2年は刈り取りを施さないほうが永続性が高まることを見いだされた(天北農試、未発表)。Hough⁽³⁾は、あらかじめアルファルファに¹⁴Cを与え、刈り取り後におけるその動態を調べ、かなりの¹⁴Cが根から生長部位へと送りだされることを証明した。この事実はまだ、他のマメ科牧草についても同様であることが認められている。したがって、根中のデンプンを含む炭水化物がかなり再生過程で利用されるものと考えられるが、その機構は明らかにされていない。

筆者らは、代表的なマメ科牧草種を用いて、刈り取り後の再生過程におけるデンプンの代謝に関与する酵素類の動態を調べている際に、奇妙な事実に遭遇した。アルファルファの根から得た酵素による可溶性デンプンの分解能はきわめて強く、*in vivo* でもこの反応が起こるとすれば、根中のデンプンは1日たらずで消失することになり、再生どころではない。しかし、このことは中村⁽⁴⁾が、「アミラーゼやホスホリラーゼの作用の研究は、ふつうデンプン糊を基質としており、それが頭の中にあるため、植物ではデンプンが不溶性の形で貯蔵されていることを忘れてしまっているように見える」と述べているように、従来の方法を無批判に踏襲した失敗例といえよう。ま

図1 2年目のアカクローブの根におけるデンプン含量の推移

た、中村は、発芽オオムギ種子から得た α -および β -アミラーゼをデンプン粒（末発芽オオムギ種子から分離したもの）に作用させ、 α -アミラーゼは単独でデンプン粒を分解するが、 β -アミラーゼ単独では分解しえないことを実証し、さらに β -アミラーゼは α -アミラーゼとの共存においてのみデンプン粒の可溶化を促進することなどを明らかにした。筆者らの実験では、アカクロウバ、アルファルファともに根中にはホスホリラーゼは検出されなかったが、高い β -アミラーゼ活性（70℃、3分、および 0.1 mM の HgCl_2 で失活する活性）とわずかな α -アミラーゼ（ β -limit dextrin を基質として）と枝切り酵素（プルランを基質として）（debranching enzyme : R-酵素）の存在が認められた。植物によって差異があるものとも考えられるが、デンプン粒自体の分解に関与する酵素の動態を明らかにしない限り、再生現象の解明は困難であろう。

以上述べたように、生化学的な面からの再生過程の研究はやっと緒についたばかりである。したがって、今後種々の草種につき、刈り取りに対する根の反応を生育段階（栄養生長期、開花期、種子形成期など）別に明らかにしていくことが、1年生と永年生の差異や永続性の解明に、ひいては生産性向上への手掛かりを与えることになるであろう。

イネ科牧草の刈り取りと再生

イネ科牧草については、寒地型、暖地型を問わず、貯蔵養分の動態を土壤中水分含量や肥料、日照量、温度などの環境要因、あるいは刈り取りの高さ、頻度および時期などの人為的な要因との関連で調べた報告はかなりある。しかし、それらの機構についてはほとんど明らかにされていない。そこで、筆者らの行なった実験結果を紹介しよう。

チモシー (*Phleum pratense*) には地下部に球茎 (harpocorm) があり、刈り取りを行なうと、その部分にある原基から新しい苗条 (shoot) が出現して1個体となり、その個体の茎基部に新しい球茎が形成される。再び刈り取ると新しい球茎から苗条が出現する。したがって、球茎の数を調べれば刈り取り回数がわかる。6月下旬頃にチモシーを地上から約 8~10 cm の高さで刈り取ると、球茎および残存する茎部中の炭水化物が活発に分解され、新しい苗条の発生、呼吸エネルギー、種々の物質の合成な

図2 刈り取り後におけるチモシー球茎中の SHA および FHA の消長
○—○ SHA, ●—● FHA

どに利用される。図2に示したように、刈り取り後ショ糖加水分解活性 (sucrose hydrolyzing activity : SHA) が一旦増加した後減少し、再び増加し始めるが、フラクトサン加水分解活性 (fructosan hydrolyzing activity : FHA) は SHA の第1ピーク時よりも遅れて増加していく。一方、球茎中のショ糖濃度は SHA の第1ピーク時にかなり減少するが、その後増加し、フラクトサンは FHA の増加につれて徐々に減少し、その活性の最大時にはほぼ消失する。また、その間に、フラクトースは増加し続ける。このことは、*in vitro* におけるこれら酵素活性の変動が、*in vivo* にも対応することを示唆している。

図3 刈り取り高さのチモシー球茎中 SHA の消長に及ぼす影響

SHA の第2ピークの出現機構については不明であるが、フラクトサンの分解により生ずるショ糖あるいは低分子のグルコース・(フラクトース)_n の増加に起因するものと推定している。いずれにしても、ショ糖の利用、それに引き続くフラクトサンの利用というリレーシステムが存在するようである。

刈り取り高さを変えて同様の実験を行なったところ、刈り取り高さが低いほど SHA (2つのピークとも) の出現時期が早まり、活性も高まる。20 cm の高さで刈り取ると、明確なピークの出現がほとんど認められなくなる (図3)。FHA についても同様で、刈り取り高さが低くなるにつれて、活性の高まりが増大する。従来、経験的に 8~10 cm くらいの刈り取り高さが適切であるといわれてきたが、以上述べたところから、それより高い場合には糖類の分解が不充分であり、また低い場合には分解されすぎて、再生が悪くなることが明らかである。このことは、炭水化物代謝と再生力との間に密接な関連があることを示唆するものであろう。

図2の結果から、FHA のピークと SHA の第2ピークとが一致するので、当初は同一の酵素ではないかと推定していたが、刈り取り高さを変えた実験結果から、それらは互いに異なる (0 と 20 cm の場合ピークが一致しない) ものであることが明らかとなった。DEAE-Sephadex A-50 カラムでの分画により、SHA は5つの、FHA は2つの画分に分かれた。いずれの画分の SHA も β -fructofuranosidase に由来し、総 SHA とほぼ同じ変動をする2峰性のものと、遅れて活性が高まる1峰性の2群の存在が認められる。しかし、刈り取り後におけるチモシーの再生過程で、これらの画分に存在する酵素がどのような機構により誘導 (合成または活性化) されるのか、またそれらの分業的な役割については何も明らかにされていない。球茎の切片を水中に入れると、SHA は高まらないが、FHA は急激に高まる。このことから、SHA と FHA の誘導機構が異なることが予想されるが、今後の研究に待ちたい。

Edelman と Jefford⁽⁵⁾ は、キクイモ (*Helianthus tuberosus*) を用いて、イヌリンの合成と分解は光合成器官と貯蔵器官の間におけるショ糖の濃度差と密接な関係があることを明らかにした。筆者らは、チモシーを暗黒下におき、光合成を停止させた状態で、前記同様球茎中の酵素活性の変動を追跡したところ、SHA がかなり

図4 刈り取り後におけるオーチャードグラスのSHAの消長

遅れてわずかに増加したが (約2倍)、FHA にはほとんど変化が認められなかった。さらに実験を継続すれば、FHA も増加したのではないかと推察している。このことから、光合成産物の球茎への供給停止がショ糖分解酵素の誘導に何らかの役割を果たしているものと考えられるが、刈り取り後の活性の増加が、暗黒下におけるそれをはるかに上回っていることから、切断による刺激の関与もかなり大きいものと推定される。茎の切断面にアブシジン酸を塗布すると、対照区に比べて、SHA および FHA の出現がかなり抑制され、またジベレリンを塗布すると促進されることなどから、ホルモン様物質の関与も考えられるが、推論の域をでていない。目下、球茎自体をスライスにして放置した後、SHA および FHA を持つ酵素の誘導を促進する物質を検索している。

次にオーチャードグラス (*Dactylis glomerata*) を用いた実験結果について述べよう。図4に示したように、刈り取り後 SHA は最初の2~3日の間わずかに (チモシーに比べて) 増加するが、その後は刈り取り前の状態に戻り、以降あまり大きな変化を示さない。また、FHA はいずれの時期にも検出されない。チモシーは刈り取りにより光合成器官が剪除されるが、オーチャードグラスは刈り取った後に残る部分 (刈株: stubble) 自体の大半が光合成器官であり、そのものが再生する。したがって、前者は刈り取り後直ちに従属栄養生長期に入り、かなりの時間的経過後 (約2週間)、はじめて独立栄養生長期へと移行し、その間に貯蔵物質の大半を消費するが、後者は刈り取り後も独立栄養生長が可能のため、あまり貯蔵物質を利用しないで済むことになる。上述のように、刈り取り後オーチャードグラスにおいては SHA は高まるが、FHA が出現しないのは、チモシーのようにショ糖-フラクトサンというリレーシステムの利用を必要とせず、ショ糖のみの利用で再生が可能となるためである。

う。したがって、オーチャードグラスの貯蔵炭水化物は、むしろ冬期間の呼吸エネルギーや翌春の再生のためのものではないかと考えている。これを実証するには、春先の再生状態にあるものや、刈り取り後暗黒下において再生させたオーチャードグラスを調べる必要があると思われる。以上のことから、両草種の再生の差異を生育型の差異として捉えることができそうである。

また、イネ科牧草には、ケンタッキーブルーグラス (*Poa pratensis*) やスムースブロムグラス (*Bromus inermis*) のように、地下茎 (rhizome) に炭水化物を貯えているものもある。しかし、これらの草種の再生過程における生化学的研究は皆無に近い。刈り取り後地下茎に存在する炭水化物がかなり消費されるという報告があり、チモシーのように球茎と茎下部の貯蔵炭水化物にのみ依存するものよりは、地下茎を有するもののほうが再生力において勝るものと考えられるが、詳細については今後の研究に待ちたい。現在、北海道においてシバムギ (地下茎を有する) が畑地および草地の重要な雑草となっており、その防除に苦慮している。このこともまた、生育型の差異の反映ではないかと考えている。したがって、イネ科牧草の刈り取り後における再生の型を、貯蔵炭水化物の利用形態の差異により、独立栄養生長型 (光合成器官の残存するもの) と従属栄養生長型 (光合成器官の剪除されるもの) とに区分し、さらに地下茎の有無により上記2型を細区分することが可能であるかもしれない。今後、種々の型の牧草を用いてこのことを実証したいと考えている。

筆者らは、オーチャードグラスとチモシーの混播区について、刈り取りがそれぞれの個体密度にどのような影響を与えるかを調べた。図5に示したように、わずか1回の刈り取り処理でチモシーは消失するが、オーチャードグラスの密度には大きな変化が認められない。チモン

図5 チモシーおよびオーチャードグラス混播区 (2年目)の個体密度に及ぼす刈り取りの影響
↓刈取, ●—● チモシー, ○—○ オーチャードグラス, ×—× 全個体数/m², C: 無刈取区

ー単播の場合には2回刈りをしても消失することはない。このことは、チモシーの再生がオーチャードグラスよりも遅れて起こるために、チモシーが不利な受光状態におかれ、その結果貯蔵炭水化物の蓄積が悪くなることに起因するものと考えられる。事実、4回刈 (混播区) を行なったチモシーには球茎の形成すら認められなかった。これらの現象も前記の生育型の差異によって説明しうるものと考えている。

また、高頻度で採食される放牧型の牧草の大半が独立栄養生長型に属することは興味のある問題である。最終的には光合成産物、呼吸エネルギーによる消費、物質の転流、物質の合成などの量的バランスによって再生の差異が明らかにされるものと思うが、生育型との関連においてこれらの現象を解析していくことは、マメ科、イネ科牧草をも含めた混播草地のあり方、刈り取りの高さ、頻度および適期、放牧圧と再生力、多年生の維持など、今後の草地の維持管理体系の確立にささやかなりとも貢献するものと信じている。

*

以上、牧草の再生と炭水化物代謝の関連について羅列的に述べてきたが、これらの研究はその緒についたばかりであり、また文献にも乏しく、解明すべき問題が多く残されている。布教に来日したザビエルの肉食を当時は野蛮視したそうであるが、今日の我々の食卓を見るに、まさに隔世の感がある。四つ足を思ひ食習慣は明治以前は根強いものであった。日本人の食生活が急激に欧米化したのは、つい30年ほど前のいわゆる戦後のことである。日本人が米を主食とする限り、水稻研究の必要性は当然としても、今後動物性タンパクを必須とする以上、他国にばかり依存するわけにもいくまい。草を食む牛の群は北海道を象徴する風景であろう。飼料作物を自給してこそ、世情に揺れ動く畜産農家も安定しようというものである。本稿を通して、畜産物の自給体制確立の基盤となる緑の牧場に一人でも多くの方が思いを馳せてくれるなら、筆者としては望外の喜びである。

長年にわたり御指導を賜った村上馨先生に、本年の退官を記念して本稿を捧げる。また、稿を草するにあたり、貴重な助言をいただいた酒井隆太郎教授ならびに嶋田徹博士に感謝の意を表する。

参考文献

本文に記載した著者との協同研究は次の報告に発表されている。

Y. Mino & K. Maeda : *J. Japan. Grassl. Sci.*, 20, 6 (1974).

Y. Mino & K. Maeda : *ibid.*, 22, 1 (1976).

Y. Mino, A. Ohmagari & A. Shimada : *ibid.*, 22, 175 (1976).

中野長三郎, 美濃羊輔 : 北草研報, 11, 88 (1977).

Y. Mino & Y. Satake : *Res. Bull. Obihiro Univ.*, 10, 911 (1978).

Y. Mino, A. Shimada & S. Yamamoto : *J. Japan. Grassl. Sci.*, 24, 34 (1978).

S. Yamamoto, H. Katsuramoto & Y. Mino : *ibid.*, 24, 142 (1978).

山本紳朗, 美濃羊輔 : 北草研報, 12, 58 (1978).

Y. Mino & S. Kani : *J. Japan. Grassl. Sci.*, 12, in press (1979).

Y. Mino & T. Sato : *ibid.*, 25, in press (1979).

引用文献

1) 小島邦彦 : 化学と生物, 13, 182 (1975).

2) 新谷扶美子 : 修士論文, 帯広畜産大学, 1977.

3) D. J. Hough : M. Sc. Thesis, Univ. of Guelph, 1970.

4) 中村道徳 : 化学と生物, 16, 626 (1978).

5) J. Edelman & T. G. Jefford : *New Phytol.*, 67, 517 (1968).

牧草の炭水化物に関する成書

R. W. Sheard : 'Organic Reserves and Plant Regrowth', in "Chemistry and Biochemistry of Herbage", Vol. 2, ed. by G. W. Buttlar and R. W. Bailey, Academic Press, 1973, p. 354.

F. L. Milthorpe & J. L. Davidson : 'Physiological Aspects of Regrowth Following Defoliation', in "The Growth of Cereals and Grasses", ed. by F. L. Milthorpe and J. D. Ivins, Butterworths, 1966, p. 241.

プロフィール

並木 満夫 (Mitsuo Namiki) Vol. 11, No. 12, p. 824 参照

藤田 忠義 (Tadayoshi Fujita) 昭和9年7月21日生<略歴>昭和33年京都大学農学部農芸化学科卒業/同年農林省食糧研究所勤務/38年通商産業省化学工業局/45年ジェトロ, パンコック・センター/49年農林省国際部/52年同食品流通局消費経済課, 現在にいたる<研究テーマと抱負>JAS 制度を通じての消費者行政

藤野 政彦 (Masahiko Fujino) 昭和6年11月7日生<略歴>昭和30年北海道大学水産学部化学科卒業/33年同大学大学院修士課程修了/同年武田薬品工業(株)研究所入所, 中央研究所, 医薬研究所主任研究員を経て, 現在化学研究所特別研究員, 理博. この間, 39~40年大阪大学蛋白質研究所, 40~41年テキサス大学 M. D. Anderson ガン研究所博士研究

員, 49年ハーバード大学医学部 Human Reproduction 研究所客員研究員<研究テーマと抱負>ペプチドの有機合成法および生理活性ペプチドの構造-活性相関. ペプチドの化学構造と生理活性との相関関係の理解の上に立って安全有効な薬剤を開発すること

丸山 工作 (Kosak Maruyama) 昭和5年6月16日生<略歴>昭和28年東京大学理学部動物学科卒業/以後, 同大学教養学部生物学教室, 同大学理学部生物化学科, 京都大学理学部生物物理学科を経て, 1977年千葉大学理学部生物学科教授, 現在にいたる<研究テーマと抱負>筋肉の構造蛋白質, とくに弾性蛋白質や微量調節蛋白質ならびに細胞のアクチンの重合調節蛋白質の研究<趣味>生化学の歴史, とくに研究者の個人個人の役割. いくつか調べていることをまとめたいと願っている

水落 勁美 (Tsuyomi Mizuochi) 昭和8年11月12日生<略歴>昭和31年名古屋大学理学部生物学科卒業/39年東北大学大学院農学研究科博士課程修了/同年農林省農業技術研究所入所/51年農林省北海道農業試験場, 現在にいたる. 農博<研究テーマと抱負>低収性作物の多収化<趣味>ザル蕎

美濃 羊輔 (Yôsuke Mino) 昭和12年2月17日生<略歴>昭和40年東京大学大学院生物系研究科博士課程修了(植物学専攻)/同年帯広畜産大学講師/46年同助教授, 現在にいたる. 理博<研究テーマと抱負>牧草の再生機構, 家畜フン尿の微生物発酵, 生理活性物質など<趣味>囲碁, テニス

山村 庄亮 (Shosuke Yamamura) Vol. 14, No. 6, p. 377 参照