HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ウサギ類における硬糞食とその生態学的意味
Author(s)	平川, 浩文
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第5084号
Issue Date	1996-12-25
DOI	https://doi.org/10.11501/3119596
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51398
Type	doctoral thesis
File Information	000000304786.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

ウサギ類における硬糞食とその生態学的意味

平川浩文

①

ウサギ類における硬糞食とその生態学的意味

平　川　　浩　文

学位論文
ウサギ類における硬糞食とその生態学的意味

まえがき……1
謝辞……3

第１章　硬糞食の発見……4
　第１節　飼育下のニホンノウサギの採餌および糞食活動……4
　　１－１．１　はじめに……4
　　１－１．２　材料と方法……4
　　１－１．３　結果……5
　　１－１．４　考察……8
　第２節　野生ニホンノウサギにおける硬軟糞の形成と腸内通過……22
　　１－２．１　はじめに……22
　　１－２．２　材料と方法……22
　　１－２．３　結果……23
　　１－２．４　考察……24
　第３節　ユキウサギの硬糞食……29
　　１－３．１　はじめに……29
　　１－３．２　材料と方法……29
　　１－３．３　結果……29
　　１－３．４　考察……30
　第４節　硬糞食はウサギ類に一般的か……33
　　１－４．１　はじめに……33
　　１－４．２　他のウサギで硬糞食が行われている可能性……33
　　１－４．３　硬糞食が見落とされてきた可能性……34
　　１－４．４　予断の形成－歴史的経緯と硬軟糞形成のメカニズム……35
　　１－４．５　結論……37

第２章　硬糞食と食物粗片の腸内通過と再循環……39
　　２．１　はじめに……39
　　２．２　材料と方法……39
　　２．３　結果……41
　　２．４　考察……43

第３章　総合考察……52
　第１節　ウサギ類の糞食の全体像と硬糞食の意味……52
　　３－１．１　ウサギ類の採餌・糞食周期と食物の流れ……52
　　３－１．２　硬糞食の意義……54
　第２節　ウサギ類の糞食の特徴とその意味……57
　　３－２．１　ウサギ類以外の植物食哺乳類の糞食形態……57
　　３－２．２　糞食行動の多様性……61
　　３－２．３　ウサギはどうしてウサギになったのか……62
　　３－２．４　硬糞食とウサギ類……64

要約……66
Summary……70

引用文献……75

まえがき

本論文はウサギ類における硬糞食の発見を報告し、これに基づいてウサギ類の糞食活動の全体像を描き直し、その意味について考察するものである。

ウサギ類はナキウサギ類と共にウサギ目を構成する植物食の哺乳類である。これらはかつて齧歯目の亜目とされていたが、その後ウサギ目として独立し、最近の解析によると霊長類やツパイ類に比較的近いとされる (Graur *et al.*, 1996)。ナキウサギ類は1科1属で 14-19種を含み、ウサギ類とは形態的にも生態的にも明確に異なるグループを形成する (Corbet & Hill, 1986; Chapman & Flux, 1990)。一方、ウサギ類は1科11属で42-53種を含み、主に生活史の違いによって大きく*Lepus*属（英語名で言うhareとjackrabbit)とその他の10属（同rabbit）に分けられる (Chapman & Flux, 1990)。ウサギ科11属のうち8属は1属1種で、複数種を含むのは*Lepus*属（19 - 29種）、*Sylvilagus*属（12 - 13種）、*Pronolagus*属（3種）の3属に過ぎない。本論文で言うウサギ類は、特に断らない限り、ナキウサギ科Ochotonidaeを除くウサギ目、すなわちウサギ科Leporidaeに属する動物を指すこととする。

ウサギ類は南極大陸、南アメリカ南部、東南アジアの島嶼部を除いて、ほぼ全世界に分布する（ただし、ニュージーランドやオーストラリアは人為的導入による）。植物食の動物にはシカやウシに代表される大型の有蹄類からネズミに代表される小型の齧歯類まであるが、ウサギ類はこのちょうど中間に位置する。多くの生態系においてウサギ類だけが中型の植物食動物のニッチを占め、大型の猛禽類や肉食性哺乳類の餌として重要な存在であるとされる。

植物食の哺乳類は消化の難しい植物質の消化を微生物による発酵に頼っている。例えば、大型の有蹄類では胃の前方を発達させて大きな発酵槽とし、ウサギ類やネズミ類では盲腸を発達させて発酵槽の役割を果たしている。このため、前者は前胃発酵動物、後者は盲腸発酵動物と呼ばれる (Cheeke, 1987)。盲腸発酵動物においては糞食という独特の行動の発達が知られる。この行動は、自分の糞を肛門から直接口に受けて摂食するものであり、なかでも、ウサギ類の糞食は際だった特徴を持つ。ウサギ類は通常の糞（硬糞）とは形態の異なった糞（軟糞）を出し、これをすべて摂食する。

カイウサギが自分の糞を肛門から直接口に受けて摂食する行動（糞食行動）は、古くから多くの人々によって観察され（例えば、Drane 1895）、少なくとも19世紀末以来、多くの文献に記載されてきた (Olsen & Madsen, 1944)。しかし、この事実が科学

界で広く認知されたのは、Madsen (1939)と Taylor (1939)による Morot (1882)論文の再発見と追認による。これらの研究が明らかにしたのは、カイウサギが通常の糞（硬糞）とは異なる糞（軟糞）を出し、これをすべて肛門から直接口に受け噛まずに食べていることである。その後、軟糞は盲腸内容物に由来してビタミン類やタンパク質に富むことが明らかになる一方 (Eden, 1940b; Kulwich *et al.*, 1953; Huang *et al.*, 1954; Thacker & Brandt, 1955)、他の多くの野生のウサギ類の胃や結腸内でも軟糞が認められた (Southern, 1940; Hamilton, 1955; Watson & Taylor, 1955; Spencer, 1955; Geis, 1957; Lechleitner, 1957; Layne, 1958; Hewson, 1962)。 このことから、軟糞食はウサギ類で一般に認められる正常な行動であり、不可欠な消化過程の一つであるとの理解が成立した。

一方、硬糞は、結腸における分離機構の働きによって形成される。これは盲腸から結腸に送り込まれた食塊中の微細片を水分と共に盲腸の方へ選択的に戻す機構を指す（この働きが停止した時に軟糞が形成される）。この機構によって形成される硬糞は主に粗片から構成され水分が極めて少ない。結腸分離機構は発酵消化に有用な微細片を盲腸に長く留める一方で、発酵に不適な粗片を選択的に分離しすばやく排出する機構と理解され、硬糞は摂食されないものとこれまで考えられてきた (Björnhag, 1981; Cheeke, 1987)。しかし、本研究でウサギ類では硬糞も日常的に摂食されていることを明らかにしたので、以下本論文においてその詳細について報告する。

本論文は3章からなる。第1章では、ニホンノウサギ*Lepus brachyurus* における日常的な硬糞食の発見を報告し、ユキウサギ*L. timidus* でも同様の硬糞食が確認されたことを踏まえて、硬糞食がウサギ類の多くで一般的な行動である可能性を論ずる。第2章では、この発見を受けて、硬糞食による食物粗片の腸内通過と再循環の過程を明らかにし、従来のカイウサギを用いた栄養生理学的研究の問題点を論じる。第3章では、総合考察として、従来の知見に今回の発見を重ね合わせてウサギ類における糞食の全体像を描き直して、硬糞食の意味を明らかにすると共に、糞食を含む消化体制がウサギ類に対して持つ意味を考える。

なお、本論文で用いた哺乳類の和名については今泉 (1988)を参考にした。ただし、*L. brachyurus*の和名については、川道・山田 (1996)の提案に従い、ニホンノウサギとした。体重についてはSilva & Downing (1995)を参考にした。

謝辞

本論文は、北海道大学農学部農林生態学研究室阿部永教授のご指導のもとで作成した。また、応用分子昆虫学研究室飯塚敏彦教授・昆虫体系学研究室諏訪正明教授には論文をまとめるに当たり貴重な助言を頂いた。

本論文第2章の研究は、筑波大学生物学類4年生岡田あゆみ氏（当時）との共同で行った。この他、森林総合研究所森林生物部鳥獣管理研究室三浦慎悟博士、堀野眞一氏、奥村栄朗氏、鳥獣生態研究室松岡茂博士（当時）、東條一史氏、科学技術庁STAフェローシップとして同室在籍中の塩谷克典氏（当時）、同研究所北海道支所鳥獣研究室川路則友博士、斉藤隆博士には、仕事を進めるに当たり助言や御支援を頂いた。大阪市立大学理学生物学教室川道武男助教授・森林総合研究所関西支所鳥獣研究室山田文雄博士（当時）には一部の研究をまとめるに当たって貴重な助言を頂いた。岡山大学農学部動物栄養学教室坂口英助教授には重要な論文の紹介と解剖学用語に関して助言を頂いた。東洋大学大野正男教授と東京農業大学石島芳郎教授には重要な論文を紹介して頂いた。伊藤光夫氏にはウサギの狩猟個体を提供して頂いた。残留農薬研究所海老野耕一博士には多くの論文を紹介して頂いた。日本獣医畜産大学獣医学科4年生、矢野滋久氏（当時）には貴重な実験個体の提供を頂いた他、ウサギ個体の解剖に際してもお手伝い頂いた。

以上の方々に、深い感謝の意を表する。

第１章　硬糞食の発見

まえがきにおいて述べたように、これまでウサギ類の糞食と言う場合、盲腸内容物に由来する糞（軟糞あるいは盲腸糞）を摂食するものと考えられていた。しかし、ニホンノウサギの採餌や糞食の周期を調べる過程で、硬糞が日常的に摂食されていることが明らかとなってきた。本章では、第1節において硬糞食が最初に発見された飼育下のニホンノウサギの日周活動について報告し、第2節で硬糞食の可能性を野外のニホンノウサギの捕殺個体を解剖して検討し、第3節で北海道のユキウサギにおいても硬糞食が行われていることを報告する (Hirakawa, 1994; 1995; 印刷中）。最後に第4節で、以上の結果と過去の文献に基づいて、ウサギ類の多くで同様の硬糞食が行われていることを論証する。

第１節　飼育下のニホンノウサギの採餌および糞食活動

１－１．１　はじめに

ウサギ類は一般に昼間休息し夜間活動するとされ、その日周活動については多くの報告がある (Lord, 1961; 1964; Mech *et al.*, 1966; Lemnell & Lindlöf, 1981; Holley & Greenwood, 1984; Wallage-Drees, 1989)。しかし、そのほとんどは野外で個体の目撃頻度や飼育下での個体の動きから一般的な活動状態を示したものであり、採餌活動の詳細を具体的に示した例はない。

ウサギ類はまた通常の糞（硬糞）とは異なる糞（軟糞）を出し、これを摂食する（糞食する）ことが知られてきた。しかし、糞食行動の周期については、時刻別に得た捕殺個体の消化管内の軟糞分布から推測されているに過ぎず、行動面から調べた例はこれまで報告されていない。この章では、飼育下のニホンノウサギの採餌・糞食の周期について調査した結果を報告する。

１－１．２　材料と方法

採餌周期については、小型コンピュータに接続した電子天秤を用いて、摂食に伴う餌箱重量の変化を継続的に記録することによって調査した。この装置は、数秒毎に秤量値をモニターし、値が変化して新たに安定するたびに、その時刻と秤量値を記録す

るもので、摂食の過程を数日にわたって連続して把握できる。調査は1.8 m x 3.6 m の網室において飼育中の6歳のオス（飼育下出生）を対象とし、連続5日間、1988年5月から翌年の4月までほぼ2ヶ月おきに行った。

採餌および排糞活動は 80 cm x 80 cm x 80 cm のケージで飼育中の5歳のメス（茨城産幼獣期に捕獲）について観察した。上と同様に小型コンピュータに接続した2台の電子天秤を用いて、摂食に伴う餌箱重量の減少とケージから落ちて溜まる糞重量の増加を記録することにより採餌と排糞の過程がわかる。

日中休息時の活動は、27 m x 14 m の柵囲いの中で放飼中の1歳のオス（神奈川県産幼獣期に捕獲）について観察した。この個体は観察の2ヶ月前にこの囲いに放され、観察開始までに一定の休息場(ウサギ類の休息場を特にformと呼ぶ）で毎日休息するようになった。この休息場を夜明けから日暮れまでビデオカメラで撮影記録した。こうして日中休息時の全行動が記録され解析された。記録は1992年の8月12日から9月5日まで、計10日間行った。

夜間活動の観察は、よく人に慣れた6歳のメス（茨城県産幼獣期に捕獲）を使って3.6 m x 3.6 m の部屋の中で行った。この部屋は2側面が全面ガラスで、日中は自然の光条件下にあるが、夜は薄暗い赤色光で照明した。実験個体は観察の2週間前に部屋の中に入れた。夜間観察中、観察者は部屋の隅に座り、実験個体の採餌・排糞・糞食のすべての行動を記録した。午後4時半から翌朝の午前7時までの観察を2回行った。1回は通常の夜間の活動を、1回は食物がないときの活動を記録した。

日中休息時に排出され、摂食される糞の種類を確かめるため、上と同じ個体を対象に同じ部屋の中で日中の観察を行った。実験個体にプラスチック製の糞食防止用のカラー（ロート状の襟巻）を午前6時から午後4時半までつけて、肛門に口が届かないようにした。こうして、排出された糞の種類とその時刻を記録した。人の直接観察とビデオ記録を併用した。

観察に用いたすべての個体には実験期間を通じて固型飼料を与えた。柵囲いの中で放飼中の個体は自然の植物も利用できたが、実験前からの摂食のため植生は極めて貧弱であった。

１－１．３　結果

採餌活動は明確な夜行性を示した。採餌活動は日暮れから明け方まで、ほぼ同じよ

うに続けられた (Fig. 1)。午前中、11時までの間には採餌活動は一度も認められなかったが、午後になると散発的に採餌が行われることがあった。このような散発的な採餌は夏の間に多かった (Fig. 2)。

糞の排出は採餌活動の開始後しばらくして始まり、採餌活動の終了後まもなく停止した (Fig. 3a)。夜間活動の最中に食物がなくなって採餌活動が止まると、糞の排出も認められなくなった (Fig. 3b)。さらに、翌晩、そのまま食物を与えないと、夜間の糞の排出はわずかに数回しか認められず、その量も極めて少なかった (Fig. 3c)。翌朝、食物を与えると実験個体はすぐ採餌を始めた。糞の排出はその直後に始まり、採餌活動が翌朝になって停止すると、しばらくして糞の排出も停止した (Fig. 3d)。

日中休息時の活動

実験個体は朝早く、夜明け直後に休息場に入り、夕方遅く日暮れ近くにこれを離れるまでの日中の大部分を休息場で過ごした (Table 1)。休息中、実験個体はほとんど地面に腹這いになった姿勢で過ごしたが、ときどき前足を立てて座り、糞食や毛繕いを行って、腹這いの姿勢に戻った (Fig. 4: 糞食と毛繕いが相前後して行われる場合も認められた）。その結果、日中休息場で出される糞はすべて摂食された。

肛門から糞を口に受ける一連の動作は次のようであった (Fig. 5)。肛門から糞を口に受ける動作に先だって、前足を立てた状態で数秒間静止する。その後、両前足を横にずらして頭を下げる。同時に肛門が前方に突き出されて、口が肛門に接触する。数秒間その状態のまま頭が揺れ（糞を口に受けている状態と考えられる）、それから頭を挙げる。

糞食行動には二つのタイプが認められた。肛門から糞を口に受ける一連の動作はどちらも同じであったが、一つはこの動作が終わった後にリズミカルな顎の上下動（1秒間に平均3.8回）が10秒から70秒間認められ、咀嚼と考えられた。他方は、ときどき認められるもぐもぐするような口の動きを別にして、そうしたリズミカルな顎の上下動が認められない動きであった。

咀嚼を伴う糞食動作は通常何回か繰り返され、このため糞食を終えて腹這いや毛繕い等の他の行動に移るまでに10分以上の時間がかかることがあった（これを「連続的な咀嚼糞食」と呼ぶ）。一方、咀嚼を伴わない糞食動作はほとんどの場合、単発的に行われ、このため次の行動に移るまでに1分以上はかからなかった（これを「単発的

で咀嚼のない糞食」と呼ぶ）。

連続的な咀嚼糞食は、朝、休息場に入ってから1時間以内の間に、ほとんどの場合１回、稀に２回観察された。その後、単発的で咀嚼のない糞食が始まり、昼過ぎまでに間をおいて十数回行われた。その後は連続的な咀嚼糞食が認められ、休息場を去るまで数回繰り返された (Fig. 6, Table 2)。

夜間採餌中の糞食活動

夜間食物がある場合、実験個体は採餌を行って硬糞を排出した。一度排出され床に落ちた硬糞粒を拾って食べるのが、午前3時前後に数回観察された。午前4時40分に休息状態に入ったが、その後、午前7時までの間に連続的な咀嚼糞食が1回、単発的で咀嚼のない糞食が3回観察された。

夜間食物がない場合、活動開始後1時間で硬糞の排出が始まったが、午後11時05分以降はすべての糞が摂食された。これ以前にも肛門から糞を口に受け咀嚼するのが1回、床に落ちた硬糞を拾って食べるのが数回観察された。午後11時05分以降の糞食には、咀嚼を伴う場合と伴わない場合とがあったが、両者の出現パターンに規則性は認められなかった。すでに、床に落ちていた硬糞の摂食はこの時期にも認められた。

日中休息時に排出される糞の種類

糞食防止用カラーを実験個体に装着した午前6時から午後4時半までのうち、午前7時5分から12時34分まで軟糞が12回、1回に1個ずつ排出された (Fig. 7)。硬糞は12時35分に初めて排出され、その後カラーが外されるまで6回、1回に数個ずつ合計45粒の硬糞が排出された (Fig. 8)。

実験個体は硬糞か軟糞かを問わず、糞が排出されるたびに、何とか口に入れようとしたが、硬糞よりも軟糞の方にはるかに強い欲求を示した。床に落ちた軟糞については最終的にすべてカラーの端から舐め取ってしまったが、硬糞については一部食べずに残された。また、床に落ちた軟糞をすくってこの個体の口先に差し出すと直ちに食べたが、硬糞を差し出しても口にしなかった。

軟糞は長さ 23 - 42 mm、幅 10 - 12 mm、不定形で、表面に膜構造はなく、極めて不快な臭いが認められた。軟糞1個当たりの乾重は変異が大きかった ($n = 3$; 0.90 - 2.10 g)。一方、硬糞は乾いていて硬く粒状で、直径 7 - 9 mm、1個当たりの乾重の平均は

0.1 g (n = 45)であった。

１－１．４　考察

カラーを付けて確認された硬軟糞の排出時間との関係から、連続的な咀嚼糞食は硬糞の摂食に、単発的で咀嚼のない糞食は軟糞の摂食に対応していると考えられた。得られた数値をもとに推定すると、乾重にして16 - 22 gの軟糞と6 - 9 g（60 - 90粒）の硬糞が1日に摂食されると考えられた。ウサギは飼育下で普通1晩に約30 gの硬糞を排出するので、1日に排出する硬糞のうち、約1/4が摂食されていると考えられた。この結果は、平均して7 - 8個の硬糞を1回の糞食動作で食べていることを示した。一方、夜間活動時に排出される糞はすべて硬糞で、普通は口にしないが、食物が与えられないとこれを摂食することも明らかとなった。

以上の結果から、飼育下のニホンノウサギは他のウサギ類と同じように、昼間休息し夜間採餌すること、夜間には偏りなく平均的に採餌が継続されること、昼間休息中に排出される糞はすべて摂食すること、昼間休息中に排出され摂食を受ける糞には、軟糞だけではなく硬糞もあること、夜間採餌中に排出される糞はすべて硬糞でこれは普通捨てられること、食べられる硬糞量は1日に排出する全硬糞のうちの約1/4にあたることが明らかとなった (Fig. 9)。

硬糞食の報告はこれまでにもあった (Eden, 1940b; Southern, 1942; 平川, 1983)が、いづれも散発的な観察であり、硬糞は普通は食べられていないと考えられてきた (Cheeke, 1987)。 Madsen (1939)が Morot (1882)論文を再発見・追認して注目を集めて以来、ウサギ類の糞食には大きな関心が寄せられ研究が行われてきたが、硬糞食がこのように日常的であるとする観察は本研究が初めてである。しかし、この結果は飼育下で固型飼料を与えた個体について得られたものであり、一般的に野生のニホンノウサギでもこのような硬糞食が行われているのか、疑問が残る。これについては、次節で検討する。さらに、他のウサギ類について硬糞食が行われているのかについては、この章の第3節でユキウサギについて検討し、さらに最後の節（第4節）で一般的に論ずる。

今回の観察で発見されたもう一つの硬糞食は、夜間餌が得られないときに硬糞を食べること、いわば非常食としての硬糞食である。日常的な硬糞食と非常食としての硬糞食、この二つの硬糞食が持つ意味については第3章の総合考察で考察する。

本研究で確認された軟糞は、表面に膜構造の認められない不定形の軟糞（以下アモルファス型と呼ぶ）であった。しかし、カイウサギにおける研究から、軟糞は球形で丈夫な粘膜に包まれており（以下カプセル型と呼ぶ）、噛まずに呑み込まれるため、胃の中でも数時間、そのままの姿を保つことが広く知られてきた (Taylor, 1940a; Watson, 1954; Griffiths & Davies, 1963)。文献を調査すると、*Oryctolagus*属; *Sylvilagus*属ではカプセル型が普通であり (Watson, 1954; Meyers, 1955; Hamilton, 1955; Geis, 1957; Dexter, 1959; Heisinger, 1962)、 *Lepus*属ではアモルファス型が普通である (Watson & Taylor, 1955; Lechleitner, 1957; Hewson, 1962; Flux, 1970; Pehrson, 1983)。しかし、この両者の区別は明確なものではなく、 *Oryctolagus*属と*Sylvilagus*属でもアモルファス型の軟糞が (Taylor, 1940a; Watson, 1954; Heisinger, 1962)、一方 *Lepus*属でもカプセル型の軟糞が観察されることがある (Lechleitner, 1957; Bookhout, 1959; Hewson, 1962; 斉藤, 1978)。*Oryctolagus*属、*Sylvilagus*属で例外的にアモルファス型の軟糞が見られるのは朝、軟糞食の初めに多く(Watson, 1954; Heisinger, 1962)、一方 *Lepus*属では昼過ぎ軟糞食の終り近くになると丸い形の軟糞が現れやすいとされ (Lechleitner, 1957)、軟糞形成の初めにアモルファス型糞が、後になると粒糞が出やすい傾向は両者に共通して認められる。

カイウサギの軟糞の粘膜はピンセットでつまむと剥ぐことのできるような丈夫な膜で（平林, 1961）、その保護によって胃の中では最長約6時間軟糞の粒型が維持される。カイウサギの酸性の強い胃の中 (pH 1.9)でも、軟糞は粘膜で保護された内部のバクテリアの働きによって乳酸の発酵を続け、炭水化物を分解し、乳酸を生産して軟糞周囲の酸性を下げる働きをしている (Griffiths & Davies, 1963)。

このようにカプセル型の軟糞が噛まずに呑み込まれ、胃の中でそのまま留まることについては栄養生理学上明確な意味が認められる。同じ軟糞とはいっても、アモルファス型軟糞が主体の *Lepus*属では、カプセル型軟糞が主体の*Oryctolagus*属や*Sylvilagus*属とは、軟糞食の栄養生理学的位置づけに大きな違いがあることが予測される。しかし、アモルファス型軟糞が胃の中でどのような性質を持ち、どのような振る舞いを示すのかについての研究はこれまで報告が認められない。

カイウサギの胃の中のpH値は1.9で他の動物の胃の中がpH 4.3 - 6.0であるのに比べて特異的に酸性が高い (Cheeke, 1987)。これは上述のカプセル型軟糞の胃の中での挙動と関係が深いと考えられる。アモルファス型軟糞を持つウサギ類の胃のpH値はどう

なっているのだろうか。アモルファス型軟糞の胃の中での挙動と合わせて興味深い課題である。

カプセル型軟糞はこれまでカイウサギとその野生種の属する*Oryctolagus*属（1属1種）、*Sylvilagus*属数種の他、*Pentalagus*属（1属1種）で知られる。ウサギ類は生活史（主に、生まれた子供の晩成性・早成性）に対応して*Lepus*属とそれ以外の10属に大きく分けられる (Chapman & Flux, 1990)が、軟糞の型の違いがこの区分に対応するのかどうかも興味深い。これも今後、明らかにすべき課題と思われる。

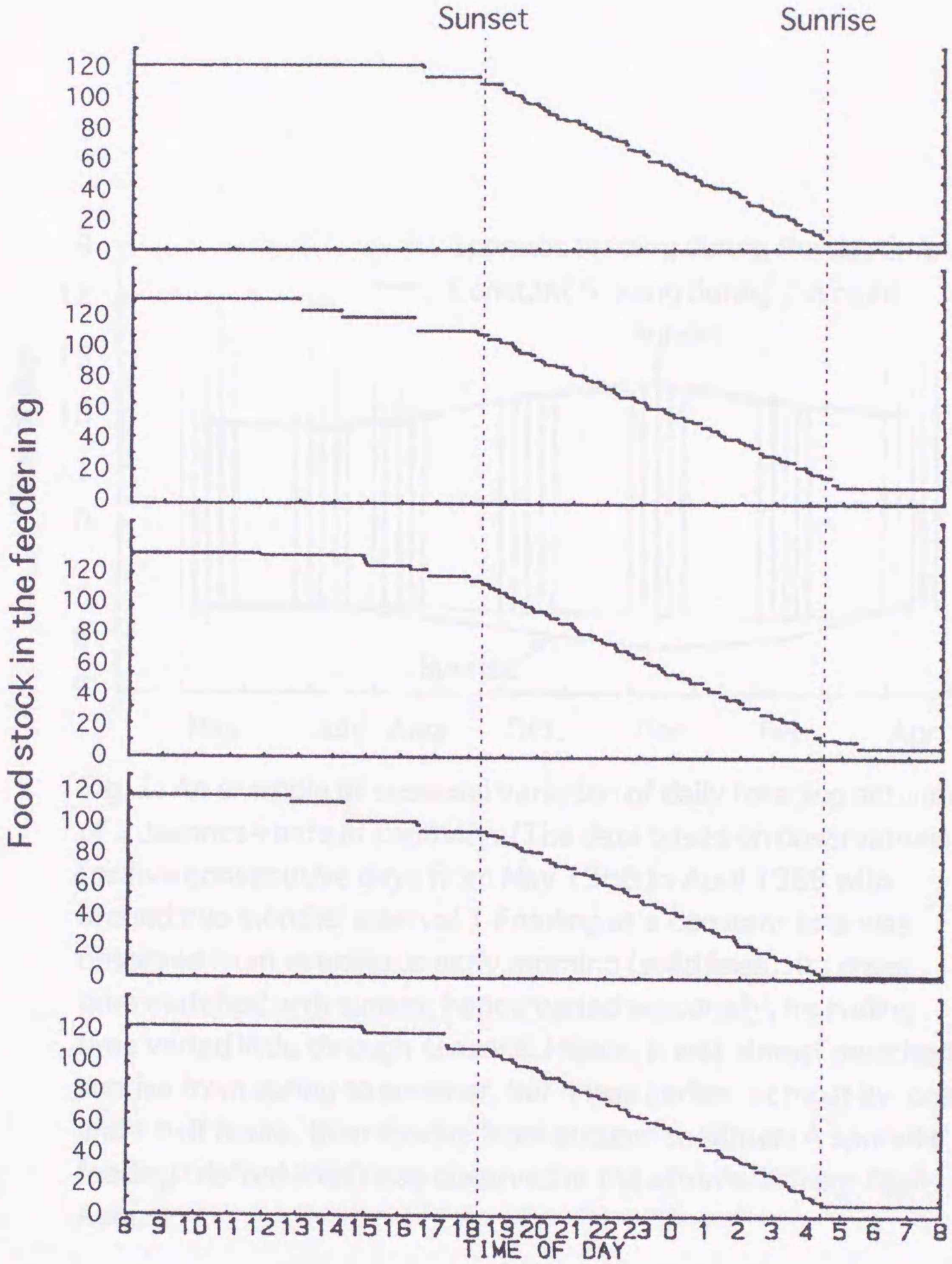


Fig.1. Feeding activities of a hare for five consecutive days (13 - 18 May). The vertical axis stands for the food stock in the feeder. Hares feed at a constant rate during the night. In summer, sporadic feeding is often observed in the afternoon.

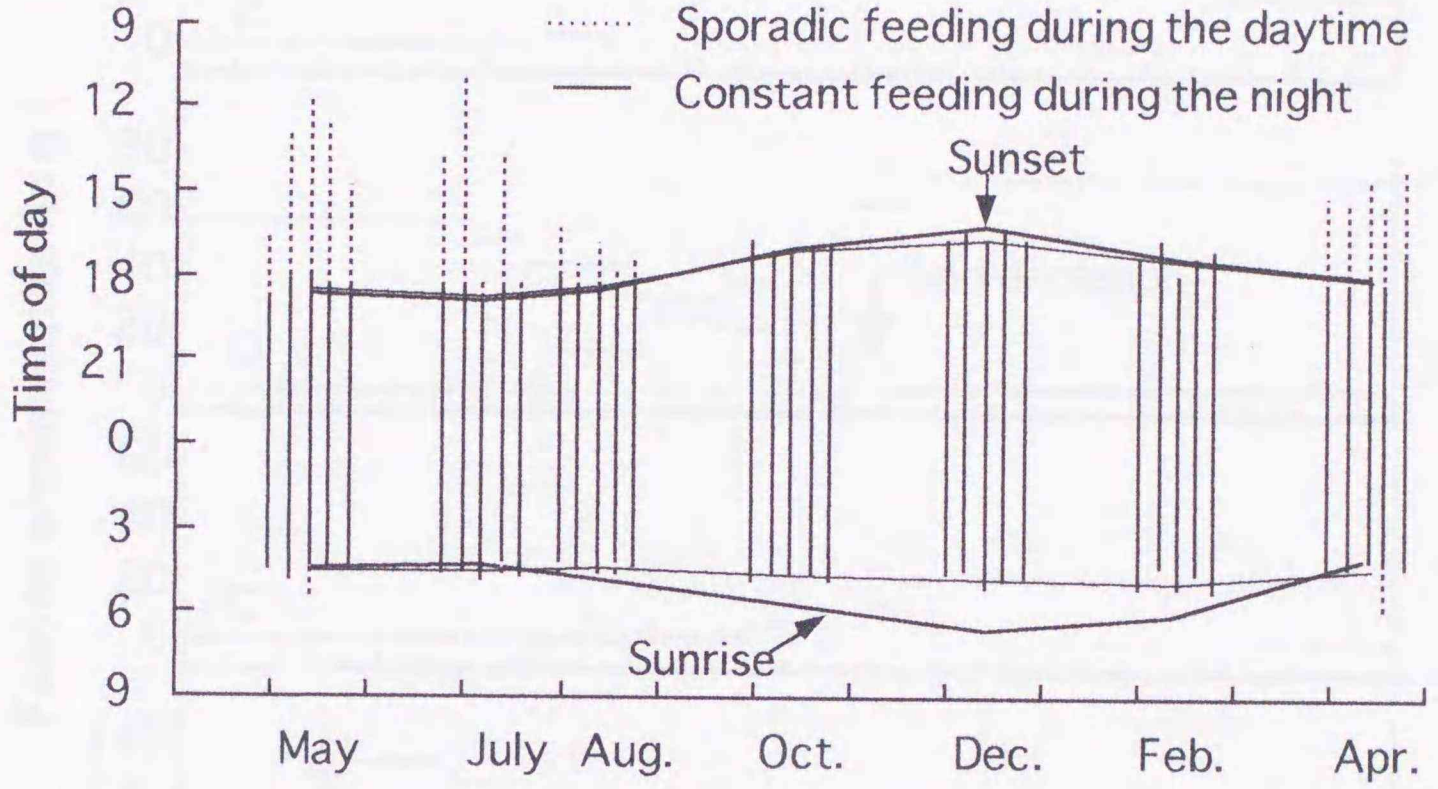


Fig. 2. An example of seasonal variation of daily foraging activities of a Japanese hare in captivity. (The data based on observations for five consecutive days from May 1988 to April 1989 with around two months' interval.) Feeding at a constant rate was observed from evening to early morning (solid lines). Its onset time matched with sunset, hence varied seasonally. Its ending time varied little through seasons. Hence, it was almost matched sunrise from spring to summer, but it was earlier, at most by one and a half hours, than sunrise from autumn to winter. A sporadic feeding (dotted lines) was observed in the afternoon from April to August.

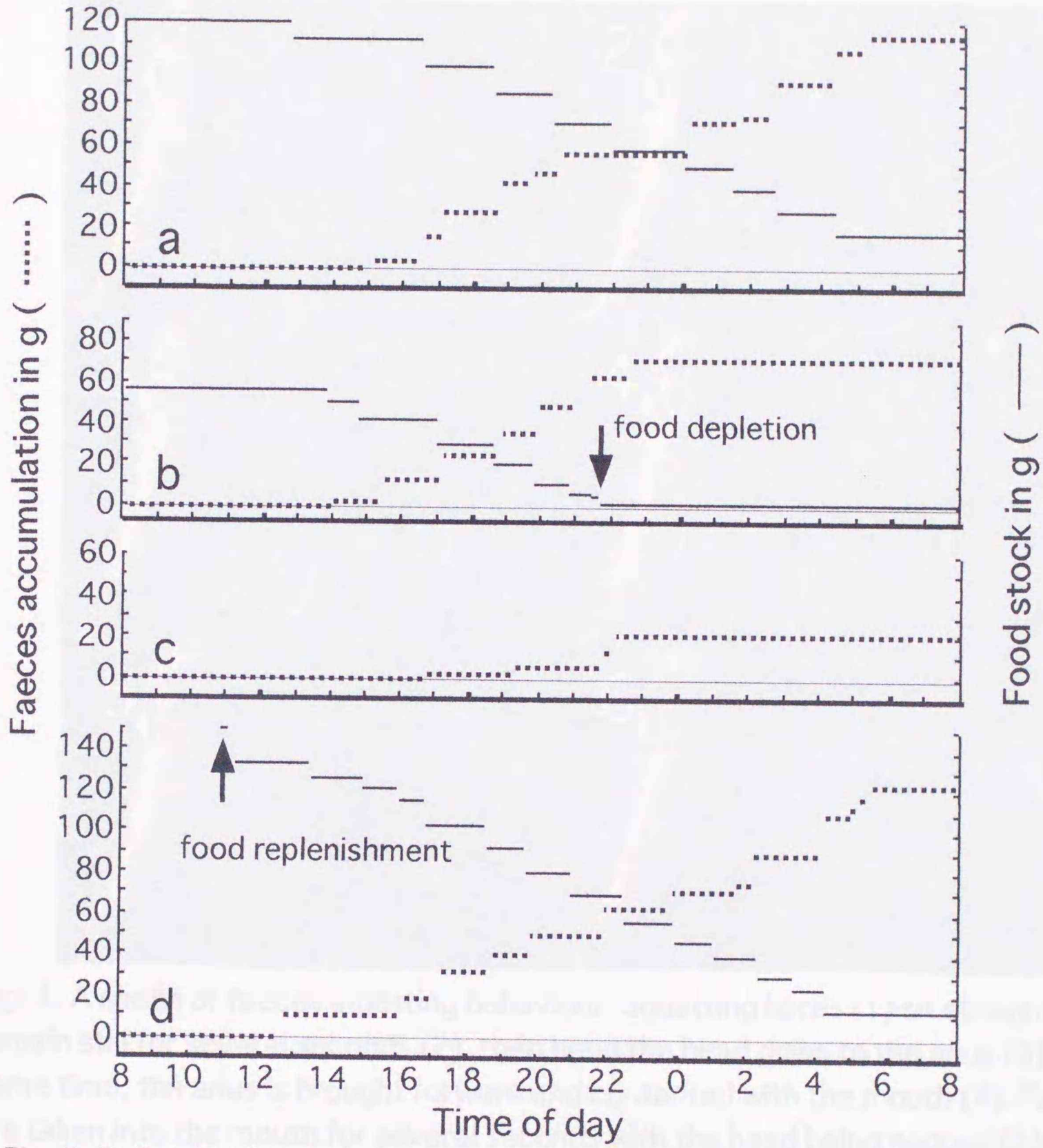


Fig. 3. Dailey feeding and defecating activities of a hare for four consecutive days. The solid lines represent the food stock in the feeder; the dotted lines represent the faeces accumulation under the cage. Sufficient food was available on the first day (a); on the second day (b), food became depleted in the midst of feeding during the night; on the third day (c), no food was available; on the fourth day (d), the starving hare started feeding immediately after food was provided in the morning.

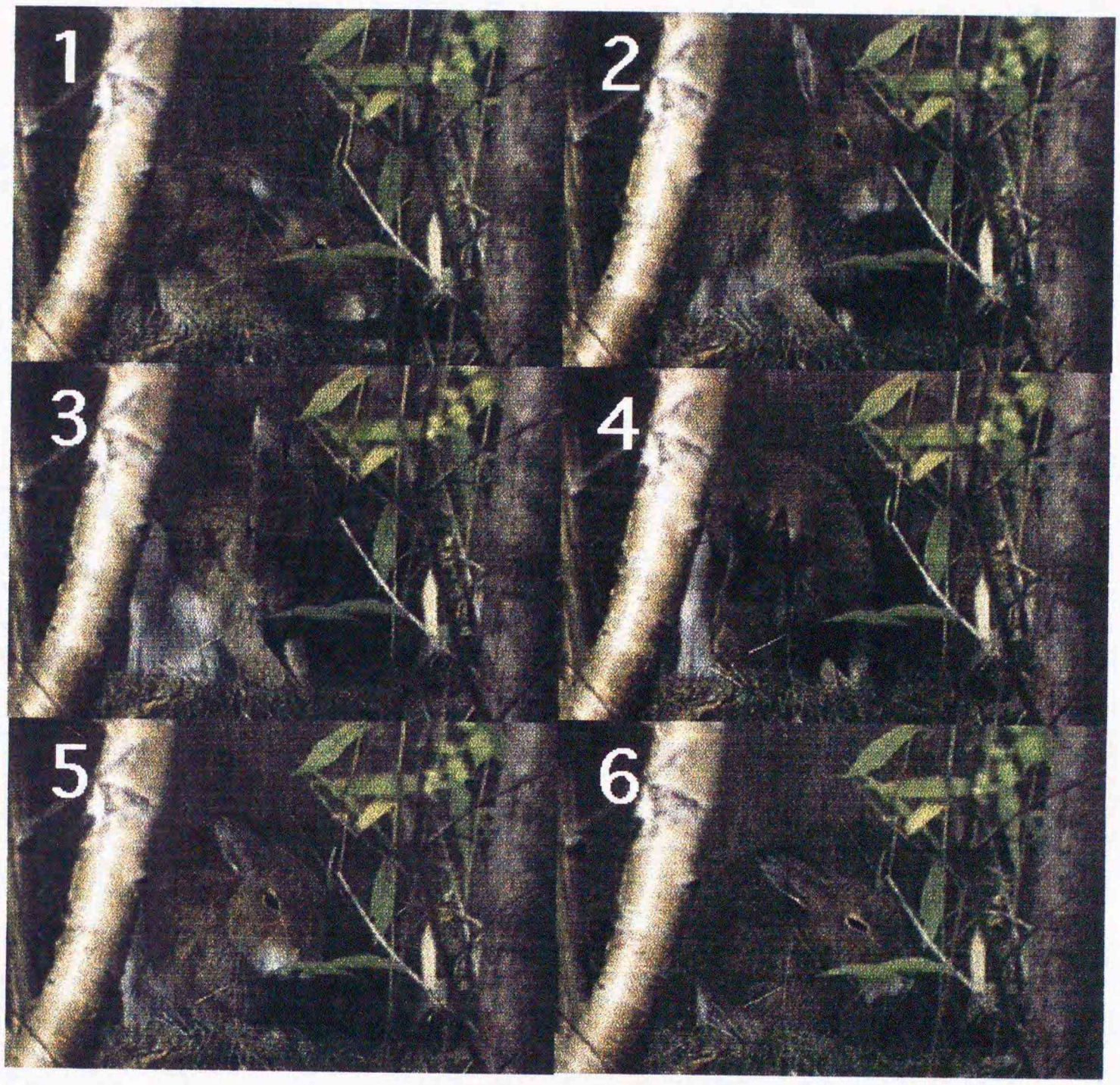


Fig. 4. A series of faeces ingesting behaviour. Squatting hares (1) sit straight up , remain still for several seconds (2), then bend the head down to the anus (3). At the same time, the anus is brought forward and contacted with the mouth (4). Faeces are taken into the mouth for several seconds with the head being nodded (5). Then, the head is lifted (5). In a soft faeces reingestion bout, hares resume the squatting position (6) soon after (5). In a hard-faeces reingestion bout, hares masticate faeces for several tens seconds (5), and then return to the stage (2). Hares repeat the combined faeces-taking and -masticating actions for several times before resuming the squatting position. Sometimes, grooming is conducted before or after the reingesting behaviour.

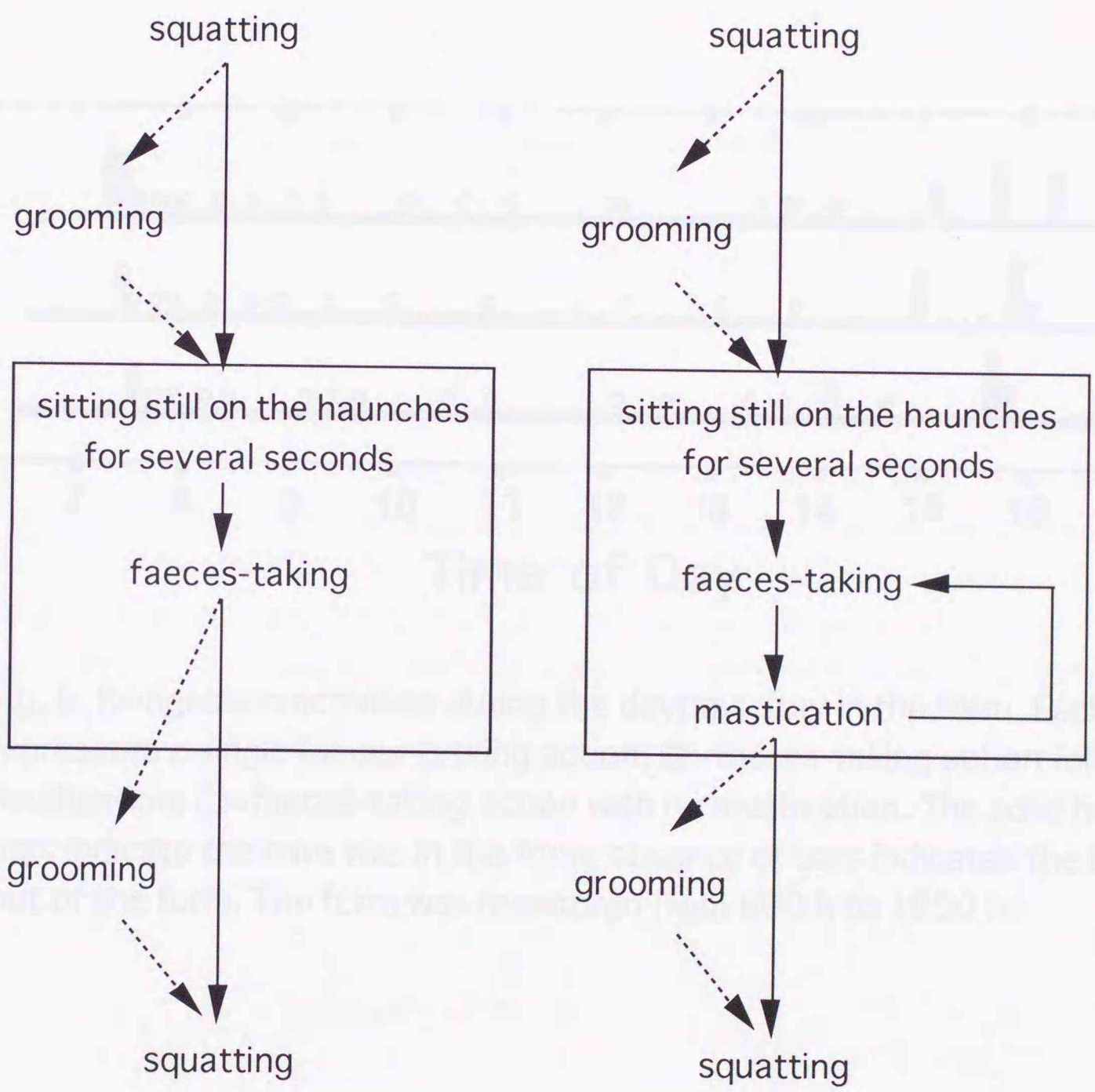


Fig. 5. Diagrams illustrating two types of reingestion behaviours.

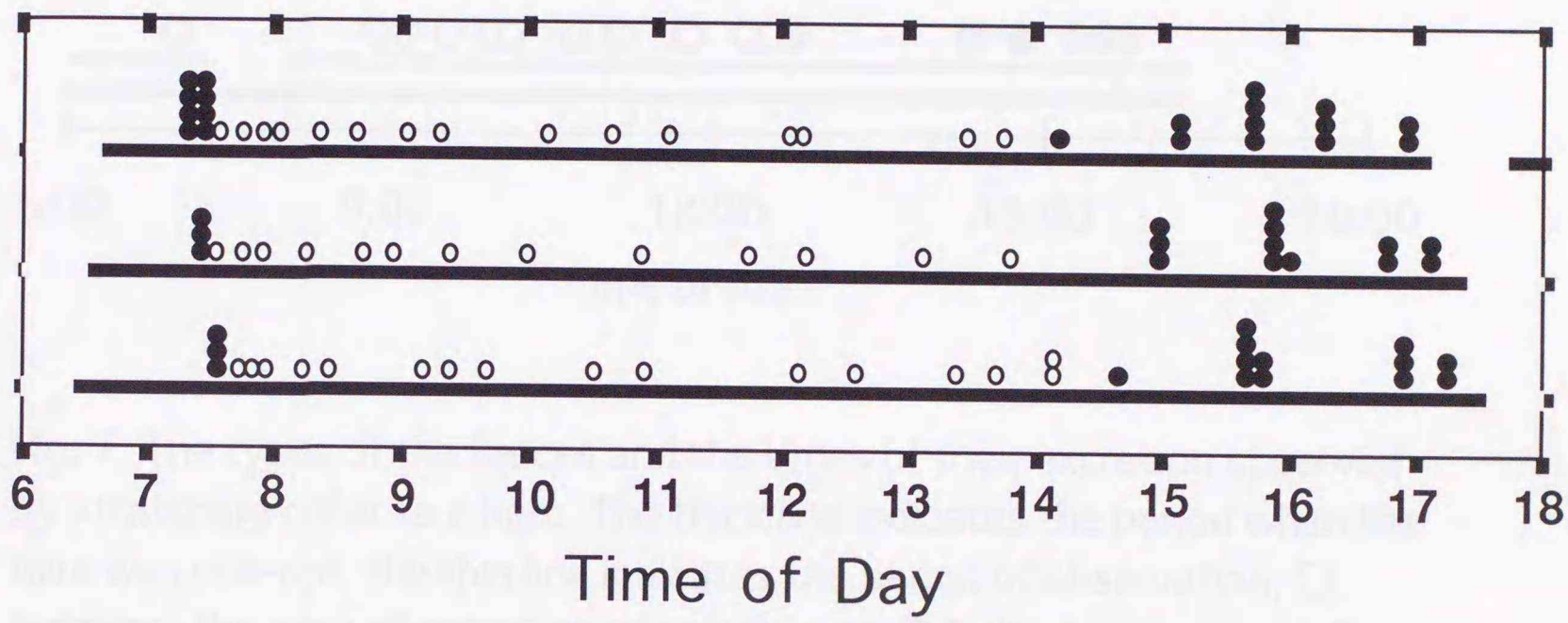


Fig. 6. Reingestion activities during the daytime stay in the form. Each circle represents a single faeces-tatking action; ●=faeces-taking action followed by mastication; ○=faeces-taking action with no mastication. The solid horizontal bars indicate the hare was in the form; absence of bars indicates the hare was out of the form. The form was monitored from 600 h to 1800 h.

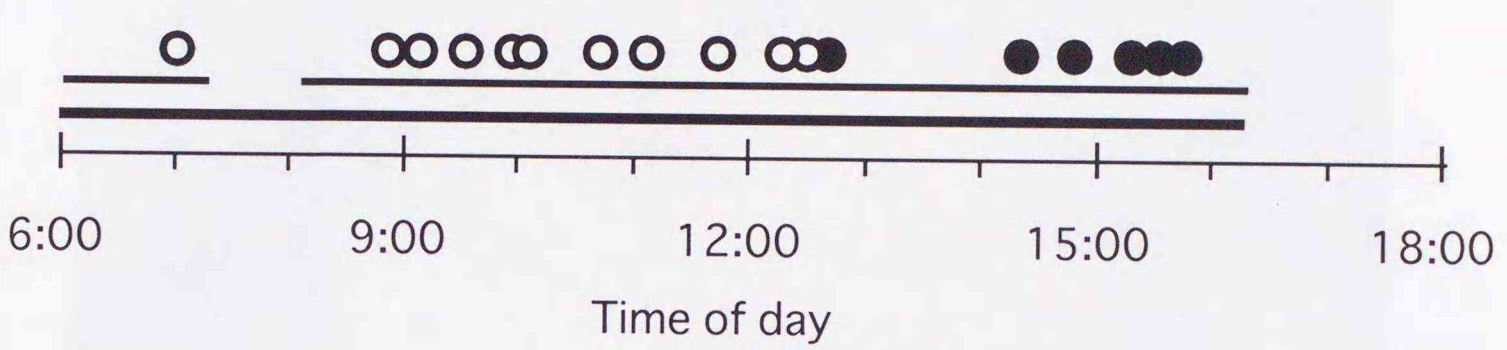


Fig. 7. The types of the faeces and the times of their excretion observed by attatching collar to a hare. The thick line indicates the period when the hare was collared; the thin line indicates the period of observation; ○ indicates the time of excretion of soft faeces; ● indicates the time of exceretion of hard faeces. Hard feaces were excreted in 5 to 10 pellets at a time.

A

B

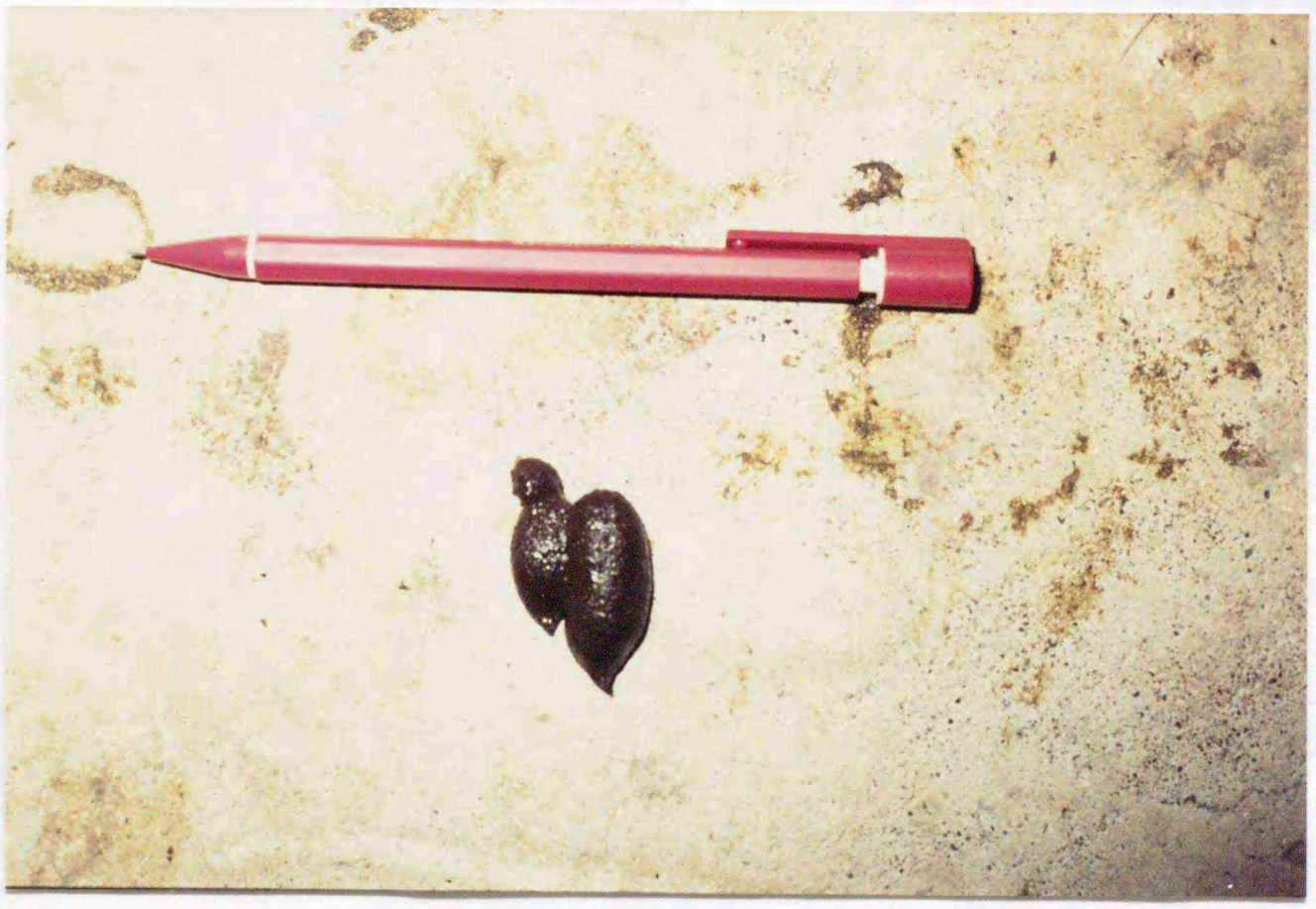


Fig. 8. A Japanese hare with a collar to prevent reingestion (A) and the soft faeces observed (B). The soft faeces was amorphous without surface membrane. They smelled badly.

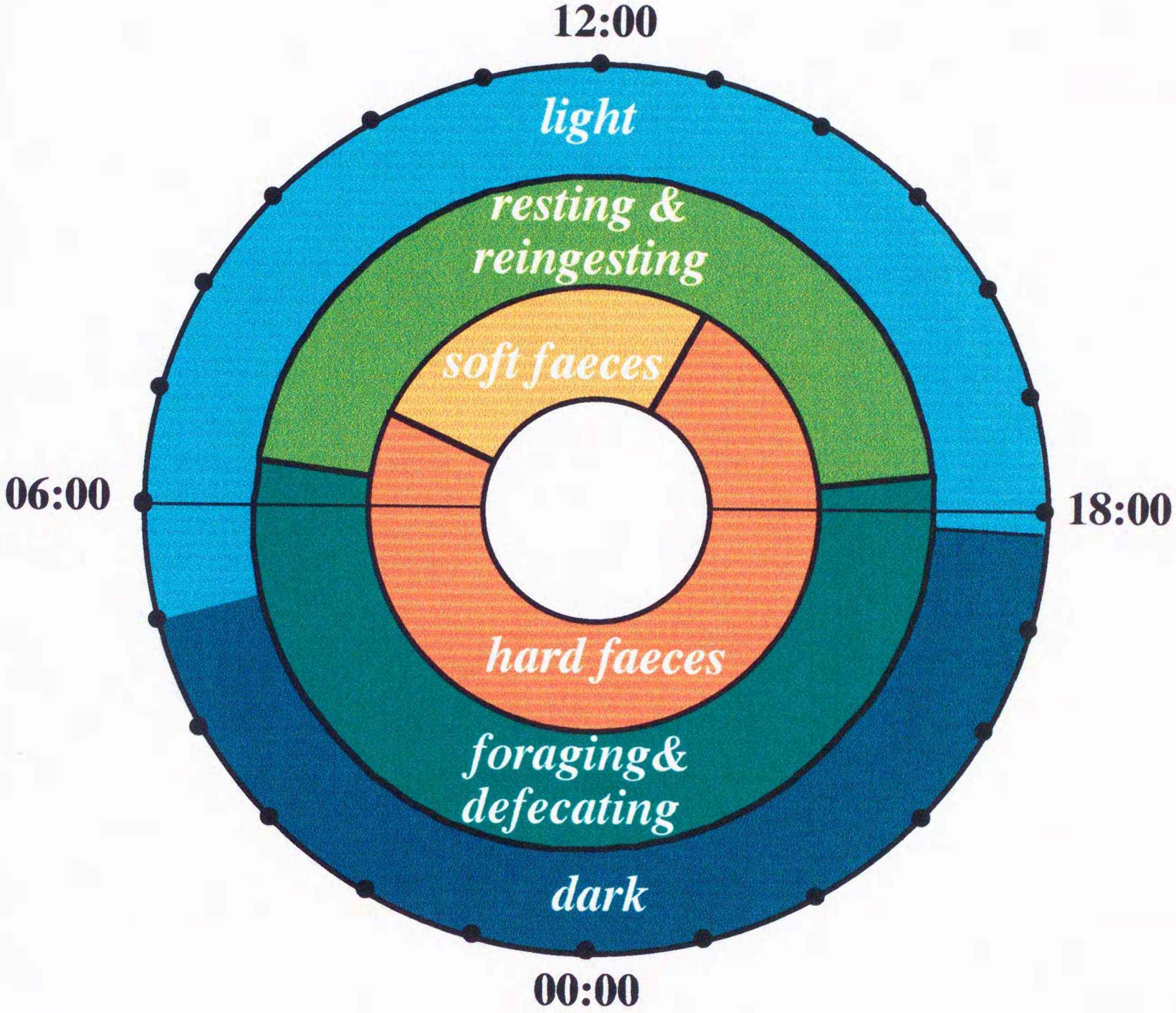


Fig. 9. Phase relationhips relating photoperiod, feeding and resting, reingesting and defecating, and the excretion of hard and soft faeces.

Table 1. Time at which reingestion of hard and soft faeces took place during the daytime stay in the form.

Incident	Mean	(Range)	n
(Sunrise)	05:03 h	(04:55-05:13 h)	
Enter form	06:34 h	(06:23-06:50 h)	9
End hard faeces reingestion	07:38 h	(07:22-08:20 h)	8
Start soft faeces reingestion	07:49 h	(07:31-08:39 h)	8
End soft faeces reingestion	13:37 h	(11:45-15:09 h)	7
Start hard faeces reingestion	14:13 h	(12:19-15:49 h)	7
Leave form	17:23 h	(17:05-17:38 h)	6
(Sunset)	18:17 h	(18:00-18:41 h)	

Data are based on observations for 10 days from 12 August to 5 September 1992.

Table 2. Type of reingestion and their characteristics.

Type of reingestion	Average duration of faeces-taking action (s)	Average duration of mastication (s)	Average number of faeces-taking actions per bout	Average number of reingestion bouts per day
With mastication (morning)	5.9	32.9	4.2	1.3
Non-mastication	9.0	-	1.1	13.3
Mastication (afternoon)	5.6	36.1	2.9	2.9

第２節　野生ニホンノウサギにおける硬軟糞の形成と腸内通過

１－２．１　はじめに

第1節で示したように、飼育下のニホンノウサギは日中休息時に排出される糞をすべて摂食し、その結果、軟糞だけでなくこれに相前後して排出される硬糞も日常的に摂食することが明らかとなった。しかし、この結果は飼育下で固型飼料を与えた個体について得られたために、硬糞食が飼料に依存しており、野生のニホンノウサギの糞食行動が飼育下のニホンノウサギの糞食行動と同一かどうかについては明らかでない。

この節では、この疑問に答え、併せて解剖学的な面から硬糞や軟糞の形成や通過を観察するために、捕殺時刻の明らかな野生のニホンノウサギ個体を解剖し、後腸における硬軟糞の分布を調べた結果を報告する。調査の結果に基づいて、野生のニホンノウサギが硬糞食を同じように行っているかどうかを検討する。

１－２．２　材料と方法

供試材料：茨城県南部において1993年および1994年の1月と2月にハンターに依頼して狩猟個体を収集した。捕殺時刻についてはハンターから15分間隔の報告を得た。午前9時半から午後4時半までの間に捕殺されたオス7個体、メス8個体の併せて15個体が収集された。1993年の収集個体は狩猟のその日のうちに解剖処理したが、1994年には一旦冷凍保存し、約2ヶ月後に解凍して処理した。

消化器官の観察：死体は秤量し、性判定の後、解剖して消化器官を取り出した。消化器官は、胃、小腸、盲腸、近位結腸、（直腸を含む）遠位結腸の五つに区分した。近位結腸と遠位結腸については外部観察により、軟糞・硬糞の形成や分布状況を調べた。各消化器官は切断後、長さ（胃を除く）、食塊を含む生重量、および食塊を大まかに除いた後の重量を測定した。近位結腸と遠位結腸の間の切断は両結腸の間に位置する5cm程の長さの結腸紡錘部中央で行った。長さについては、まず各消化管の片端を空中に下げて持ち、床に置いた紙の上に下端から寝かせた後、計測した。その際、できるだけ管がまっすぐなるようにする一方で、引っ張り延びを最小限にするように努めた。小腸は長かったため最初に2回折り返してから上述の操作をし、測った長さを4倍して全長とした。

消化器官内容物の乾重量の測定：消化器官進行に伴う食塊の変化を見るために、

1994年に収集した個体については、各消化器官内容物の一部を採取し、60° Cのオーブン内に3日以上放置し乾燥させて乾重量を測定した。

１－２．３　結果

消化器官の観察

収集個体の平均体重は2512 ± 251 (SD) g (*n* = 14; レンジ：2056 - 2900)であった。各消化器官の平均長は、小腸が278 ± 26 cm (*n* = 14; 220 - 320)、（虫垂部を除く）盲腸で39.5 ± 6.3 cm (*n* = 13; 32 - 59)、盲腸虫垂部は12.9 ± 1.3 cm (*n* = 15; 11 - 15)、近位結腸が42.6 ± 6.8 cm (*n* = 15; 35 - 65)、遠位結腸が86.5 ± 8.3 cm (*n* = 15; 75 - 109)であった。

捕殺時刻の違いにもかかわらず1個体を除いてどの個体の胃もすべて食塊で一杯に満たされていた。これら14個体の胃内容物の平均生重量は69.0 ± 18.8 g (*n* = 15; 36 - 97)であった。残り1個体の胃内容物の生重量は5 gに満たなかった。幽門部の方が反対側の食塊より堅くしまった状態であった。摂食された軟糞や硬糞のものと見られる素材はどの胃についても肉眼的には認めることができなかった。

近位結腸には結腸膨起（薄いひだ状の管壁）が3列ある前部と1列ある後部の二つの部位が認められた。結腸紡錘部は厚い肉質の管であったが、これに続く遠位結腸では消化管がきわめて薄く、食塊が透けて見えるだけでなく、中の食塊の形状で管の形が左右されるほどであった (Fig. 10)。

遠位結腸の入口ではすでに、軟糞・硬糞共にほぼ形成を終えていた。この両タイプの糞とも、遠位結腸を移動する間には顕著な形状の変化が認められなかった。軟糞は15個体中11個体に認められ、すべて不定形であった。形成途上の硬糞が15個体中6個体の近位結腸後部に認められた。遠位結腸に認められた形成後の硬糞は黒褐色の粒状で、しばしばいくつもの糞粒が集まって塊を為していた。

遠位結腸における軟糞・硬糞の分布

午前9時半と午前11時に捕殺された2個体では遠位結腸に軟糞のみ観察された (Fig. 11)。午前11時から午後2時までの間に捕殺された8個体では遠位結腸に軟糞・硬糞とも観察され、硬糞が遠位結腸の前部を、軟糞が後部を占めていた。軟糞から硬糞への移行はほとんどの場合、明確であったが、1個体で中間型の糞が一つ観察された。これ

は比較的硬い中核の回りを軟らかい不定形の素材が覆っていた。午後2時半以降に捕殺された5個体のうち4個体の遠位結腸には硬糞しか認められなかった。しかし、午後2時半に観察された残り1個体は全体的傾向に反して、遠位結腸に軟糞しか認められなかった。この個体は胃内容が例外的にほとんど空の個体であった。

食塊の乾重量

胃内容物は幽門部で 23.4 ± 4.0 (SD) % (n = 4; 17.6 - 26.8)、反対側で23.4 ± 2.8% (n = 6; 19.6 - 27.1)の乾重率があった。盲腸内容物の乾重率は23.1 ± 2.6% (n = 6; 20.7 - 28.1)であった。近位結腸前部の内容物の乾重率は21.8 ± 2.3% (n = 6;18.6 - 25.4)、後部では21.2 ± 3.8% (n = 6; 17.4 - 27.9)であり、両者に有意な差は認められなかった (Wilcoxon signed ranked test; p>0.05)。2個体の結腸紡錘部に認められた硬糞の乾重率はそれぞれ33.9%と36.2%であった。遠位結腸の軟糞の乾重率は27.1 ± 2.3% (n = 5; 23.14 - 29.6)であり、硬糞は結腸紡錘部の近くでは33.2 ± 3.3% (n = 5; 28.6 - 37.6)、遠位結腸における軟糞との隣接部では42.0 ± 9.1% (n = 5; 33.2 - 57.2)であった。遠位結腸における軟糞と硬糞の乾重率には有意差が認められた (Mann-Whitney test; $p < 0.01$)。同様に、結腸紡錘部近くの硬糞と遠位結腸における軟糞に隣接した硬糞の乾重率にも有意差が認められた (Wilcoxon signed ranked test; $p < 0.01$)。

１－２．４　考察

本研究において野生ニホンノウサギの結腸内に認められた軟糞はすべて、飼育下のニホンノウサギに糞食防止用カラーを付けて観察されたものと同じ不定形のタイプの糞であった（第1節）。このため、摂食された軟糞は胃内容物ではそれと認識できなかった。このことは、同じように不定形の軟糞を持つとされる他の*Lepus*属の種でも報告されている (Watson & Taylor, 1955; Lechleitner, 1957; Hewson, 1962; Flux, 1970; Pehrson, 1983)。一方、*Oryctolagus*属や*Sylvilagus*属の軟糞は球形で丈夫な粘膜に包まれており、噛まずに呑み込まれ (Watson, 1954; Hamilton, 1955; Heisinger, 1962)、その結果、摂食後数時間、胃の中にそのままの状態で認められるとされる (Taylor, 1940a; Griffiths & Davies, 1963)。このように*Lepus*属では同じ軟糞とはいっても、*Oryctolagus*属や*Sylvilagus*属の軟糞とは極めて異なる形態を持つことが明らかとなった。

野生ニホンノウサギの胃内容物には、固形の硬糞もそのままの形では認められなかっ

た。しかし、このことは硬糞の摂食がなかったことを意味しない。なぜなら、硬糞は摂食に際してよく咀嚼されるからである（第1節）。一方、咀嚼された硬糞の破砕片を胃の中で確認することもできなかった。しかし、硬糞は食物にもともと含まれていた粗片の塊にすぎないため、その破砕片を他の食物片から区別することはできないと考えられる。

遠位結腸における軟糞と硬糞の分布によって、硬糞は午前11時前後に近位結腸において形成され始め、その後、遠位結腸の中を軟糞に続いて通過して行くことが示された (Fig. 11)。軟糞の排出は午後2時半までには終了するものと考えられた。これらの結果は、飼育下のニホンノウサギの軟糞・硬糞食の時間とよく一致していた。

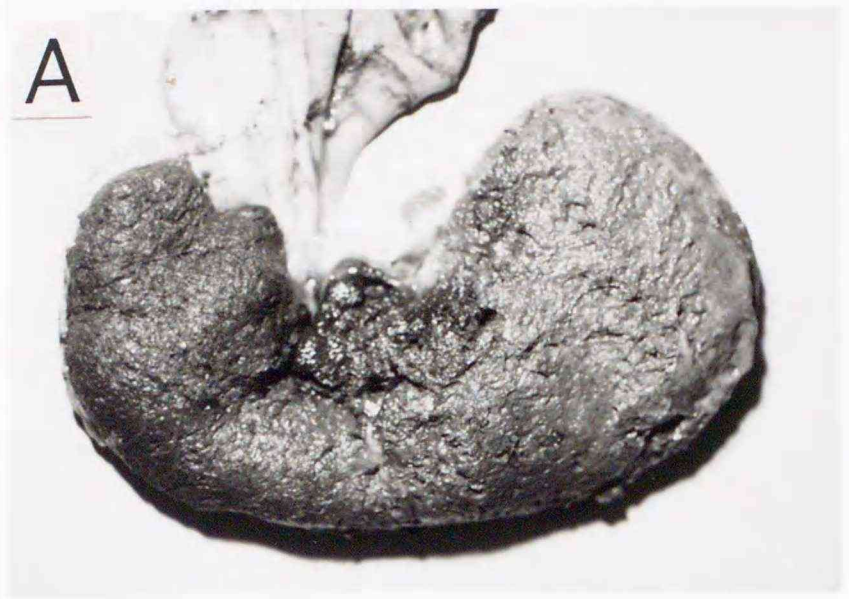
午後2時半になっても軟糞しか認められなかった例外的な1個体は胃内容物がほとんど空の個体であった。各種ウサギ類について捕殺時刻に拘わらず胃内容は通常一杯に満たされていることが報告されており (Watson, 1954; Flux, 1970)、この個体は普通の状態でなかったと考えられる。その原因については不明であるが、この個体の遠位結腸に軟糞しか存在しなかったことについては、硬糞形成のメカニズムから説明できる。胃から盲腸に新鮮な食塊が送り出され、硬糞の素材となる粗片が供給されないと、硬糞は形成できないからである（第4節「硬糞の形成のメカニズム」の項参照）。

本研究では胃内容物の中で摂食された硬糞の素材を他の一次摂取物と区別することは事実上できなかった。しかし、本研究の結果は、野生のニホンノウサギにおいても硬糞食が日常的に行われていることを間接的に示唆している。なぜなら、軟糞に続いて日中排出される硬糞が摂食されなければ、休息場周辺に硬糞がまとまって認められるはずであるが、そうした例はこれまで報告されていないからである。ウサギが日中、硬糞排出のためにだけ休息場を遠く離れることはないと考えられる。また、硬糞が肛門に達した時点で、消化管内の食塊の動きが止まってしまうことも想定しにくい。さらに、もし硬糞を排出するだけで摂食しなければ、胃内容物の量が大きく減少してもいいはずであるが、上記のようにウサギの胃内容は常に満杯状態であるのが普通であった。

硬糞は食塊中の粗片が結腸分離機構によって選択的に排出されたものである (Cheeke, 1987)。結腸分離機構は発酵に適した微細片を盲腸に残して、消化に不適な粗片を分離排出するための機構である。しかし、採餌を行わない日中休息時に硬糞を排出しこれを食べることには、すでに摂取した食物のリサイクルにより咀嚼・消化活

動が効率よく継続され、消化率を高める効果がある。休息時に硬糞を排出せず、このために消化管内の食物循環が停滞して消化活動が低下したり、休息時に硬糞を排出してただ捨ててしまうよりも適応的であろう。

食塊の乾重率は胃や小腸、盲腸では20%代前半であったが、遠位結腸における軟糞の乾重率は20%代後半、硬糞では30%代であった。このことは、硬糞形成時のみならず軟糞形成時にも食塊に脱水作用が働くことを意味している。データが充分ではないが、硬糞は遠位結腸を通過する間にさらに脱水作用を受ける可能性も示された。遠位結腸は比較的長い（平均で 86.5 cm: 小腸の長さの1/3弱）がその管壁は非常に薄く、近位結腸のような特徴的な構造もない。しかし、遠位結腸の機能に関してはまだ明確な報告がなく (Cheeke, 1987)、今後の検討事項と思われる。



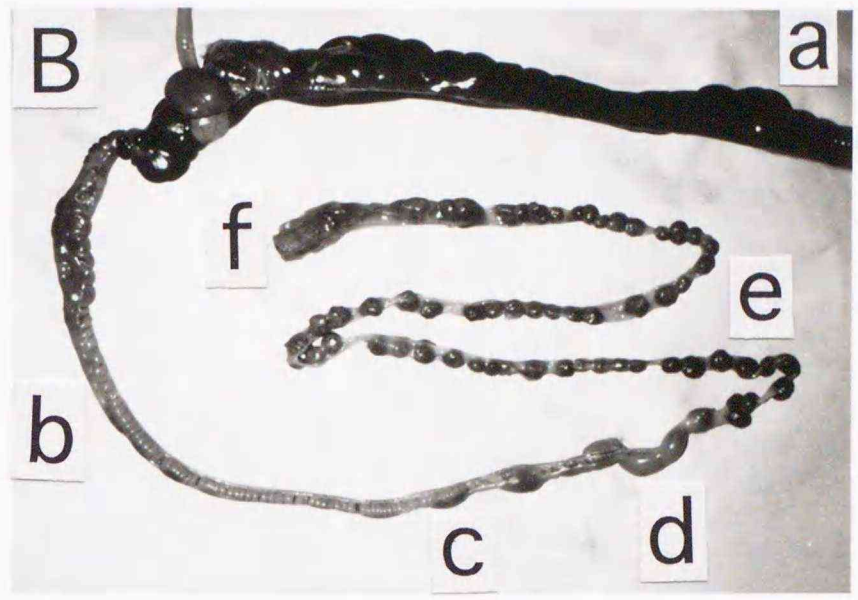


Fig. 10. Digestive tracts and their contents. A: Stomach content; pyloric part to the left. B: Overall view from the caecum to the rectum; a: ceacum, b: three-haustrated proximal colon, c: single-haustrated proximal colon, d: fusus coli, e: distal colon, f: rectum. C: Soft faeces in the distal colon. D: Hard faeces in the distal colon. Note that in B, three hard faeces in the process of formation can be seen at the end of the proximal colon; the distal colon is filled mostly with hard faeces, but soft faeces resided in and near the rectum.

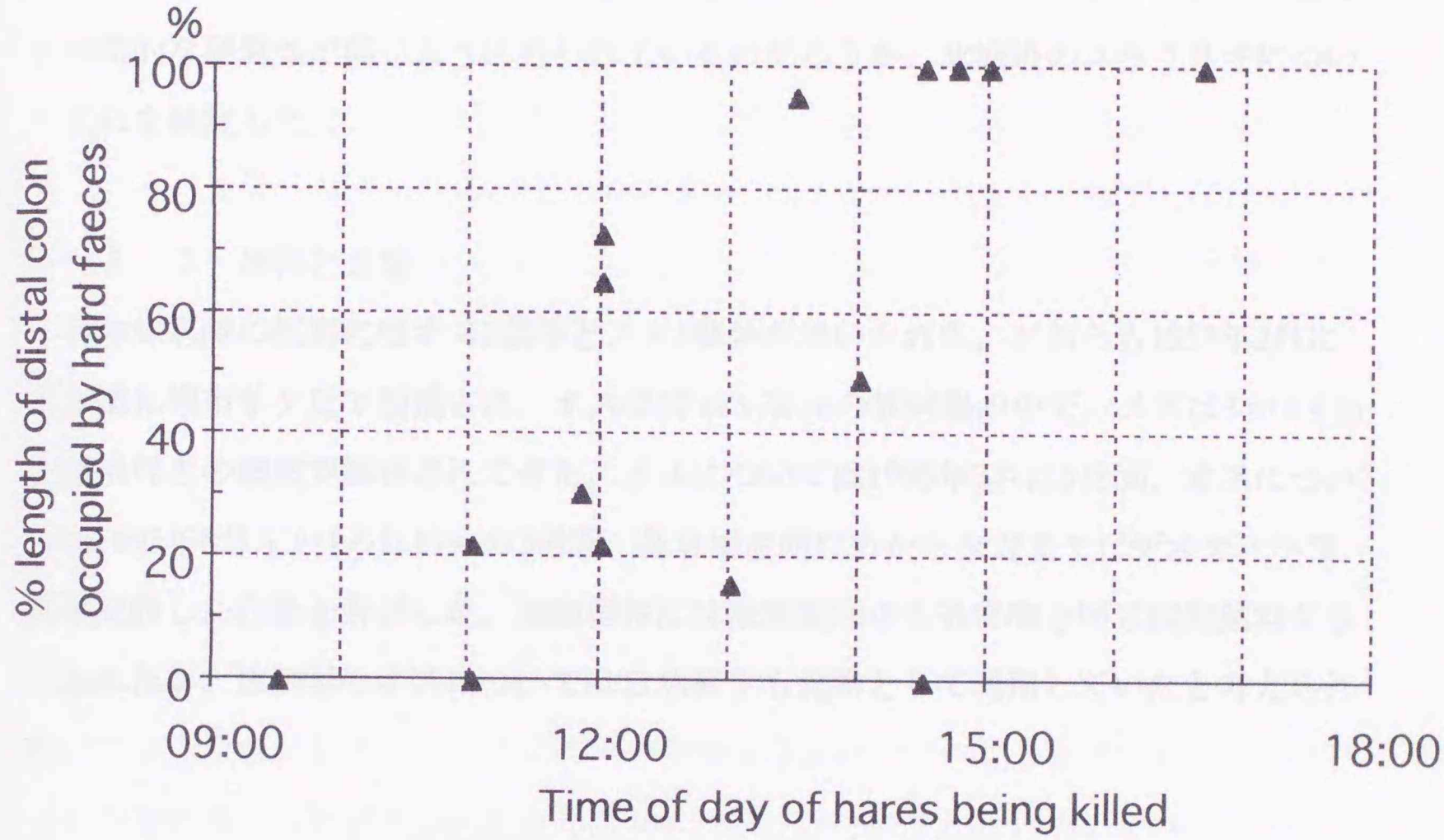


Fig. 11. The proportion of the distal colon occupied by hard faeces in relation to the time of death.

第３節　ユキウサギの硬糞食

１－３．１　はじめに

第1節および第2節の研究から、ニホンノウサギが飼育下および野外の両方において日中休息時に硬糞食を行っていることが示された。では、ニホンノウサギ以外の種でも日常的な硬糞食が同じように行われているのだろうか。北海道のユキウサギについてこれを検証した。

１－３．２　材料と方法

日中休息時の観察にはオス1個体とメス1個体が用いられた。どちらも1995年2月に北海道札幌市羊ケ丘で捕獲され、オスは32ｍx 28ｍの放飼場の中で、メスは3ｍx 4ｍの屋根付きの網室で飼育されてきた。メスについては1995年7月に5日間、オスについては1995年8月末から9月初めの2週間、休息場を明け方から夕方までビデオカメラで撮影記録し、行動を解析した。実験個体には観察期間中も通常時と同じ固型飼料が与えられたが、放飼場のオスについては自然植生も食物として利用していたと考えられる。

１－３．３　結果

メスについては、狭い飼育場で休息場の位置づけが不明確なせいか、撮影された休息場からときどき離れる行動が見られ、日中の全行動を完全に把握することができなかった。特に行動休止初期における観察を欠いているが、観察された範囲においてはほぼオスに準ずる結果が得られた (Fig. 12)。以下ではオスについての結果を中心に述べる。

まだ早朝の暗い間に休息場に入ったり、夕方暗くなるまで遅く休息場にとどまることがあったため、オスの休息場への入りの時刻と出の時刻についてはすべて確認はできなかった。しかし、明期と暗期の出入り記録がそれぞれ半数ほど得られた結果から、ほぼ日の出時刻前後（4時50分前後）に休息場に入り、日没時刻前後（18時前後）に休息場を離れたと判断された。休息開始直後、硬糞食（糞を口に受けて咀嚼する動作の繰り返し）が平均3.0回 ($n = 7$; レンジ： 2 - 5)行われた (Fig. 13)。その後、平均5時

40分 (*n* = 13; 5時21分 - 5時57分)になって軟糞食（糞を口に受けるだけで咀嚼せず、繰り返しもない行動）が始まり、昼過ぎまでに平均14.1回 (*n* = 10; 13 - 18)行われた。その後、平均13時38分（*n* = 12; 12時46分 - 14時19分）に再び硬糞食が始まり、夕方休息場を離れるまでに4.6回 (*n* = 11; 3 - 7)行われた。このようにして、ウサギは休息場にいる間に排出された糞を軟糞のみならず、硬糞もすべて摂食した。

１－３．４　考察

以上の観察結果は、ニホンノウサギで観察された日中の硬糞・軟糞食とほぼ同じパターンを示した。目立った違いは、休息開始後軟糞食が始まるまでの間の硬糞食が、ニホンノウサギでは普通1回行われたのに対して、今回観察されたユキウサギのオス個体では複数回行われたことである（メスについては軟糞食開始前の硬糞食が観察されなかったが、これは上述のように撮影された休息場にいなかったためデータがとれなかったことによるもので、必ずしもこの時間帯における硬糞食を否定するものとは考えなかった）。しかし、これらの観察は、ニホンノウサギについてもユキウサギについても、限られた数の個体に基づいており、種間での違いを意味するのかどうかについては不明であった。

これまでの研究の中で、ユキウサギの軟糞食は他のウサギ類と同様午前中から昼過ぎまで行われることが示されており (Flux, 1970; Hewson, 1962; Pehrson, 1983; Pshennikov *et al.*, 1988)、これは本研究で示された軟糞食の周期と一致する。このことは、今回の観察結果の一般性を保証するものと考えられる。

ニホンノウサギに次いで、ユキウサギでも日中休息時に排出するすべての硬糞の摂食が観察され、時間的あるいは行動的な糞食パターンにも本質的な違いが認められなかった。このことは、日中休息時に排出されるすべての硬糞の摂食が、この両種に限られた特殊な事例ではなく、もっと一般性を持つことを示唆する。他のウサギ類でも同様の硬糞食が行われている可能性が高いと考えられる。今後、*Lepus* 以外の属での硬糞食の調査・確認が必要と思われる。

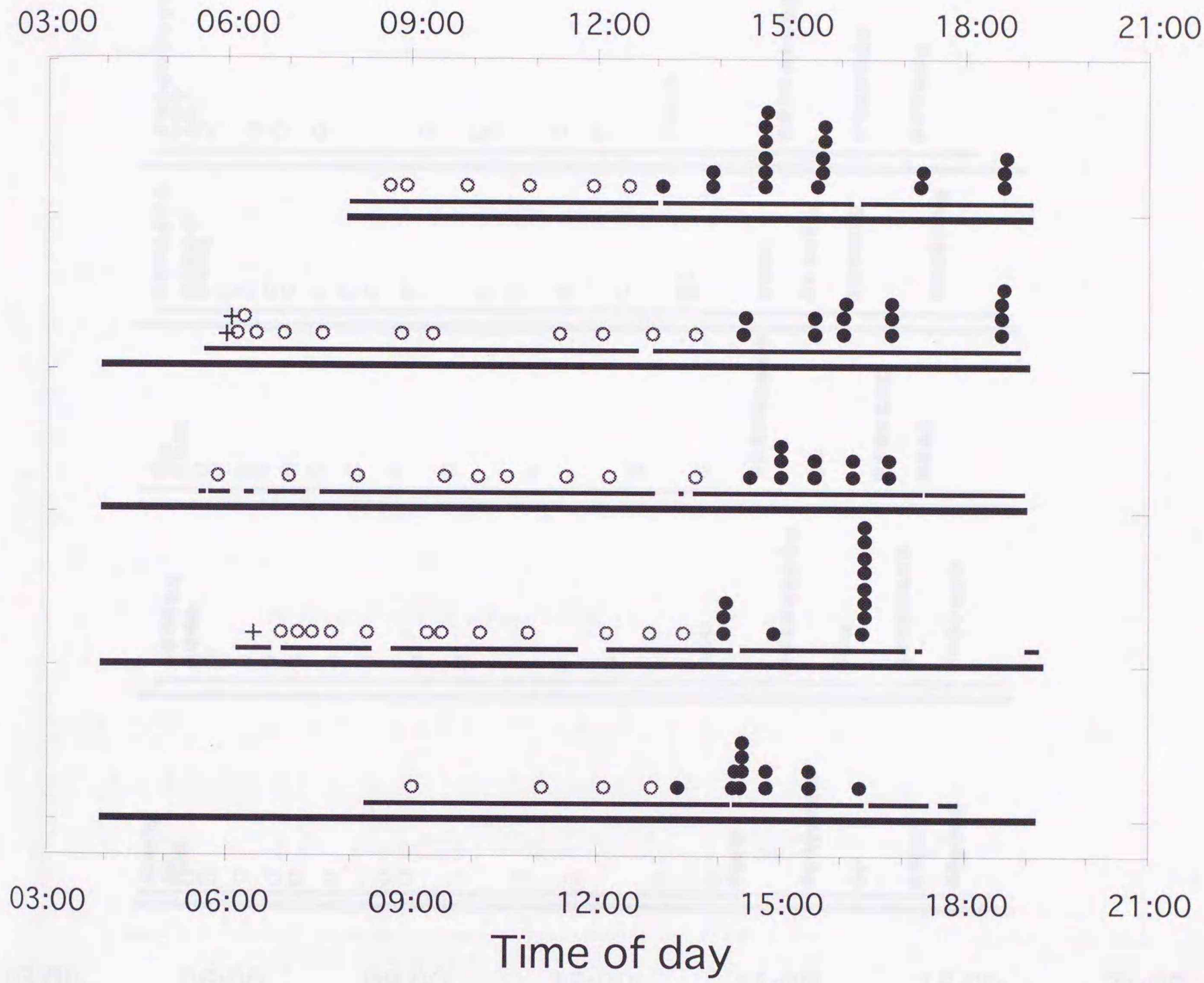


Fig.12. Female reingestion activities during the daytime stay in the form. Each circle represents a single faeces-tatking action; ●=faeces-taking action followed by mastication; ○=faeces-taking action with no mastication; +=a vague type of faeces-taking action. The solid horizontal bars indicate the hare was in the form; absence of bars indicates the hare was out of the form. The form was monitored from 600 h to 1800 h.

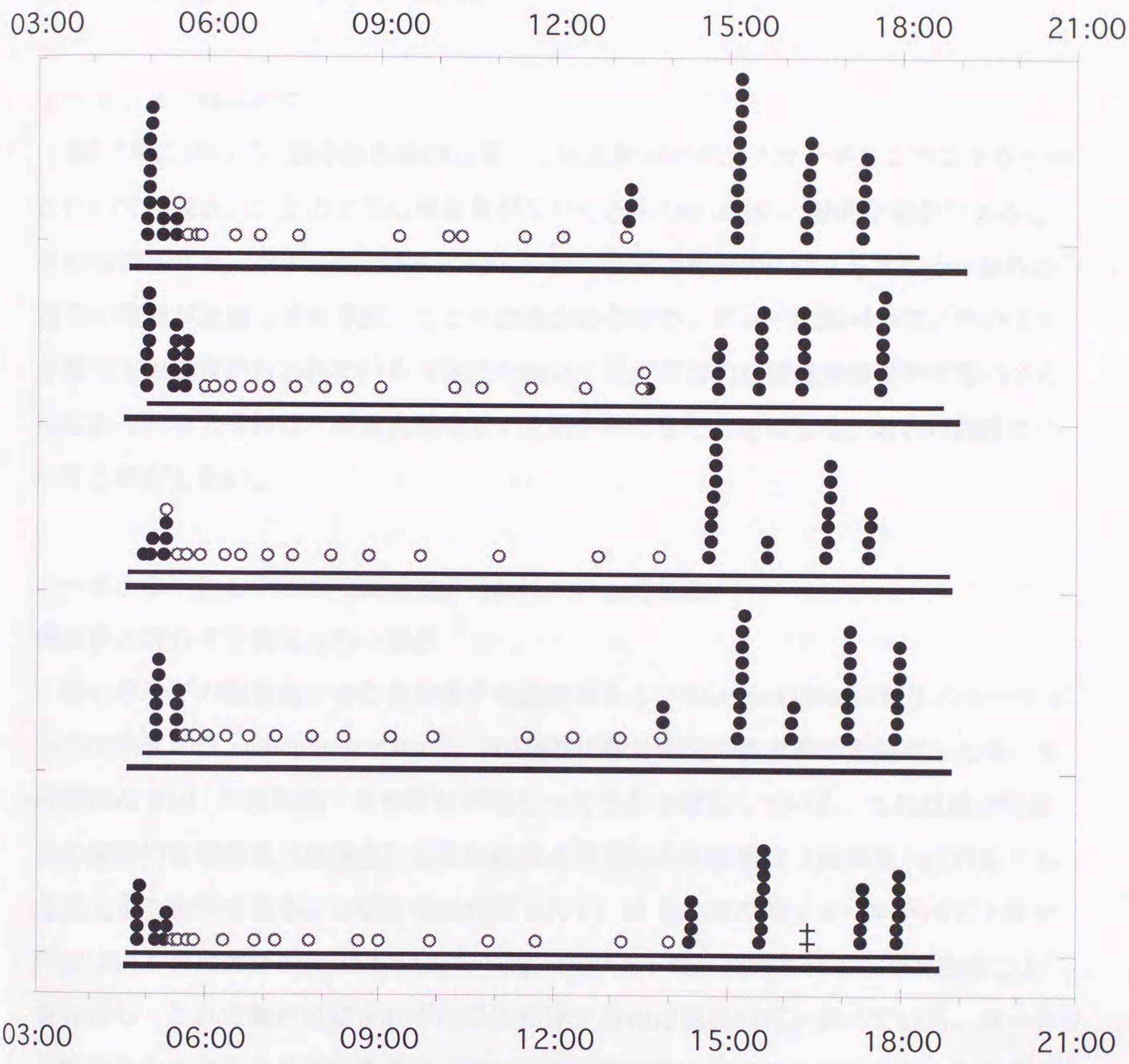


Fig.13. Male reingestion activities during the daytime stay in the form. Each circle represents a single faeces-tatking action; ●=faeces-taking action followed by mastication; ○=faeces-taking action with no mastication; +=a vague type of faeces-taking action. The solid horizontal bars indicate the hare was in the form; absence of bars indicates the hare was out of the form. The form was monitored from 600 h to 1800 h.

第４節　硬糞食はウサギ類に一般的か

１－４．１　はじめに

第1-3節において、日中休息時の日常的な硬糞食がニホンノウサギおよびユキウサギにおいて確認され、このような硬糞食が少なくとも*Lepus*属に一般的な現象であることが示唆された。ウサギ類全体について一般的な結論を出すにはさらに*Lepus*以外の属での確認が必要ではあるが、ここでは過去の文献のレビューに基づいて、他のウサギ類でも硬糞食が行われている可能性を検証する。日常的な硬糞食がウサギ類の多くに認められるとすれば、硬糞食が今まで見逃されてきたことになる。この可能性についても検討したい。

１－４．２　他のウサギで硬糞食が行われている可能性

硬糞食と符合する糞食行動の記載

他のウサギの硬糞食の存在を示唆する証拠がある。Watson (1954)は野生のヨーロッパアナウサギ*O. cuniculus*について、朝9時前に数分間隔の糞食動作を観察した後、９時を挟んで10 - 20分間隔で糞食動作が起こったことを報告している。これは休息開始後の連続的咀嚼糞食（硬糞食）とそれに続く単発的非咀嚼糞食（軟糞食）に対応すると見なすことができる。Lockly (1964)は（人工）休息穴内の野生ヨーロッパアナウサギについて糞食動作の後100秒以上もの間、顎の上下動が観察される場合があることを報告し、これで糞が咀嚼されずに胃に到達するのは驚異的だと述べている。ヨーロッパアナウサギの家畜品種であるカイウサギで軟糞は噛まずに呑み込まれることを考慮すれば、このLockly (1964)の観察は、硬糞食に伴う咀嚼を観察していた可能性がきわめて高いと考えられる。さらに、ごく最近になって、Ebino *et al.* (1993)はカイウサギをビデオで24時間観察し、頻繁に硬糞食が行われていることを報告した。糞食動作は数分間隔と 10 - 60分間隔で行われる場合があり、前者では糞食動作の合間に硬糞をケージの床に落とすことがあったため、海老野は硬糞食と見なした。この観察では複数個体が24時間観察されているものの、観察個体の基本的な日周リズムが明らかにされておらず、各個体間で硬軟糞の摂食リズムにも一致が認められない。このため、糞食と日周活動周期との関係は明らかではない。

以上の観察はいづれも断片的ではあるが、本研究で得られた結果ときわめてよく符合する。したがって、少なくともカイウサギとその野生種であるアナウサギについては硬糞食が頻繁に行われている可能性が極めて高いと考えられる。しかし、いづれも観察が断片的なため、硬糞食の周期的なパターンについても*Lepus*属のそれとよく一致するかどうかは明らかではなかった。

軟糞食周期の一致

軟糞食について、ウサギ類の多くの種について行われた捕殺個体の消化管内の軟糞の時刻別分布データを見ると、すべて午前中から昼過ぎにかけて軟糞が摂食されていると解釈される([*O. cuniculus*]: Southern, 1942; Watson, 1954; Meyers, 1955; [*L. europeus*]: Watson & Taylor, 1955; [*L. californicus*]: Lechleitner, 1957; Bothma *et al.*, 1982; [*Sylvilagus aquaticus*]: Toll *et al.*, 1960; [*S. floridanus*]: Heisinger, 1962; 1965; [*L. timidus*]: Hewson, 1962; Flux, 1970; [*L. brachyurus*]: 斉藤, 1978)。したがって、これらの軟糞食周期は、今回ニホンノウサギやユキウサギで得られた周期と一致する。これらの報告ではその性格上、硬糞食の有無については示されていない。しかし、これらの報告でも硬糞食がこれらの種においても同じように行われている可能性が高いことを間接的に示唆している。なぜなら、ニホンノウサギの場合と同様に、これらのウサギ類の休息場や休息穴においても排出された硬糞の塊が認められるという報告はなく、休息中、軟糞排出前後に硬糞が排出されて摂食されている可能性が高いからである。例えば、Lockley (1964)は4年間にわたる人工巣穴の観察で、中でアナウサギが糞を巣穴内に捨てたことは一度もなかったと記している。

１－４．３　硬糞食が見落とされてきた可能性

もし、ウサギ類の多くで日常的な硬糞食があるとすれば、これまで数多くの糞食研究が行われながら、硬糞食が見落とされてきたことになる。その可能性はあるのだろうか。以下で検討したい。

確認の困難性

硬糞食が見落とされてきた可能性の一つは、毛繕い動作と紛らわしいこともあって糞食行動が見逃されがちなことである。当初Morot (1882)が軟糞食を明らかにした際

にも、偶然の観察ではなく、カイウサギから隠れて行った入念な観察によっている。また、Madsen (1939)の論文を審査したTaylor (1940b)は獣医学者として日常的にカイウサギに接していながら、「余りにも荒唐無稽で真面目な審査に値しない (too fantastic for serious consideration)」と、当初、頭から糞食行動の存在を否定したと述べている。

これまで多くの野生ウサギ類で糞食行動の存在が確認されてきたが、行動そのものの観察によるものはKirkpatrick (1956)による一例に過ぎず、他はすべて消化器官内の軟糞を証拠としたものであった。ニホンノウサギで明らかになったように（第1章第1節）、硬糞が咀嚼されれば胃の中で硬糞の形では存在しない。しかも、噛み砕かれた硬糞が胃の中にあっても、硬糞の素材は食物にもともと含まれていた粗片であるため他の食物と区別できず、それと分からない。したがって、たとえ硬糞食があっても消化管内容物の観察から硬糞食の発見は難しい。

硬糞食発見の手がかりと予断による誤解釈

一方、糞食行動を観察しても、糞は肛門から直接口に移されるため、硬糞を直接見ることによる硬糞食の確認は不可能である。結局、糞食に伴う咀嚼動作の有無が、摂食される糞に硬糞と軟糞の別があることを知る唯一の行動的な手がかりであると考えられる。本研究で行ったような映像記録による行動解析によらなければ、この手がかりを系統的に把握することは難しいと考えられる。一方、Lockley (1964)は休息中のヨーロッパアナウサギについて咀嚼を伴う糞食行動を数多く観察しながら、あくまでこれを軟糞食と見なした。これは糞食すなわち軟糞食とする予断があったためと考えられる。こうした予断も硬糞食が見落とされてきた大きな要因の一つであったに違いない。

糞食周期の調査には、糞食防止のためのカラーをつけて軟糞排出を観察したり、捕殺時刻の明らかな個体の消化器官内の軟糞を観察する方法が用いられてきた。この方法により得られる軟糞の排出終了時刻と、行動観察から得られる硬糞排出開始との間には、硬糞食による時間的なずれがある。このずれの存在も硬糞食を知る手がかりになりうる。Heisinger (1962)はただ一人このずれに注目したが、硬糞食がないという予断から、この時間的なずれを絶食期間だと見なした。

１－４．４　予断の形成－歴史的経緯と硬軟糞形成のメカニズム

上述のように、硬糞食の見落としには硬糞は摂食しないという予断が大いに作用したと考えられる。このような予断はどのようにして生まれたのだろうか。

歴史的経緯

この理由を考えるにはまず、糞食研究の歴史を振り返る必要がある。

前述のように、カイウサギの糞食については19世紀以前から多くの人に観察され、記録に残されていた。しかし、この事実が広く知られ研究されるようになったのは、Madsen (1939)とTaylor (1939)によるMorot (1882)論文の再発見と追認による。この研究が大きな関心を惹いたのは、カイウサギの胃に時に大量に見つかり、長い間由来が謎とされてきた粒状物の由来が解明され、それが未知の「軟糞」であったことによる。単なる糞食行動の発見ではこうした大きな関心は惹かなかったと考えられる。これがMadsen (1939)とTaylor (1939)以前にも糞食行動がなんども記録されながら、いわば忘れられてきた理由でもあると考えられる。糞食はその発見当初から軟糞食として把握されたのである。

硬軟糞形成のメカニズム。

もう一つ、硬糞食が想定されなかった理由が考えられる。硬軟糞形成のメカニズムの解明によって、軟糞食には栄養生理学的に大きな意味が見いだされた一方、硬糞食にはそうした意味がないばかりか、むしろ硬糞は廃棄物であるという認識が生まれたことである。

硬糞と軟糞を作り分ける仕組みについては、糞食発見後30年以上も不明であったが、1972年に出た二つの論文 (Björnhag, 1972; Pickard & Stevens, 1972)によって近位結腸における分離機構の存在が初めて示唆され、続いて分離機構にかかる消化管と食塊の具体的な動きが明らかにされた (Ruckebusch & Hörnicke, 1977; Ehrlein *et al.*, 1983; Hörnicke *et al.*, 1984)。これらの研究はそれぞれ手法が違い、細部での整合性が必ずしもはっきりしないが、硬糞・軟糞形成時の盲腸から結腸にかけての動きを次のようにまとめることができる。

回腸から盲腸に流入した食塊はぜん動運動によって盲腸の中を往復し（その頻度は硬糞形成時に1分間に1,2回、軟糞形成時には頻度が半減する）、よく混ぜ合わされる。時々、大きなぜん動運動が起こって近位結腸前部に食塊の一部が送り込まれる。硬糞

形成時には、結腸膨起（近位結腸部の腸管に見られるひだ状の構造。近位結腸前部には3列、後部には1列ある。Fig. 14）の動きが活発で、食塊中から微細片 (< 100 μ)を分離して盲腸に戻すように働く。その一方で、近位結腸前後部の境付近で腸にくびれが生じ食塊を分割して徐々に先へ送る。こうして食塊中には次第に粗片 (> 100 μ)が集積され、結腸紡錘部（近位結腸と遠位結腸の間を繋ぐ厚い筋肉質の管。長さ5cm程。Fig. 14）付近で硬糞粒が形成される。一方、軟糞形成時には、近位結腸後部における結腸膨起やくびれの動きが共に低下し、不定期に起きるしごくような腸管の動きによって食塊は大きく先へ送られ、結腸紡錘部付近で軟糞粒となる。軟糞粒はその後２時間以内に肛門に達する。なお、硬糞形成時には、盲腸で吸収された水が近位結腸後部の腸壁面から分泌され、結腸膨起による微細片の逆流を助けている (Björnhag, 1981; Cheeke, 1987)。また、胃から回腸への食塊の流れは一日を通じて変わらないことが示されており (Bouyssou *et al.*, 1986)、硬糞形成時のみならず軟糞形成時にも胃から盲腸への食塊流入は続いていると推測される。

このように、結腸分離機構は食物片のサイズに依存した物理的プロセスであり、硬糞は食塊中の粗片が近位結腸において機械的に分離され作られたものである。発酵に不適な粗片を食塊から分離排出することが結腸分離機構の基本的な役割である。その結果作られる硬糞には確かに、軟糞のような栄養生理学的に特別な摂食意義は見いだせない。硬軟糞形成メカニズムの解明によって生じたこのような認識は誤ったものではないが、硬糞食の発見を妨げる要因になったと考えられる。

１－４．５　結論

以上のように、*Lepus*属のみならず、*Sylvilagus*属や*Oryctolagus*属などの他のウサギ類でも日常的な硬糞食を示唆する観察があり、一方で、硬糞食が数多くの糞食研究にも拘わらず見逃されてきた可能性も納得するに足るほど十分高いものである。以上の状況を総合的に考えて、ウサギ類の多くで日常的な硬糞食が行われているとの結論に達した。

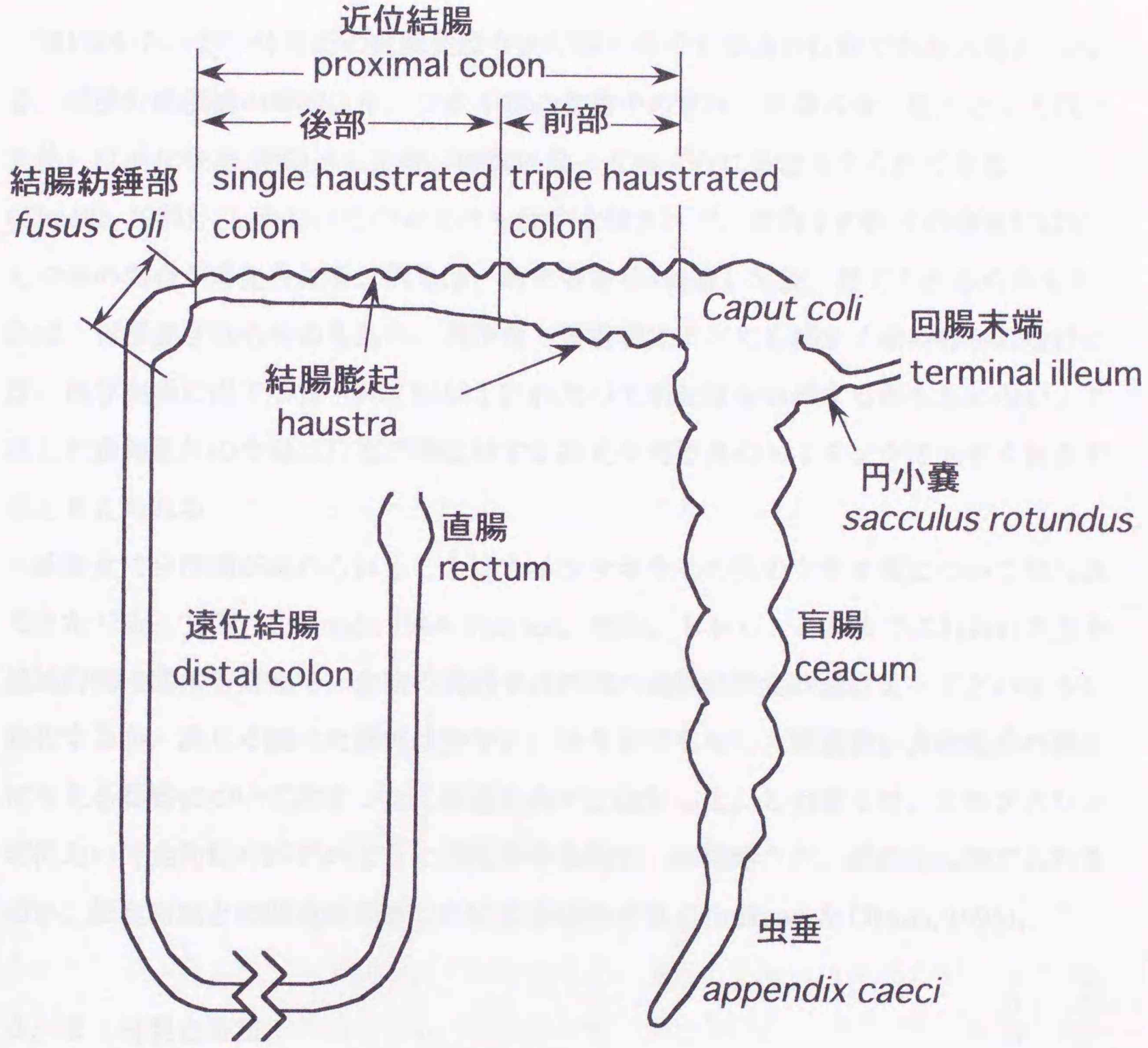


Fig. 14. Schematic view of digestive tracts of hares and rabbits. Refer to the text under the heading "the mechanism of soft and hard faeces formation."

第２章　硬糞食と食物粗片の腸内通過と再循環

２．１　はじめに

第1章から、日中休息時の硬糞食はウサギ類の多くで普通の行動であると考えられる。結腸分離機構の解明以来、ウサギ類の食物中の粗片（咀嚼の後、粗片として残った物）は消化管を1回通過した後、硬糞になって捨てられると考えられてきた (Cheeke, 1987)。しかし、この考えはもはや支持されず、食物中の粗片の命運にはいくつかの場合が考えられる。例えば、消化管を1回通過した後、捨てられるものもあれば、再摂食されるものもある。再摂食・再咀嚼によっても細かく噛み砕かれなければ、再び硬糞に出て摂食され二回以上にわたって消化管を循環するかもしれない。こうした食物粗片の命運は日周活動に対する摂食や再摂食のタイミングに大きく依存すると考えられる。

軟糞食に日周期が認められることはカイウサギやその他のウサギ類について知られてきた (Jilge, 1974; Heisinger, 1964; Pearson, 1983)。しかし、これまでに行われた食物通過時間に関する研究で、食物の通過や再循環の過程が摂食時刻によってどのように変化するか、詳しく調べた研究は少ない。いうまでもなく、硬糞食が食物粗片の排出に与える影響についてはまったく考慮されてこなかった。この章では、ニホンノウサギにおいて食物粗片がどのように消化管を通過し、再循環され、最終的に捨てられるのか、摂食時刻との関連で調査した結果を報告する (Hirakawa & Okada, 1995)。

２．２　材料と方法

供試個体と実験の基本設定

よく人に慣れたニホンノウサギ3個体（飼育下で出生）を実験に用いた。

実験は、日中は自然光条件下、夜は暗赤色灯で照明した3.6 m x 3.6 mの部屋で行った。実験個体は実験の数日前にこの部屋に移し、通常の日周活動（すなわち、夜間採餌／日中休息）を行っていることを確認してから実験を行った。採餌活動の把握は、餌箱重量を電子天秤と小型コンピューターを組み合わせた装置により継続的に記録することにより行った。実験個体には実験期間中も通常時と同じ固型飼料を与えた。

実験の基本手続き

色の異なる薄い合成ゴムの片（厚さ：0.2 mm、面積：1 mm x 1 mm あるいは 1 mm x 2 mm）を食物中の粗片の動きを見るためのマーカーとして用いた。マーカーを、水で解いた固型飼料と混ぜてから乾燥させ、ペレットにした。マーカー入りペレットを夜間のある時間帯だけ、通常の固型飼料の代わりに餌箱におき、ウサギに自由に摂食させた。

マーカー入りペレットを与えた晩とそれに続く2晩は、実験個体をビデオカメラによってモニターし、糞を排出のたびに回収した。4日目、5日目の晩に排出された糞はそれぞれ翌朝一度にまとめて回収した。回収した糞は水で解きほぐし、マーカー片を一つずつ拾って、その数を数えた。マーカー片には摂食時のままのものと破砕されたものがあり、破砕によって元の片の半分以下のサイズになったものは重複を避けるため計数から除外した。5回行われた実験のうち、実験3、4、5では餌箱に摂食されずに残ったペレット中のマーカー片を計数し、実際に摂食されたマーカー片の数を算出した。

自然排出の糞に出るマーカーの回収実験

実験は、マーカー入りペレットを与える方法や時間を変えて5回行った。実験1では、1色のマーカー入りペレットを午後6時から8時まで2時間にわたって与え、実験2では4色のマーカー入りペレットをそれぞれ色別に午後6時、7時半、8時、9時半から1時間半にわたって与え自由に摂食させた。実験3と4では、５色のマーカー入りペレットを、夕方から翌明け方まで2時間半ないし2時間おきに通常の飼料と置き換えて、1回の摂食行動後、すぐ通常の飼料に戻し、各色マーカーの摂食時刻を限定した。実験5は実験3、4と同様であるが、真夜中から明け方まで1時間おきにマーカー入りペレットに置き換えた。実験1と2には 1 mm x 2 mm、実験3、4、5には 1 mm x 1 mmのサイズのマーカーを用いた。

日中の糞に出るマーカーの回収実験

日中休息時に排出され再摂食を受ける粗片の量を推定するために次のような実験を行った。マーカー入りペレットを夜間2時間半毎に色別に5色分、上述の方法で与え、実験個体が朝、休息に入った時点で糞食を妨げるカラーをつけて、その後、排出され

る硬糞・軟糞を回収し、中に含まれるマーカーの数を数えた。

統計手法と計算方法

マーカー通過時間については3種類の計算を行った。「最短通過時間」はマーカー入りペレットの最初の摂食時刻からマーカーが最初に糞中に出た時刻までの経過時間とした。「98%排出時間」は最初の摂食時刻から全回収マーカーの98%が排出された時刻までの経過時間とした。「平均滞留時間 (MRT)」は MRT = ∑pitiとして計算した。piは一度に排出されたマーカーの全回収マーカーに対する比率、tiはその一群のマーカーが排出までに要した時間である (Blaxter *et al.*, 1956)。

マーカーの回収率や破砕率の比較にはG検定を用いた (Sokal & Rohlf, 1973)。通過時間の実験間比較にはMann-Whitneyのu検定を用いた。

２．３　結果

日周活動の概要

実験期間中、実験個体は平均して午後5時1分 (n = 15; 16:15 - 17:53)に摂食活動を開始し、午前4時26分 (n = 14; 3:18 - 5:18)に摂食活動を終了した。糞の排出は午後5時34分 (n = 15; 16:29 - 18:30)に始まり、午前4時43分 (n = 15; 3:58 - 5:28)に終了した。日中の糞食活動は実験中の一部期間モニターした範囲内では、通常の軟糞・硬糞の摂食パターンを示した (Fig. 15)。

マーカー回収率

マーカー摂食数の明らかな実験3、4、5でマーカー回収率（摂食マーカー数に対する回収マーカー数の比）を比較すると、実験5の回収率は実験3、4の回収率よりも有意に高かった(G-test, $p < 0.01$)が、各実験内では実験4で白色マーカーの回収率が他の色のマーカーよりも有意に低かった(G-test, $p < 0.01$)ことを除けば、有意な差は認められなかった。色別の回収率では、一定の違いが出る傾向は認められず、実験4の白色マーカーの低回収率の原因は不明であった。

マーカーの排出経過

摂食実験後5晩目までに排出・回収された全マーカー（5764片）のうち、99.6%が2晩目の終わりまでに排出され、0.4%が3晩目に排出された。4晩目に1片(0.02%)が回収されたが、5晩目にはまったく回収されなかった。マーカーの摂食時刻は1晩目の回収率に大きく影響したが、それ以降の累積回収率には影響がなかった (Fig. 16, Table 3)。夕方採餌活動開始後、比較的早めに摂食されたマーカーはほとんどその晩のうちに排出されたが、摂食時刻が遅くなるほど翌晩に排出される量が増加した。

実験3、4、5での最短通過時間は非常に短く、最小は2時間0分で最大で3時間22分であった (n = 13; 2:36 ± 0:25 h)。ただし、マーカーが朝3時30分以降に摂食され、2晩目、13-14時間後に初めて排出された極端な2例は除外した (Fig. 17)。糞中のマーカー密度のピークは摂食した晩のうちなら摂食後3-5時間後に、翌晩に持ち越される場合は13 - 16時間後に出現した (Fig. 18)。98%排出時間は、極端に短い一例（10時間4分）を除いて、平均23時間31分 ± (SD) 64 分 (n = 14; 20:19 - 25:03 h)であった。

一方、実験2では最短通過時間は平均4時間25分 ± (SD) 64 分 (n = 4; 3:59 - 5:01 h)であり、実験3、4、5での最短通過時間（平均2時間36分）より有意に長かった (Mann-Whitney test; $p < 0.01$)が、98%排出時間は平均22時間13分で有意な差は認められなかった (Mann-Whitney test; $p > 0.05$)。

平均滞留時間は摂食時刻が遅くなるほど長くなり、最大が16時間29分で、最小の4時間51分よりも3倍以上も要した (Fig. 17)。

マーカーの破砕率

1 mm x 1 mmのサイズのマーカー（実験3、4、5）では1晩目回収片の2.8%、2晩目回収片の7.5%が破砕されており、平均で5.2%の破砕率があった (Table 3)。1 mm x 2 mmのサイズのマーカー（実験1、2）では1晩目回収片の18.5%、2晩目回収片の42.6%が破砕され、平均破砕率は23.7%であった。1晩目と2晩目の回収片破砕率の差はサイズの違う2種類のマーカーとも有意であった (G-test; $p < 0.01$)。一方、1 mm x 2 mmのサイズのマーカーの破砕率の方が1 mm x 1 mmのサイズのマーカーより破砕率が有意に高かった (G-test; $p < 0.01$)。

日中糞に含まれるマーカー

カラーによる糞食阻害実験では、実験個体は通常より早く休息に入り、休息開始後

の午前3時20分にカラーを付けた。実験個体はその後、非常に高いストレス状態を示し、観察者を恐れて神経質になった。糞排出のスケジュールは遅れて、軟糞の排出は午前7時34分に始まり、硬糞の排出開始は午後7時57分になった。実験個体が過度にストレスを受けるのを避けるため、硬糞排出開始後すぐカラーを外して実験を中止した。この個体は実験に先立つ期間には平均午後12時29分 ($n = 8$)に硬糞食を始めており、これが通常のスケジュールと考えられた。このため、実験の狙い通り日中の軟糞や硬糞に排出されるはずのすべてのマーカーを回収することはできなかった。一つだけ注目すべき結果は、硬糞だけでなく軟糞の中にもマーカーの排出が見られたことである。乾重1 g当たり、軟糞中には 34片あるのに対し、軟糞排出前の硬糞中には71片、軟糞排出後の硬糞中には60片あり、軟糞に含まれるマーカー数は糞の乾重当たりでは硬糞中のマーカーの数よりも少なかった。

２．４　考察

マーカー片は摂食後2晩目の終わりまでにほぼすべて回収された。マーカー排出の時間経過から判断すると、回収率が100%にならない理由は排出の遅れではなく、マーカー片の破砕が主な原因であると考えられた。その理由として、第一に、元のサイズの1/2未満のマーカー片は回収されても計数の対象としなかったこと、第二に、一部のマーカーは小さく破砕されたため糞の中にあっても回収されなかった可能性があること、第三に、そのうちの一部は細かく破砕され、微細片として消化管内で挙動したため、実際に遅くなって排出された可能性があること、が挙げられる。ちなみに、3晩目以降に回収されたマーカー片で元の1/2未満のサイズだったために計数されなかった例はなかった。マーカー片破砕率の1晩目から2晩目にかけての増加は、糞食に伴う咀嚼の効果によるものと考えられる。このことは、再摂食によって咀嚼が加われば、マーカーの回収率が下がることを示している。したがって、実験結果をより正確に表現すると、マーカー片は咀嚼により小さく破砕されない限り、摂食後2晩でほぼすべて排出される。3晩目以降に排出されるものは、小さく破砕されて微細片として挙動したものか、小さすぎてマーカー片として認識されなかったものである。

近位結腸における分離作用は食物片のサイズに依存した物理的なプロセスである。その閾値は0.1 - 0.3 mmの範囲にあると考えられている (Björnhag, 1972)。本研究で使用したマーカー片のサイズは食物粗片としてこの分離作用を受けるための十分な大き

さがある。一方、Pickerd & Stevens (1972)は、径2 mm x 長さ2 mm（径2 mm x 長さ5 mm）のサイズのプラスチック製チューブの17% (60%)が摂食後胃の中に24時間以上留まることを報告した。これは、ウサギの胃が大きな食物塊を選択的に留めておく作用を持つことを示している。これがおそらくカイウサギの胃の中に軟糞粒が数時間留まっている理由と思われる (Griffiths & Davies, 1963)。これまでに報告された固形マーカーの非常に長い滞留時間 (Bailey, 1968; Clemens & Stevens, 1980)はこの効果によるところが大きいと考えられる。これに対して、実験3、4、5で示された非常に短い通過時間は、用いたマーカーが胃におけるこうした選択的滞留の作用を強く受けていないことを示している。しかし、実験2（マーカーサイズ1 mm x 2 mm）の最短通過時間が実験3、4、5（マーカーサイズ1 mm x 1 mm）よりも有意に長い理由はこの作用による可能性がある。ニホンノウサギの硬糞に含まれる粗片の最大の長さは1 - 2 mmで、用いたマーカー片のサイズに近い。

近位結腸における分離プロセスでは、食塊の進行方向に対して結腸膨起の逆方向への動きが選択的に水分や微細片を食塊から分離して盲腸に戻すように作用する (Ehrlein *et al.*, 1983)。このようなプロセスでは、比較的大きな粗片が偶発的に盲腸に戻される可能性は考えにくい。したがって、分離機構が停止し、盲腸内容物が近位結腸を経て軟糞に形成されるときには盲腸内容物に含まれる粗片は非常に少ないはずである。それにも関わらずマーカー片が盲腸内容物に由来する軟糞にもかなり含まれていたことは一見不可解に思える。しかし、このことは次のことから理解できる。分離機構が作用しているとき、食塊は回腸から盲腸の中へ流入し、近位結腸に送り込まれる前に盲腸内容物と一旦よく混ぜ合わされる (Björnhag, 1972; Pickard & Stevens, 1972; Ehrlein *et al.*, 1983)。したがって、結腸分離機構がしばらく作用しても粗片は盲腸内容物から決してなくならない。さらに、結腸分離機構が停止し、盲腸内容物が盲腸から送出されて軟糞が形成されつつあるときも胃から盲腸への食塊の流れは中断されない。すなわち、Gidenne (1987)は軟糞が形成されている午前中に胃内容物量が減少する傾向を示し、Bouyssou *et al.* (1986)は経口的に強制投与したマーカーの回腸への流出は、投与時刻によって大きく変化しないことを示した。

本研究の結果、食物粗片の消化管通過は大変速いことが明らかとなった。すなわち、糞食の相が排出過程に割り込まなければ、最短通過時間は2時間、98%排出時間も10時間と大変短い。しかし、もしこれに約半日続く糞食の相が割り込むとこれらの時間

は10時間以上も長くなる。このことが示すのは、粗片の基本的な消化管通過速度は非常に速いが、消化管滞留時間は日中の糞食・再循環による排出遅延で長くなることである。この結果、食物粗片の平均滞留時間は摂食時刻が遅くなるほど長くなる (Fig. 17)。したがって、ウサギ類では食物の滞留時間が摂食時刻によって大きく変化し、平均滞留時間 (MRT)の値はただ一つには決められない。すなわち、摂食時刻を特定しない平均滞留時間の測定には意味がない。

以上のように、摂食時刻は食物の滞留時間、ひいては消化率に大きく影響すると考えられる。しかし、糞食行動が半世紀以上も広く知られてきたにも拘わらず、カイウサギを用いた栄養生理学的な実験において、糞食リズムの影響が十分考慮されてない例がいまだに多く見られる。例えば、実験に際して糞食リズムを把握していなかったり、把握していてもマーカー注入や食物摂食の時刻が明示されず、 糞食や摂食リズムとの関係が考慮されていないなどである。

カイウサギは一定の光日周期（例えば、12時間明、12時間暗）下に置かれ、"自由な餌の摂食"が許されると、暗期に採餌を行い、軟糞食を明期の前半に行う (Jilge, 1974; 1976; Hörnicke & Batch, 1977)。つまり、カイウサギも本質的にニホンノウサギやユキウサギと同様の活動周期を持つ。しかし、Eden (1940b)が軟糞を「night faeces」と呼んだことにも見られるように、カイウサギの糞食周期については糞食発見当初から報告が一貫せず、混乱が続いている。この混乱はJilge (1974; 1976)、Hörnicke & Batch (1977)の研究以降も完全に終息していない。例えば、Cheeke (1987)はカイウサギの栄養と消化に関する教科書の中で、軟糞について「night faeces」の呼称を他の呼称と並列に紹介している。この混乱はカイウサギの給餌の仕方に起因すると思われる。例えば、1日で食べ切る量の餌を朝に与えると、ウサギは餌を与えられてすぐ、すなわち日中に摂食を行うようになり、採餌周期が逆転する。その結果、餌の途切れる夜間になって、軟糞の排出が始まると考えられる (例えば、Thacker & Brandt, 1955)。

一定の光日周期（12時間明、12時間暗）下で餌を常時豊富に与えて飼育すれば、カイウサギは夜間採餌を行い、日中糞食を行うことを普通期待してよい。しかし、たとえこのような場合でも、実験に際して糞食リズムの把握は不可欠であることを強調しておきたい。なぜなら、一般的に言って、飼育条件の中の予測できない要素が糞食リズムに影響する可能性があるからである。例えば、栄養生理学的研究の中には個体間の実験条件を揃えるために給餌量を一定に制限して与えているものがあるが、ニホン

ノウサギでは餌が不足すると硬糞を食べることが示されており（第1章）、カイウサギでも同じことが生じる可能性が高い。また、カイウサギのごく一部には、真夜中に第二の軟糞食周期を持つ個体がいることが知られている (Jilge 1982)。このような場合、糞食リズムの把握なしでこの種の実験結果を適切に評価することは不可能である。

カイウサギを用いた食物通過時間に関する研究に関連してもう一つ指摘しておきたい。それは、食物片のサイズによって命運が異なること（結腸分離機構の作用が食物片のサイズによる物理的なプロセスであること）が十分明確に認識されているとはいいがたいことである。これまで主に用いられてきた染色やラジオアイソトープ等によって食物をラベルする方法では、サイズによって異なる食物の動きを別々に捉えていない可能性が大きい。液状マーカーと固体マーカーの通過を比較した研究もあるが、結腸分離機構の働きに関して本質的なことは液状物か固体かではなく、食物片のサイズである。固体マーカーのサイズが分離機構の閾値より小さかったり、閾値を挟んでばらつきがあったりすれば、実験結果の解釈はきわめて困難になる。これまでにカイウサギを用いて行われた多くの生理学的実験は批判的な再検討の必要があると言えよう。

本研究において、ニホンノウサギの食物中の粗片はたとえ糞食により再循環されても摂食後2晩目の終わりまでにはほぼ完全に排出されることが示された。これは食物粗片が消化管内を非常に速い速度で通過することによる。夜間早いうちに摂食された食物粗片がその晩のうちにほぼすべて排出されること、日中糞食された食物粗片が次の晩に完全に排出されることは、どちらも食物粗片の早い通過によるものである。食物粗片は摂食後、これに続く日中に排出された時のみ、再摂食・咀嚼されて再度消化の機会を与えられる。このことは、硬糞食によって消化や破砕の難しい食物粗片が何度も消化管を循環し、消化効率を下げることはないことを示している。

「休息時に行われ、消化の難しい食物粗片が再咀嚼される」点では、硬糞食は前胃発酵動物の反芻に相当する。Taylor (1940b)によって軟糞食のために提案され、その後使われることのなかった術語「擬反芻pseudo-rumination」はむしろ硬糞食を指すのに相応しいと思われる。

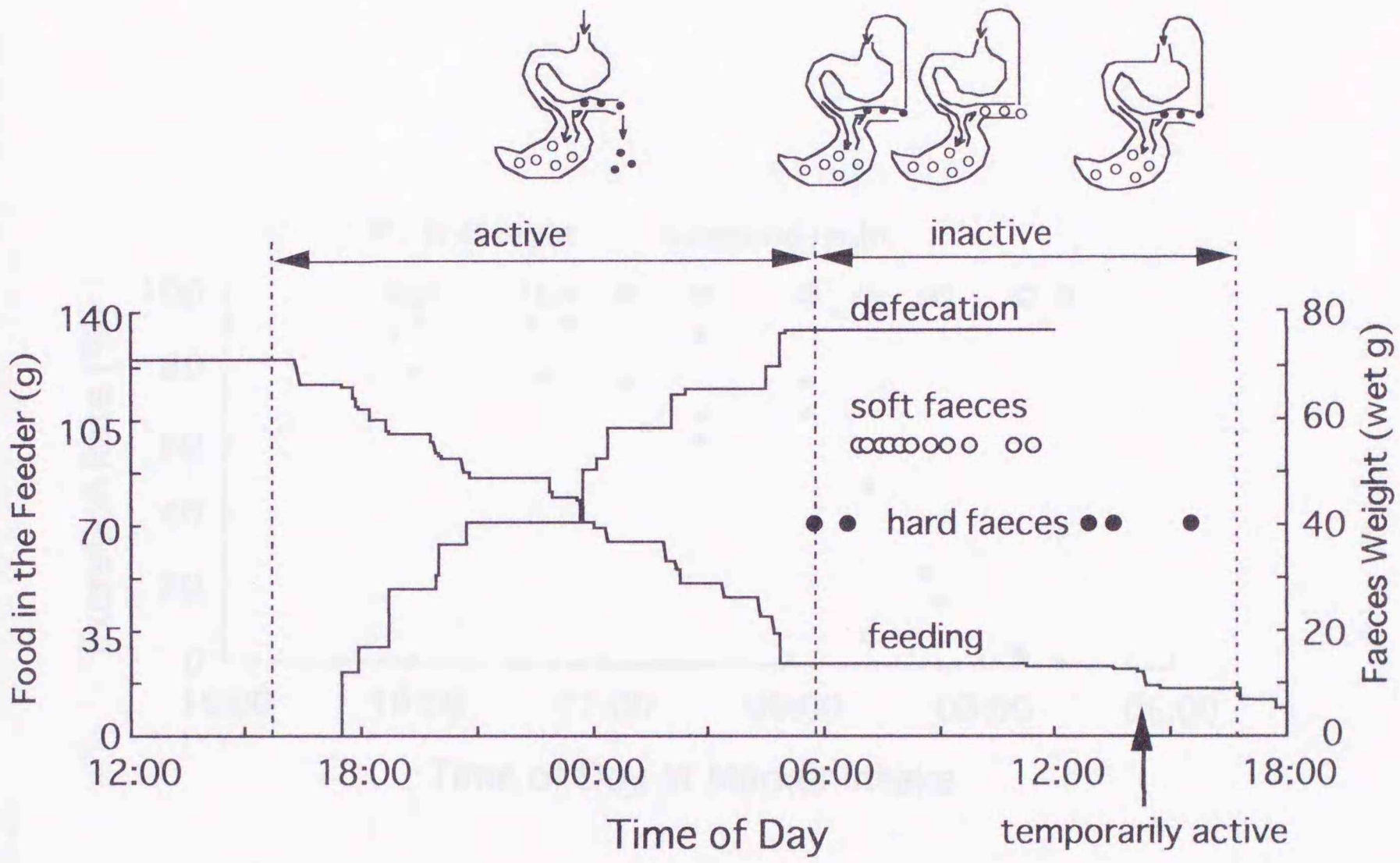


Fig. 15. A typical daily activity pattern observed during the experiments.
The increasing and decreasing lines represent defecation and feeding activities, respectively. Solid and open circles indicate the time of reingestion of hard and soft faeces , respectively. The schemata above illustrate the digesta flows at different phases of foraging during the night and the reingestion of soft and hard faeces during the daytime.

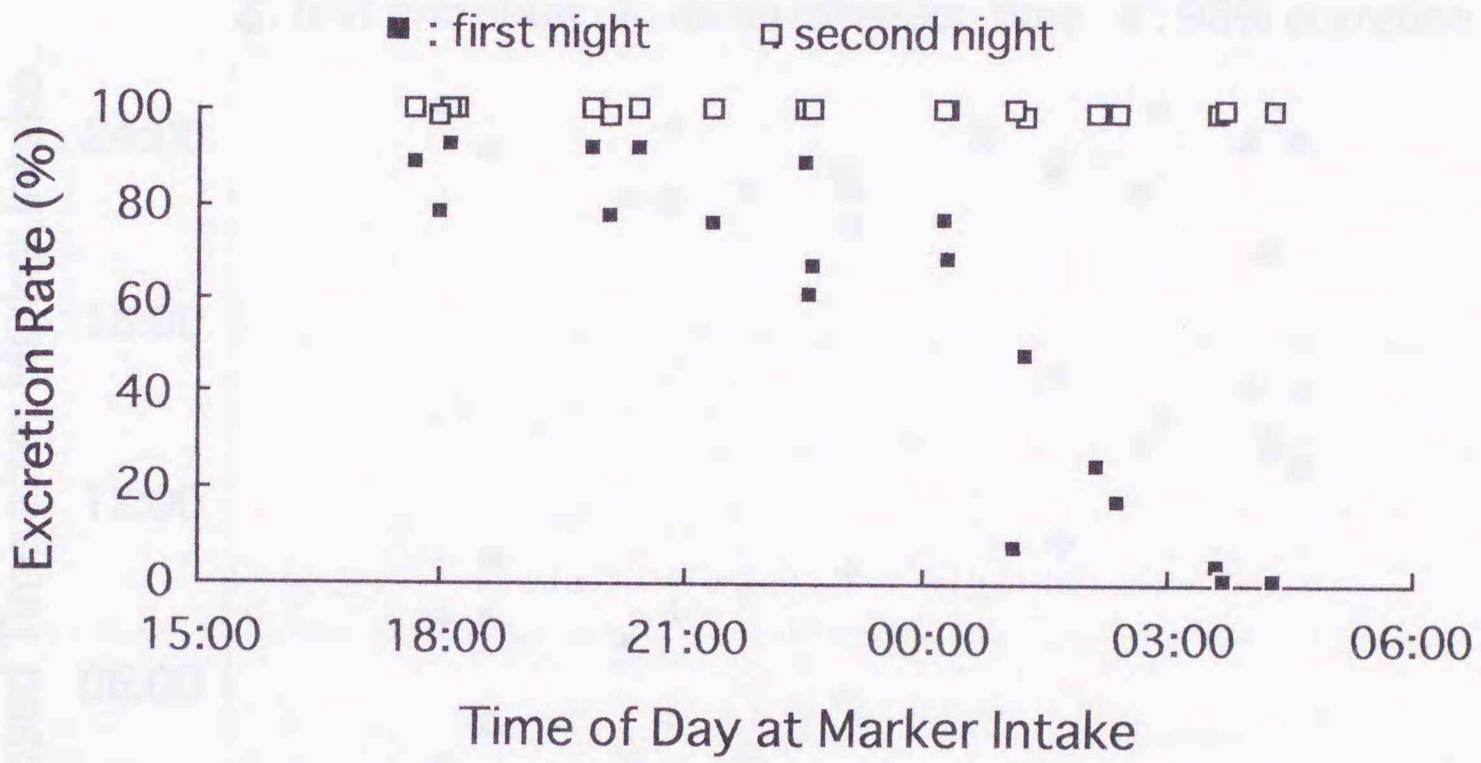


Fig. 16. The excretion rate of markers at the end of the first and second nights related to the time at marker intake. The results of all the trials are presented.

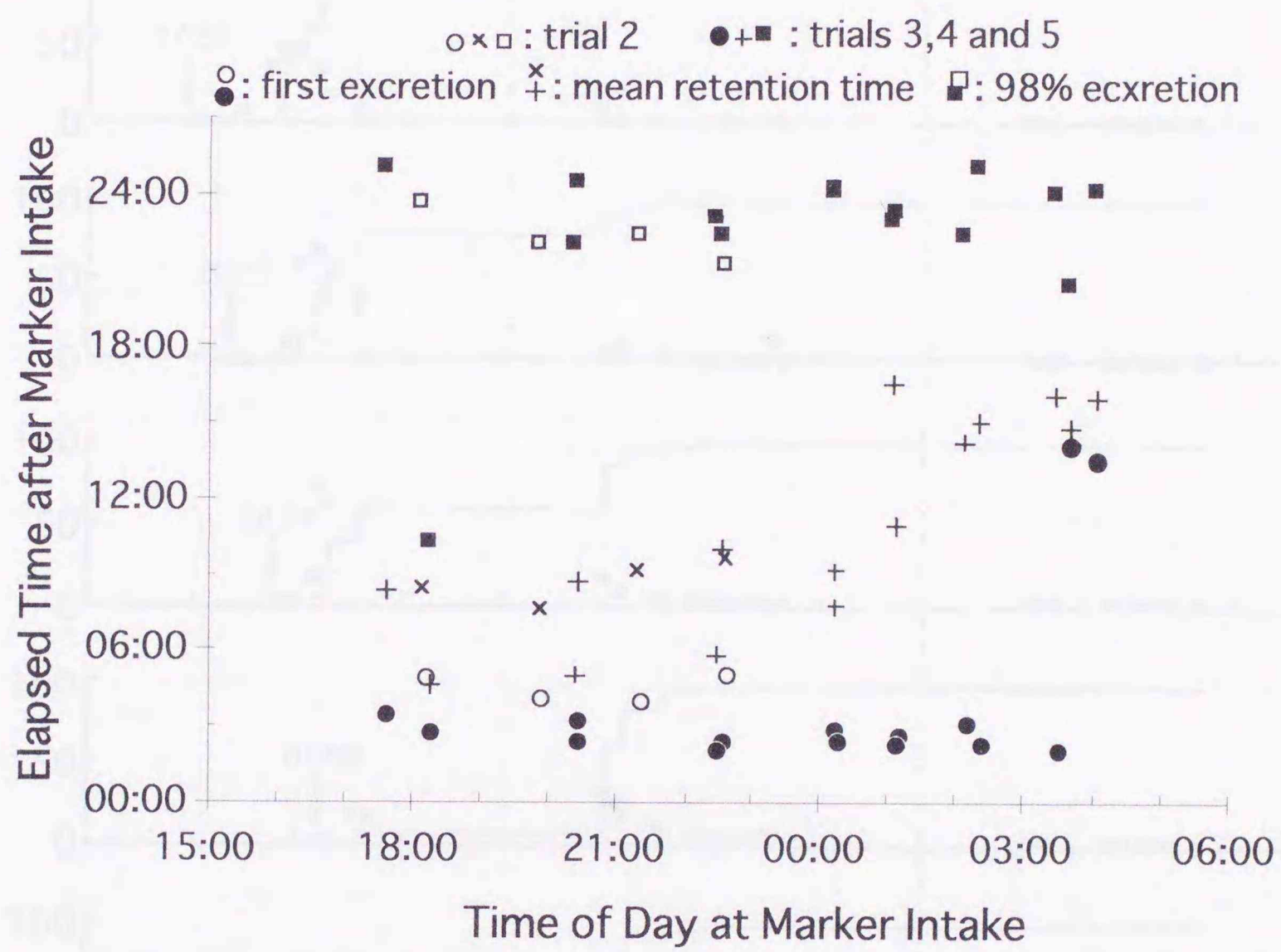


Fig. 17. Minimum passage time (●○), 98% excretion time (■□), and the mean retention time (+ x) of markers related to the time at marker intake. Symbols ○□+ are for trial 2 and ●■ x for trials 3, 4 and 5.

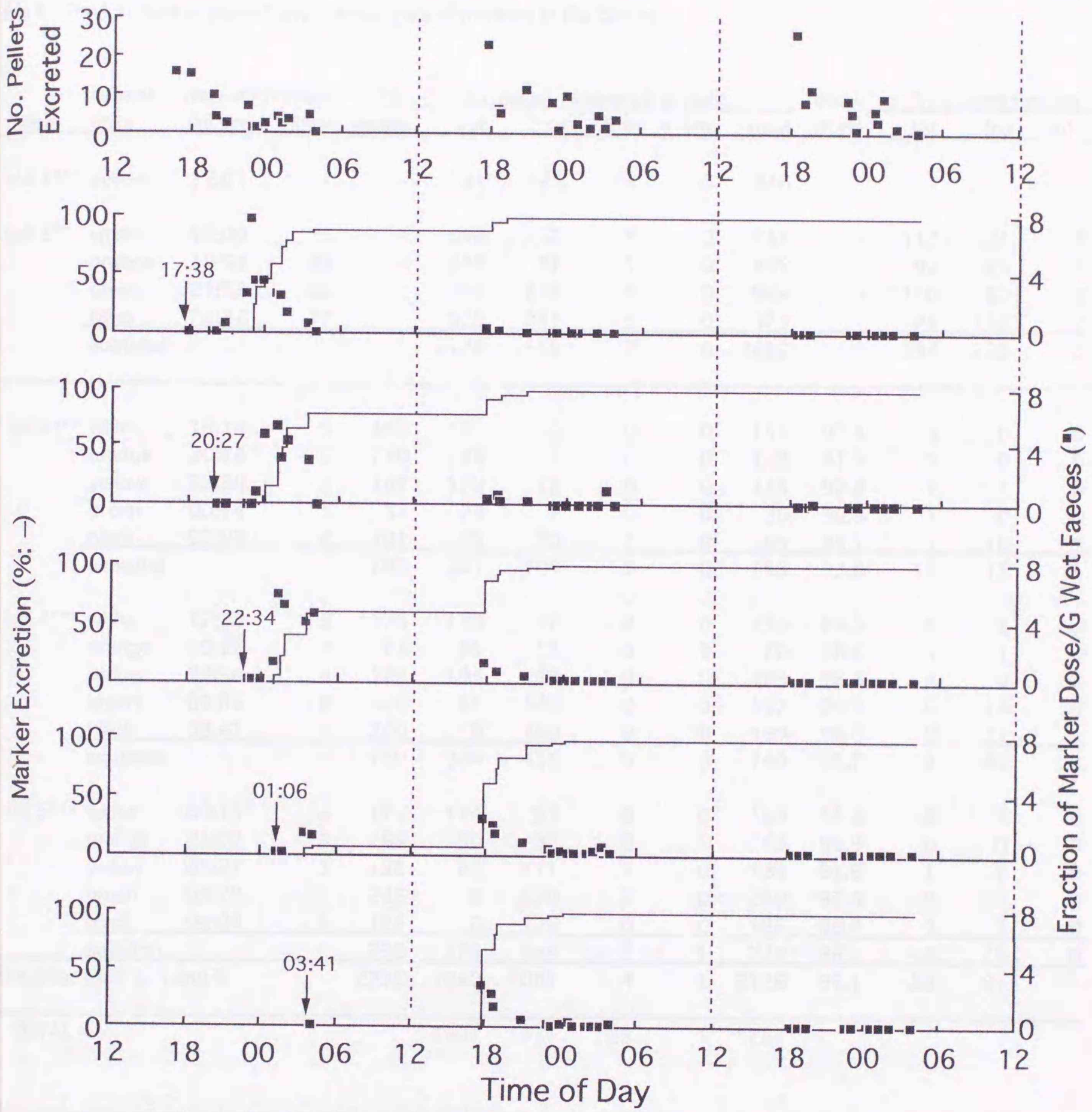


Fig. 18. The excretion process of markers ingested at different times (trial 4). The uppermost graph shows the defecation process. In the lower graphs, the arrows indicate the time at marker intake; the solid lines represent the cumulative excretion rate of markers as percent of the total recovered; the solid squares represent the marker dose per gram wet faeces.

Table 3. Time at marker intake* and the recovery of markers in the faeces.

trials	marker color	time at intake	minites intake	no. intake	no. pieces recovered at night 1st	2nd	3rd	4-5th	total	recov. rate%	no. fragmented pieces 1st	2nd	3rd-
trial 1**	yellow	18:01	-	-	741	191	14	0	946	-	-	-	-
trial 2**	white	18:09	70	-	696	62	1	0	759	-	112	21	1
	orange	19:53	48	-	398	37	1	0	436	-	97	21	1
	green	21:22	60	-	703	219	2	0	924	-	110	80	2
	black	22:37	77	-	329	241	3	0	573	-	75	116	2
	subtotal				2126	559	7	0	2692		394	238	6
trial 3***	white	18:14	5	196	191	0	0	0	191	97.4	3	0	0
	orange	20:26	6	210	186	7	0	0	193	91.9	5	0	0
	yellow	22:30	5	167	138	17	0	0	155	92.8	7	1	0
	green	00:14	1	33	23	7	0	0	30	90.9	1	0	0
	black	02:08	2	101	23	70	1	0	94	93.1	1	10	1
	subtotal			707	561	101	1	0	663	93.8	17	11	1
trial 4***	white	17:38	5	178	133	17	0	0	150	84.3	1	2	0
	orange	20:27	2	71	55	15	0	0	70	98.6	4	1	0
	yellow	22:34	4	179	105	68	0	0	173	96.6	4	6	0
	green	01:06	8	162	11	146	0	0	157	96.9	0	14	0
	black	03:41	5	200	0	190	0	0	190	95.0	0	22	0
	subtotal			790	304	436	0	0	740	93.7	9	45	0
trial 5***	white	00:15	6	171	114	55	0	0	169	98.8	2	2	0
	orange	01:08	3	65	30	32	0	1	63	96.9	0	0	0
	yellow	02:21	3	138	23	111	1	0	135	97.8	1	7	0
	green	03:28	7	236	8	220	2	0	230	97.5	0	11	0
	black	04:04	3	128	0	126	0	0	126	98.4	0	5	0
	subtotal			738	175	544	3	1	723	98.0	3	25	0
subtotal for trials 3, 4 and 5				2235	1040	1081	4	1	2126	95.1	29	81	1
TOTAL				3907	1831	25	1	5764					

* Time at marker intake indicates the starting time of feeding marker pellets.
** In trials 1 and 2, 1 x 2 mm markers were used and marker pellets of each color were placed for 2 and 1.5 h, respectively.
*** In trials 3, 4 and 5, 1 x 1 mm markers were used and marker pellets of each collor were placed at every 2.0, 2.5, and 1.0 h interval, respectively, which were replaced back with normal pellets after one feeding bout.

第3章　総合考察

第1節　ウサギ類の糞食の全体像と硬糞食の意味

この節では、総合考察の前段として、従来の知見と本研究の結果を重ね合わせてウサギ類の糞食の全体像を描き出し、硬糞食の意味を考えてみたい。

Madsen (1939)とTaylor (1939)による糞食の再発見以来、活発に行われたウサギ類の糞食研究も、1980年以降になるとカイウサギを使った栄養生理学的な研究以外、ほとんど認められなくなる。例えば、1979年にカナダGuelphで行われたWorld Lagomorph Conferenceにおいてすでに、93もの多様な研究発表がありながら、糞食に関した報告は一つもない (Meyers & MacInnes, 1981)。この時点ですでに、生物学的・生態学的な糞食研究への関心は失われていたようである。しかし、本研究で発見された硬糞食は、これまで築き上げられてきたウサギ類の糞食像を大きく修正するものである。これまでの研究を新しい視点から捉え直して整理し、ウサギ類の糞食の全体像を描き出したい。

3－1．1　ウサギ類の採餌・糞食周期と食物の流れ

ウサギ類の日周活動は、3つの周期の組み合わせとして理解できる。一般的な活動状態は光日周期にほぼ同調し、夜間に活動し、日中は休息する。糞排出は一日中行われるが、硬糞と軟糞の排出時間は活動周期と同調せず、軟糞排出は休息期前期、午前中から昼過ぎにかけて行われ、硬糞排出は夜間を含むそれ以外の時間に行われる。摂食（採餌および糞食）周期は活動周期に完全に同調し、休息期には糞食が、夜間には採餌が行われる。この結果、休息中の排出糞は軟糞だけではなく硬糞も摂食される一方、夜間に排出される硬糞は捨てられる。

こうした活動周期はどのように決定されているのだろうか。カイウサギでは、12時間明・12時間暗の光条件下で餌を自由に摂食させると、採餌活動は暗期に、休息は明期に、軟糞食は明期の前半に行われる (Jilge, 1974; 1976; Hörnicke & Batch, 1977)。このように、カイウサギの日周活動は基本的には光条件によって支配されている。しかし、もし限定量の餌を特定の時間帯に与え、その結果、採餌活動が光日周期から決まる本来の採餌時間（暗期）からずれて行われると、軟糞排出の時間も連動してずれ、

採餌活動終了後しばらくして軟糞食が始まる (Jilge, 1976)。このようにカイウサギでは、軟糞食周期を直接支配するのは採餌周期であり、光日周期の支配は間接的である。ニホンノウサギやユキウサギ他の野生のウサギ類でも同様のメカニズムによっていると考えられる。採餌周期が軟糞食周期を支配するのは、採餌活動が結腸分離機構の作用を促しており、採餌活動が終了すると、しばらくの間（おそらく盲腸内容物が減少して一定量を割り込むまで）結腸分離機構も停止するためであると考えられる。

一方、こうした活動周期に伴う食物の流れは次のようにまとめられる (Fig. 19)。第2章で示したように消化管の食物通過速度は大変速い。このため、採餌活動が始まると、新鮮な食物は急速に消化管内を満たし、一晩の採餌活動の後半には、盲腸内容物の一部を除いて消化管内容物すべてがその晩に摂食された新鮮な食物で満たされていると考えられる。採餌活動中は結腸分離機構が作用するため、食物中の粗片は近位結腸を通過して硬糞としてすばやく排出され、微細片は盲腸に蓄積されていく (Fig. 19a)。

この結腸分離機構の作用は、休息開始と相前後して停止し (Heisinger 1962)、盲腸内容物は分離作用を受けずに近位結腸を通過して、軟糞となって遠位結腸を進み始める (Fig. 19b)。休息開始後1時間ほどの間は、遠位結腸に残っていた硬糞が排出され、摂食を受ける。その後、軟糞の排出が始まり、しばらくの間、軟糞食が続く (Fig. 19c)。明け方近くに摂食された新鮮な食物を含む食塊は、軟糞形成中にも胃から小腸を通して盲腸へ流入している (Bouyssou *et al.*, 1986)。軟糞食の間、胃内容物はあまり変化しない (Watson, 1954; Gidenne, 1987; Flux, 1970)ので、胃からの送出分と軟糞食による胃への流入分は釣り合っていると考えられる。盲腸内容物は軟糞食の間、おそらく減少しているものと考えられる。

昼前になると、再び結腸分離機構が作用し始め、近位結腸を通して硬糞を作り始める (Fig. 19d)。こうしてできた硬糞は1時間程で肛門に達して、午後の硬糞食が始まる (Fig. 19e)。午後最初のうちの硬糞の素材は前の晩明け方近くに摂食された新鮮な食物であると思われる。午後の硬糞食が行われている間、胃内容物は漸減しており (Watson, 1954; Gidenne, 1987; Flux, 1970)、硬糞食による胃への流入分よりも胃から送出される分が多いと考えられる。

胃から送出された食塊は一部が小腸で消化吸収されたのち盲腸に流入する。結腸分離機構による微細片滞留のため、盲腸内容物の量は再び増加すると考えられる。消化管内の食塊の総量は消化吸収分だけ減少するので、盲腸内容物の増加は胃内容物量の

減少分から消化吸収による減少分を差し引いた量に相当するはずである。

日中摂食される糞の総量はニホンノウサギの例では乾燥重量にして22 - 31 g（第1章）、一方、胃内容物の乾燥重量は8.4 - 22.7 g（第2章）と考えられることから、夕方、ウサギが活動を開始する頃の胃内容物は再摂食された糞がほとんどを占めていると考えられる。この時点で、盲腸や結腸内に前の晩に摂食され腸内を初めて通過中の食物がまだ残っているのか、すでに再摂食された糞が消化管全体を占めているのかについては不明である (Fig. 19f)。もし、後者であるとすれば、日中の糞食活動の間に消化管を2度循環する食物も一部ある可能性がある。

再摂食された糞の命運については次のように推測できる。軟糞の構成物（微生物体を含む微細片）については、胃や小腸を通過する間に多くが消化・吸収されると考えられる。もし、吸収されず盲腸に達するものがあれば、再び結腸分離機構によって盲腸に留まり、軟糞として排出される。したがって、一旦、結腸分離機構の滞留作用を受ける微細片になれば、基本的には最終的に吸収されるまで消化管内に留まることになる。このため仮に微細片であっても消化できない素材があれば、何度も消化管を循環することになる。例えば、実験で与えた硫酸銅50 mgがすべて排出されるまで5週間も経過したという結果がある (Eden, 1940a)。一方、硬糞の素材である粗片については、糞食に伴う咀嚼によって微細になれば、微細片として盲腸における発酵過程に入ると考えられる。微細にならなければ、2度目の消化管通過の後、硬糞となってほとんど捨てられてしまう。

3－1．2　硬糞食の意義

硬糞食の意義とは何だろうか。硬糞として再摂食された粗片が咀嚼され微細片となれば、上述のように盲腸における発酵過程に入って処理され、最終的には消化吸収されると考えられる。このため、硬糞食には食物の消化・利用率を高める効果が期待できる。休息中であれば、排出される硬糞をただ捨て去ったり、硬糞を出さないように消化管内の食塊の動きを止めてしまうより、消化管全体の消化活動を継続しながら硬糞を排出・リサイクルした方が有利である。

一方、活動時には採餌できるので、硬糞の排出によって生じた消化器官の余裕は、栄養価の高い新しい食物を食べて補った方が、粗片の塊である硬糞を食べるよりも有利である。したがって、活動時には硬糞食は普通行われないと考えられる。言い換え

れば、質のいい餌が利用可能なときは、質の悪い硬糞の利用を考える必要はない。結腸分離機構が発酵に不適な食物粗片をすばやく分離排出して、限られた消化器官の容積を効率よく働かせる効果を持つことを考えれば、これは当然のことと言えよう。

ニホンノウサギの飼育下での採餌活動を年間にわたって調査した例では、午前7時から午前11時半まではまったく採餌活動が示されなかったが、午後になると（特に夏期には）散発的な採餌活動が認められた（平川, 1989）。つまり、ウサギは軟糞食を行う午前中には決して採餌しないが、その以外の時間には日中でも採餌することがある。このことは、軟糞食は必須であるのに対して日中の硬糞食は選択肢の一つに過ぎないことを意味する。日中でも活動できる条件にあれば、新鮮な餌を摂食し、硬糞は捨てられるのである。

ここで、本研究（第1章）で示されたもう一つの硬糞食について検討しておこう。これは夜間活動中、餌が得られない場合に行われる硬糞食であり、いわば非常食としての硬糞食である。このような非常時には、硬糞を捨てて何も食べないより、硬糞を餌の代わりに食べた方が明らかに有利である。この非常時の硬糞食は新しい餌が得られる状況にない時に行われる点では、本質的に休息中の日常的な硬糞食と変わらない。しかし、この場合、餌が得られない時間を利用して食物の高度利用を図ると言うよりも、ウサギ類の生存にとってもっと重要な意味を持つ。それは飢えをしのぐ役割を果たすことである。ウサギ類は硬糞食によって、悪天候や捕食者の存在等、採餌の難しい条件下で、採餌なしでしばらくしのげるのである。野生のウサギを捕獲したり、飼育下で餌の種類を突然変えるとウサギは数日間、餌をまったく口にしないことがある（これをウサギのハンガーストライキと呼ぶことがある）。この現象は非常食としての硬糞食の存在があって初めて無理なく理解できる。このように硬糞食の存在はウサギの活動に可塑性を与え、その生存に大きな適応上の意義をもたらしていると考えられる。硬糞食には軟糞食のような特別の栄養生理学的意義は認められないが、生態学的には計りがたい大きな役割を担っていると考えられる。

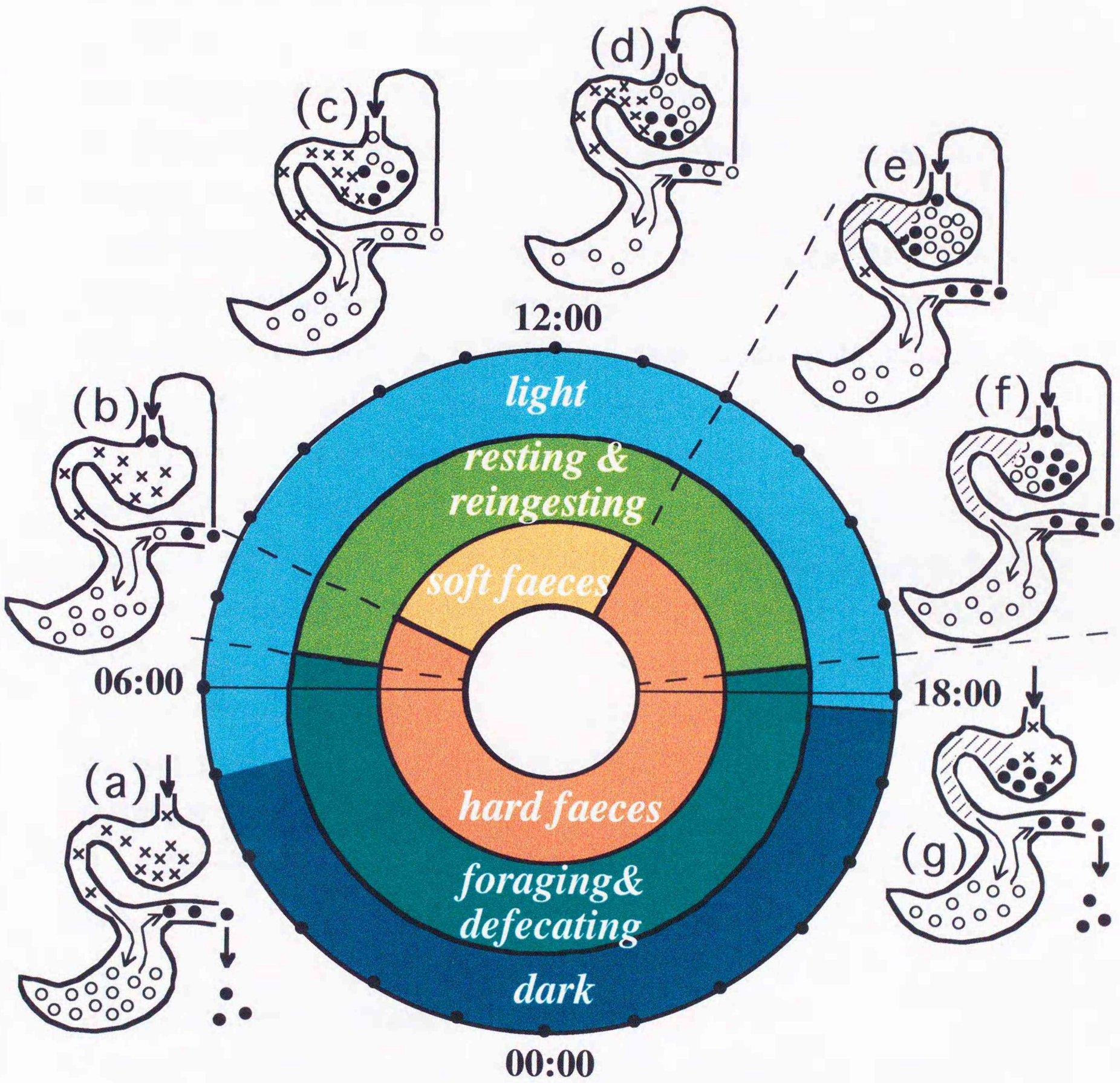


Fig. 19. The circle diagram illustrates the phase relationships between photoperiod, feeding and resting, reingesting and defecating, and the excretion of hard and soft faeces. The schemata (a-f) around the diagram show the types of digesta and their flow and the formation and recyling of hard and soft faeces. x= fresh food; ○=caecal contents and their resultant soft faeces; ●=hard faeces produced at the proximal colon.

第２節　ウサギ類の糞食の特徴とその意味

この節では、総合考察の後段として、ウサギ類以外の動物の糞食行動にも目を広げて、より広い文脈の中で硬糞食を含むウサギ類の糞食の特徴とその意味について考えてみたい。

広義の糞食 (coprophagy)には、ウマやブタ、ラットの仔が母親の糞を摂食する等、個体間で糞の受け渡しを伴う糞食も含まれる (Soave & Brand, 1991)。しかし、このような糞食は、ミネラルやフェロモン等の成分を母親からの仔へ移すことが目的とみられており、糞の摂食という点では同じでも、本研究で扱ってきたウサギ類の消化に関わる糞食とは意味が本質的に異なるものである。他個体の糞を食べることをallo-coprophagy、ウサギ類のように自分の糞を食べることをauto-coprophagy と呼ぶ (Soave & Brand, 1991)。以下で糞食というのは、すべてauto-coprophagy を指す。

さらに、食虫目のトガリネズミ科でも、トガリネズミ属*Sorex*のヨーロッパトガリネズミ*S. araneus*、シントウトガリネズミ*S. shinto*やジネズミ属*Crocidura*のコジネズミ*C. cassiteridum*で糞食動作が観察されている (Crowcroft, 1952; Spencer-Booth, 1956; Imaizumi, 1964)。しかし、トガリネズミ類は動物食で盲腸がない上に、10 -15 mmほど体内からめくり出た直腸の先をなめるなど、その動作も以下に示す植物食哺乳類の糞食とは大きく異なる。以下では、植物食哺乳類の糞食に限定して考察を進めることにする。

３－２．１　ウサギ類以外の植物食哺乳類の糞食形態

糞食は、ウサギ類以外では近縁のナキウサギ類にも認められ、他にも有袋類の一部やネズミ類の多くの種に観察される。実験動物ではカイウサギの他にモルモット (Sharkey, 1971)やラット・マウスで糞食行動が知られ、多くの栄養生理学的な研究報告がある。しかし、野生種の糞食行動に関する研究は極めて限られている。哺乳類における糞食現象の全容を俯瞰するには材料が十分揃っているとはいいがたく、実際これまでのところ統一的な理解もされていない。本項では各論として、これまでに報告のあった動物の糞食行動を個別に要約して紹介し、ウサギ類の糞食と比較考察するための準備としたい。

ナキウサギ類

ウサギ類の仲間、ナキウサギ属の糞食については、エゾナキウサギ*Ochotona hyperborea yesoensis*で報告がある。Haga (1960)によると、エゾナキウサギには深緑色で粒形の硬糞（径3 - 4 mm）と暗緑色で細長い軟糞（3 mm * 20 - 30 mm）があり、後者はゼラチン状の膜に包まれている。硬糞は日中出されるが、軟糞は夜の間、通気のいい所に排出して乾かしておき、朝になるとこれを食べる。一方、川道 (1994)によれば、軟糞は肛門から直接食べたり、一定の箇所に排出して貯蔵し冬用の貯蔵食物としたりし、軟糞の表面には膜状物は認められないとしている。このように、両者の報告には必ずしも整合性がない。他のナキウサギ類の糞食については報告がない。

有袋目

フクロモモンガ科ハイイロリングテイル*Pseudocheirus peregrinus*はユーカリの葉を主食とする最小の樹上葉食性有袋類（体重0.5 - 0.7 kg）で、有袋類では糞食性が確認された唯一の種である (Chilcott, 1984)。もう一種、未確認であるが、同じリングテイル属でニューギニアに生息するクロアシリングテイル*P. cupreus*（体重1.7 - 1.8 kg）でも糞食の可能性が示されている（I. D. Hume 私信）。

ハイイロリングテイルの糞食生態はウサギ類にきわめてよく似ている。夜間に採餌、日中に糞食を行い、硬軟糞の別が明確で、軟糞は粒体である。ただし、ウサギ類と違って軟糞は摂食に際してよく咀嚼される。軟糞は硬糞より水分・窒素含量が高く、粗繊維が少ない。微細片は粗片より消化管通過時間が長く、選択的な滞留がある (Chilcott & Hume, 1985)が、近位結腸にウサギ類のような発達した構造はないため、盲腸で分離作用が行われると考えられている (Hume *et al.*, 1984)。

同じ科で樹上葉食性のフクロムササビ*Petauroides volans*（体重1.1 kg）は同じような盲腸の構造を持ちながら、選択的な滞留はなく糞食も見られない (Hume *et al.*, 1984)。一方、コアラ*Phascolarctos cinereus*はウサギ類と類似した盲腸と近位結腸の構造を持ち、選択的滞留があって2種類の糞を作るにもかかわらず、糞食はしないとされている (Chilcott & Hume, 1985; Cork & Sanson, 1990)。

ネズミ類

ネズミ類では比較的多くの種で糞食行動が認められている。しかし、その頻度には種間で大きな変異がある。例えば、Kenagy & Hoyt (1980)は齧歯目5科10属13種（ポケットマウス科Heteromydae: *Perognathus*属2種, *Dipodomys*属2種、ホリネズミ科Geomyidae: *Thomomys*属、ネズミ科Muridae: *Peromyscus*属2種、*Neotoma*属、*Microtus*属、ヤマビーバー科Aplodontidae: *Aplodontia*属、リス科Sciuridae: *Spermorphilus*属、*Ammospermorphilus*属、*Eutamias*属）について糞食行動を調査した。その結果、リス科3種を除くすべての種で糞食行動が確認されたが、草葉食性のネバダカンガルーネズミ*D. microps*とカリフォルニアハタネズミ*M. californicus*を除いて、糞食行動の頻度は高くなかった。ネバダカンガルーネズミと同じ*Dipodomys*属でも穀物食のメリアムカンガルーネズミ*D. merriami*では糞食行動はまれであり、糞食行動の頻度は系統よりも食性と関係すると考えられた。

糞食動作はどの種についての記載も類似しており、頭を下げて肛門に口を寄せ、糞を門歯で受け、十分に咀嚼してから呑み込む。咀嚼なしに呑み込む例は知られていない。形態的な硬軟糞の別は1種（ヤマビーバー）を除き認められていないが、摂食を受ける糞と受けない糞との間には栄養組成に差があると報告されている。さらに、一部の種では口に受けた糞を数秒間なめ回して吟味し、摂食したり捨てたりする行動が報告されており、選択的に糞食が行われていると考えられている。糞食を妨げると体重減少や成長阻害が生じ、さらに餌の質によって糞食の頻度が変わる例がある (Cranford & Johnson, 1989)。

次に、これまで糞食が比較的詳しく報告された種についてその特徴を列挙したい。

ポケットマウス科のネバダカンガルーネズミ（体重: 50 - 60 g）では、糞食に明確な日周期があり、糞食の大半は日中行われるが、採餌はこれと無関係に一日中行われる。日中の糞には水と窒素が有意に多く、灰分は有意に少ない (Kenagy & Hoyt, 1980)。

一方、ハタネズミ亜科のカリフォルニアハタネズミ（体重: 35 - 96 g）ではそうした日周期は示されず、一日に何度か糞食相と非糞食相が繰り返される。糞食から非糞食あるいはその逆の移行期には吟味行動が見られる。糞食から非糞食への移行期には吟味後拒否する頻度が次第に増え、終いには糞に口を付けなくなる。逆に糞食への移行期には糞の吟味を再開し、受け入れの頻度が次第に増し、終いには吟味せずに咀嚼するようになる (Kenagy & Hoyt, 1980)。

同じハタネズミ亜科のアメリカハタネズミ*M. pennsylvanicus*（体重: 22 - 54 g）では

1日に何度か糞食周期を繰り返すが、糞食は休息期にのみ行われ、採餌活動中には糞食しない (Oullette & Heisinger, 1980)。糞を吟味する行動が糞食期と非糞食期の移行期に起こる (Cranford & Johnson, 1989)。アメリカマツネズミ *M. pinetorum* でも同じような糞食が報告されている (Cranford & Johnson, 1989)。

ハタネズミ亜科のレミング*Lemmus lemmus*（体重: 45 - 50 g）は糞食を一定の場所で行い、1回に出す糞（1 - 4個）をすべて食べる。こうして1日に出す糞の30%が摂食される (Björnhag & Sjöblom, 1977)。吟味行動の有無や糞食周期については報告がない。螺旋状の近位結腸で粗片と微細片の分離が行われるとされる (Björnhag, 1981)。

チンチラ科のチンチラ*Chinchilla lanigera*（体重: 480 g）はウサギ類に似て夜間に採餌、日中に糞食し、1日に出す糞の約50%が摂食される。日中の糞は夜間の糞より窒素含量が有意に多い (Björnhag & Sjöblom, 1977)が、形態的には区別できない (Björnhag, 1981)。

ヤマビーバー科のヤマビーバー*Aplodontia rufa*（体重: 740 - 1,250 g）は1日に 6 - 7 回休息と活動の周期を繰り返し、休息から活動へ移る際に行う一連の排糞の中で、1 - 2回糞食を行う。大腸内には硬糞10個から20数個おきに1個の軟糞が認められ、軟糞は硬糞の4倍もの大きさがあり、質はきめ細かで水気が多い (Ingles, 1961)。ヤマビーバーは現在までに形態的な硬軟糞の区別が示されたネズミ類唯一の種である。

ホリネズミ科のトウブホリネズミ*Geomys bursarius*（体重: 100 - 340 g）とテキサスホリネズミ*G. personatus*は 1 回に2 - 4個排出される糞をすべて口に受けて吟味した後 1 - 2個を摂食するが、すべて摂食しないこともある。形態的な硬軟糞の差は示されていない。糞食は場所に関係なく行われ、採餌の最中でも行われる。ヤマホリネズミ *Thomomys monticola* でも同様な糞食行動がある (Wilks, 1962)。

ヌートリア科のヌートリア*Myocastor coypus*（体重 5 - 10 kg）はウサギ類に似て夜間に採餌、日中休息時に糞食を行い、硬軟糞の区別がある (Gosling, 1979)。糞食は午前から昼過ぎにかけて行われる。午後には糞食行動の見られない時間帯があり、夕方、採餌活動開始直後に硬糞が比較的まとまって多く排出される。このため、おそらくヌートリアは硬糞食をしないと考えられる。

ネズミ類ではこのほか、ヨーロッパビーバー *Castor fiber* やハダカデバネズミ *Heterocephalus glaber*、ヨーロッパハタリス *Citellus citellus* でも糞食の報告がある (Hörnicke & Björnhag, 1980)。

3－2．2　糞食行動の多様性

以上のように、糞食行動はウサギ類以外にも植物食の中小型哺乳類の間で広く観察される。まったく系統の異なる分類群に認められる一方、同じ分類群の中で糞食行動の頻度に種間差があることから、糞食行動の発達には進化系統的な制約はあまり強くないことが分かる。同じ分類群の中では、草葉食が強い種では普通に観察され、逆に穀物食や果実食が強いと少なくなる傾向がある (Kenagy & Hoyt, 1980)。このことは糞食が植物食の中でも草葉食に対する適応の一つであることを示唆する。

糞食形態は非常に多様である。糞食行動を特徴づける項目には、1）食性、2）糞排出リズムに対する糞食行動の頻度とタイミング、3）糞の吟味行動の有無、4）消化管内の分離機構の有無・所在・構造、5）糞の栄養的・形態的分化、6）咀嚼の有無、7）採餌活動との関係等が考えられる。現段階では情報が断片的であることから、こうした多様な糞食形態の各特徴を的確に関係づけて整理し、統一的に理解するのは難しい。しかし、これらの項目の間にいくつかの関係を推測できる。

例えば、吟味行動があれば糞に栄養的分化があることを想定してよく、また糞に栄養的分化があれば分離機構の存在を想定していいだろう。吟味行動の存在は、排出される糞が摂食すべきものかどうか動物にも明確に予測できないことを意味し、分離機構が他の活動に連動せず独自のリズムで運動していることを示唆する。1回に排出される糞から一部糞粒のみを吟味して摂食するような糞食行動は、分離機構のリズムが非常に短い時間で切り替わっていることを示す。一方、糞が摂食される時間帯とされない時間帯が区分され、この周期が1日に複数回繰り返されて、移行期に吟味行動がある場合、分離機構はある程度の長さの周期を持ち、これを独自のリズムで繰り返していることになる。この場合に、糞食時間帯に採餌が行われないようであれば、分離機構のリズムが採餌活動のリズムを支配していることも考えられる。糞食周期が1日に1回、一定時間帯に起こる動物については吟味行動が報告されていない。この場合、分離機構のリズムはむしろ光日周期や他の活動に支配されており、吟味行動は必ずしも必要としないと考えられる。

一方、糞の形態的分化（ウサギ類の場合で言うと硬糞と軟糞の分化）には、分離機構の高度の発達を必要とすると考えられる。ウサギ類以外で糞の形態的分化が報告されているのは現在の所、エゾナキウサギとヤマビーバー、ヌートリア、ハイイロリン

グテイルだけである。ヤマビーバーを除けば、これらは1日に1回、軟糞が排出される時間帯が固定しており、この時間帯に採餌活動は見られない。ヤマビーバーは1回の排出糞の中から一部の糞粒のみを摂食するが、糞は休息後採餌活動に移る前にまとめて排出されており、採餌活動と糞食は分離して行われている。

糞の形態分化には体のサイズが関係している可能性がある。糞の形態分化が報告されている動物のうちエゾナキウサギを除けば、すべて体重が0.5 kg以上あって中型の哺乳類に属する。エゾナキウサギも体重が0.1 kg以上あって、小型の中では大きめの種類である (Silva & Downing, 1995)。ただし、チンチラは体重がおおよそ0.5 kgあるが糞に形態分化はなく (Björnhag, 1981)、体重が0.1 - 0.3 kgあるホリネズミについても糞に形態的分化があるとの報告はない (Wilks, 1962)。一方、体重が0.1 kg以下の動物についてはこれまでのところ糞の形態的分化は報告されていない。

糞食行動はあまりにも人の目に触れにくいため、意識されにくく、糞食について調査が行われた種は多くない。したがって、糞食を高い頻度で行うにも拘わらず糞食が未記載である種は少なくないと考えられる。しかし、糞食を伴う消化体制は草葉食性の強い中小型哺乳類ではその生活の根幹に関わる重要な形質であり、その解明は生物学的・生態学的理解の基礎になると考えられる。今後より多くの調査が必要であろう。

3－2．3　ウサギはどうしてウサギになったのか

糞食行動を伴う消化体制の発達にはおおまかに次のような3段階を想定できる。

1）最も原初的な糞食形態は、選択的滞留や発酵等、草葉食のための特別な消化体制が未発達で、単に食物不足を回避したり消化効率を上げるために、糞を利用する段階であると思われる。この段階では食性は完全な草葉食ではなく、雑食、穀物食や果実食を伴い、糞食は日常的でなく、必要があれば行なわれる。

2）次の段階では、草葉食性が強まり、発酵体制が整って、分離機構が発達してくる。しかし、糞の分化はまだ明確でなく、栄養的な差はあっても形態的な区別はない。この段階では発酵糞の摂食は消化の1過程としての位置づけが強まる。糞食時間帯が明確に定義できる場合、この時間帯に採餌活動が行われる場合と行われない場合がある。

3）さらに段階が進むと、分離機構が発達して糞の形態的分化が見られる。発酵糞の摂食（軟糞食）は不可欠の消化過程となり、発酵糞（軟糞）の摂食時間帯には採餌

活動は停止する。言うまでもなく、ウサギ類はこのカテゴリーに属する。

一般に木の葉や草は繊維質で栄養価が低く、消化の難しいセルロースやヘミセルロースを多く含む。まえがきでも述べたように、草葉食の動物はこの消化を微生物による発酵に大きく依存して行っている。シカやウシなどの反芻類やカバ、カンガルーなどは食道を起源とする発酵槽を持ち（前胃発酵動物）、ウマや一部の霊長類（オマキザル類）は結腸に発酵槽を持ち（結腸発酵動物）、ネズミやウサギなどは盲腸で発酵を行っている（盲腸発酵動物）(Van Soest, 1994)。このうち、糞食行動は盲腸発酵動物のみに認められ、盲腸発酵消化の1プロセスである。しかし、盲腸発酵体制を持つ草葉食の動物がすべて糞食を行うわけではない。体重が35 - 64 kgのカピバラ *Hydrochaerus hydrochaeris*は草葉食で盲腸発酵体制を持つが、糞食はしないとされる (Hörnicke & Björnhag, 1980)。

糞食行動を含む消化体制の適応的な意味を考えるに当たってここで注目したいのは、草葉食動物の消化体制には体のサイズによる違いが認められることである。糞食を伴う盲腸発酵消化体制は小型から中型の動物に限られ、一方、前胃発酵・結腸発酵による消化体制は大型から中型の動物に限られる。これはスケーリングの効果によると考えられる。

一般に単位体重当たりエネルギー代謝要求量は体重 (kg)の0.75乗に比例する。これに対して、植物食哺乳類の消化器官容積は体重とほぼ比例的な関係にある (Demment & Van Soest, 1985)。この結果、中小型動物では大型動物より消化器官容積あたりでより高いエネルギー吸収が要求される。前胃発酵体制では摂食したすべての食物を発酵槽に一旦貯留し、破砕・発酵が進むと後続の消化器官に送ってこれを消化する。一方、糞食を伴う盲腸発酵体制では発酵に不適な粗片をすばやく排出し微細片を選択的に貯留して発酵させる。このため、後者では限られた消化器官容積でより効率の高い消化を行うことができる。これが小型動物で前胃発酵体制が発達せず、糞食を伴う盲腸発酵体制が発達した理由であると考えられる (Foley & Cork, 1992)。一方、ではなぜ大型動物で糞食を伴う盲腸発酵体制が見られないのかについては的確な議論が見られない。しかし、理由はともかく、この事実は、糞食を伴う盲腸発酵体制にスケーリング上の制約がある（大型動物で不利になる面がある）ことを示唆している。

前胃発酵・結腸発酵体制を持つ動物の中で比較的体が小さく中型にあたるのはマメジカや葉食性の霊長類などである (Van Soest, 1994)。これらは、草葉の中でも栄養価

が高く消化の易しい部位を選択的に摂食している。このため生態的および地理的分布は限定される傾向にある。一方、糞食を伴う盲腸発酵体制を持つ動物の中で中型にあたるウサギ類は繊維質が多い低質の草葉が利用できる。このため生態的にも地理的にも広く分布し、多くの生態系において唯一とも言える中型一次消費者となっている。ウサギ類は糞食を伴う盲腸発酵消化体制のスケーリング上の制約を克服することによって、中型草葉食動物のニッチに広く進出することができたと考えられる。

ウサギは中型一次消費者として、多くの生態系において捕食者の重要な餌となっている。ウサギ類は捕食に対して隠れと逃げのスペシャリストとして、多くの特徴的な行動や形態を持つ。敵を感知する大きな耳と360度の視野を持つ目、高速走行を保証する大きな後ろ足、不在育児 (absentee parental care)と呼ばれる特殊な育児方法 (Eisenberg, 1981)、積雪地で見られる止め足等である。

しかし、ウサギを特徴づけるこれらの形質はそもそも中型化に伴って二次的に必要となったものである。最も根源的に現在のウサギ類を作り上げたのは、スケーリング上の制約を克服して中型草葉食動物のニッチへの進出を可能にした糞食を伴う盲腸発酵消化体制の高度の発達－特殊化－であるといえないだろうか。この特殊化の内容としては、上述した糞の形態的分化その他が想定される。

ウサギ目は中型植物食の代表的分類群としてその繁栄ぶりにも関わらず、小型のネズミ目や大型の偶蹄目と比べるとはるかに種数が少ない (Chapman & Flux, 1990)。これは、中型動物のニッチへの進出が消化体制の高度の発達によって初めて達成されたために、それ以上の消化体制の分化や体サイズの大型化は難しく、これが大きな種分化を阻んでいると思われる。また、中型で地上走行性であるために、採餌空間が限定され、採餌ニッチの空間的な分割利用が難しいことも同所的な異種の共存ひいては種分化を妨げていると考えられる。

3－2．4　硬糞食とウサギ類

上述のように、糞食行動は分離機構が未発達で糞が未分化の段階からすでにあったと考えられる。したがって、糞が栄養的に（あるいは形態的に）分化しても、必要があれば低栄養糞も構わず利用することは十分考えられる。したがって、低栄養糞（硬糞）の利用が必ずしもウサギ類に特有のものとは見なせない。

しかし、分離機構を高度に発達させ、明確に硬軟糞を作り分けながら、一方で、日

常的な硬糞食によって食物利用効率を高め、非常時の硬糞食によって行動の可塑性を高めたことが、食性幅の広い中型の一次消費者としてウサギ類の繁栄に大きく寄与したことは間違いないだろう。発達した分離機構と明確な硬糞・軟糞を持ち、軟糞だけでなく硬糞をも日常的に利用するウサギ類の糞食は、多様な糞食形態の中でも究極の発達形態の一つを示すように思われる。こうしたウサギ類の糞食形態の適応的な意味を考えるとき、系統をまったく別にしながら、齧歯類のヌートリアや有袋類のハイイロリングテイルにウサギ類ときわめてよく似た糞食形態が見られるのは興味深い。ヌートリアでは日常的な硬糞食は行われていないようであるが、ハイイロリングテイルではどうであろうか。

前述のように、ウサギ類の中ではさらに種間で軟糞に形態の違いが見られ、カプセル型軟糞を持つ種とアモルファス型軟糞を持つ種とがある。カプセル型軟糞はアモルファス型に比べてより特殊化した形態であると考えられる。しかし、この軟糞の形態の違いが持つ生理生態的意味の解明は今後の課題である。

要約　ウサギ類における硬糞食とその生態学的意味

飼育下のニホンノウサギ*Lepus brachyurus*について日中休息時の排糞や糞食活動のリズムを調査したところ、2種類の糞食行動が認められた。一つは、肛門から糞を口に受けた後、数十秒間咀嚼が行われ、このような糞受け動作と咀嚼動作が通常何回も繰り返されるものであり、もう一つは、肛門から糞を口に受けた後、咀嚼も繰り返しもない単発的な糞食である。連続的な咀嚼糞食は朝、ウサギが休息場に入って1時間以内に1回観察され、その後単発的で咀嚼のない糞食が昼過ぎまで十数回行われ、その後再び連続的な咀嚼糞食が始まって、夕方ウサギが休息場を離れるまで数回行われた。ウサギはこのようにして、日中休息時に排出される糞をすべて摂食した。休息に入ったウサギに糞食防止用のカラー（ロート状の襟巻）をつけ肛門に口が届かないようにして観察したところ、硬糞と軟糞の排出が見られ、時間的な対応関係から連続的な咀嚼糞食が硬糞食に、単発的で咀嚼のない糞食が軟糞食に当たることが明らかとなった。夜間活動中に排出される糞は硬糞でこれはすべて捨てられていた。この結果、1日に排出される硬糞のうち1/4が日中休息時に排出され摂食されているものと推定された。これまでウサギは硬糞を通常摂食しないと考えられていたが、日常的で実質的な硬糞食がウサギ類で初めて確認された。ウサギはまた夜間活動中に餌が得られないときにも硬糞を摂食した。

日中休息時の日常的な硬糞食が、野生のニホンノウサギでも行われていることを確認するために、捕殺時刻の明らかな狩猟個体を解剖し、消化管内の硬軟糞の形成過程や時刻別の腸内分布を調べた。糞の形成は近位結腸末端部でほぼ終了していた。硬糞は午前11時前後に形成され始め、その後、遠位結腸の中を軟糞に続いて通過し、午後2時半までには肛門に達するものと考えられた。この時刻は、飼育下のニホンノウサギの軟糞食から硬糞食への切替時刻とよく一致した。野外で休息場周辺に硬糞がまとまって認められると言う報告はないことから、硬糞はこの後排出され、摂食されるものと考えられた。

北海道のユキウサギ*L. timidus*で日中休息時の糞食行動を調べた結果、日中休息時に排出するすべての硬軟糞の摂食が観察され、時間的あるいは行動的な糞食パターンもニホンノウサギに認められたパターンと本質的な違いが認められなかった。

日常的な硬糞食が少なくともLepus属の2種に共通の現象であったことから、過去の文献を調査し、日常的な硬糞食が他のウサギ類でも一般的な現象であるかどうかを検討した。その結果、少なくともカイウサギとその野生種であるアナウサギ*Oryctolagus cuniculus*については硬糞食を示すと解釈できる行動の記述が認められた。また他の*Lepus*属や*Sylvilagus*属の多くの種についても軟糞の排出周期がニホンノウサギやユキウサギと一致したことから、軟糞に相前後して排出される日中休息時の硬糞は摂食されている可能性が高いものと考えられた。一方、観察による硬糞食確認の手がかりがきわめて限定されること、その手がかりに気づいても予断によって軟糞食と誤って解釈したと思われる事例が認められた。このことから、日常的な硬糞食があるにも拘わらず今まで見逃されてきた可能性も十分高いと判断された。この予断の形成には、糞食研究が軟糞の発見に端を発したという歴史的経緯と、硬軟糞を作り分ける仕組み（結腸分離機構）の解明によって硬糞の性格（微細片から分離されすばやく排出された、発酵に不適な粗片の塊であること）が明らかになったこと、の二つが主に関わっていると考えられた。以上のことから、ウサギ類の多くで日常的な硬糞食が行われていると結論した。

結腸分離機構の解明以来これまで、食物粗片（摂食時に十分かみ砕かれず粗片となった物）は、消化管を1回通過した後、硬糞として捨てられると考えられてきた。しかし、硬糞食の発見によって、この考えはもはや成立しないことが明らかとなった。食物粗片は最初の通過後捨てられることもあれば、硬糞食によって再循環されることもある。こうした食物粗片の命運は日周活動における摂食のタイミングに大きく依存すると考えられた。食物粗片の動きをみるためのマーカー（合成ゴムの薄片）を混ぜた固型飼料を夜間のある時間帯だけ、通常の固型飼料の代わりに置いてニホンノウサギに自由に摂食させ、その後の糞によるマーカーの排出状況を調べた。摂食時刻に拘わらず、マーカーは2晩目の終わりまでにはほぼ完全に排出された。晩の早い時刻に摂食されればほとんどのマーカーがその晩の間に排出され、摂食時刻が遅くなるにつれて次の晩に排出される量が増加した。日中に排出された軟糞と硬糞はともにすべて再摂食され、この両者に含まれていたマーカーは再循環された。この結果、食物粗片は摂食に続く日中に排出された時のみ、再摂食・咀嚼されて再度消化の機会を与えられ、それでも粗片のままだと次の晩にはすべて捨てられてしまうことが明らかとなった。硬糞食によって消化や破砕の難しい食物素材が何度も循環し、消化の効率を下げるこ

とはないと考えられた。

以上の結果に基づいて、ウサギ類の採餌や糞食等の活動周期とこれに伴う食物の流れや硬軟糞の形成・通過を考察した。ウサギ類は、日中は一カ所に留まって休息し、夜間は採餌その他の活動を行う。糞の排出は一日中行われ、軟糞が午前中から昼過ぎにかけて、硬糞はそれ以外の時間に排出される。休息中に排出される硬軟糞はすべて摂食され、夜間活動中に排出される硬糞はすべて捨てられる。こうした活動周期は基本的に光日周期によって決まるが、光日周期が採餌周期を、採餌周期が硬軟糞の排出周期を支配しているものと考えられる。

こうした日周活動に伴う食物の流れは次のようになる。

夜間採餌中は結腸分離機構が働いて硬糞が排出され、盲腸には食物微細片が貯留されて発酵を受ける。食物の消化管通過速度は大変速い（最短通過時間は2 - 3時間、98%通過時間は約10時間）ので、採餌活動の終了する明け方には、消化管の中はすべてその晩に摂食された食物でほぼ満たされている。ウサギが休息に入ると結腸分離機構が停止し、盲腸内容物が近位結腸を通過し軟糞となって遠位結腸を進み始める。休息後しばらくは遠位結腸に残った硬糞が排出され、摂食される。その後、軟糞が排出され軟糞食が始まる。昼頃に結腸分離機構が再び働き始め、形成された硬糞は昼過ぎに肛門に達して硬糞食が始まる。夕方になると、ウサギは採餌活動を開始し、排出される硬糞はすべて捨てられる。

摂食された軟糞の主たる構成物（食物微細片や微生物体）は多くが胃や小腸で消化吸収される。吸収されずに盲腸に達したものは再び結腸分離機構の作用を受け、盲腸に滞留し再度軟糞として排出されるため、最終的には消化吸収されると考えられる。一方、摂食された硬糞の主たる構成物（粗片）は、咀嚼されて微細片となれば、上述の発酵過程に入り最終的に消化吸収される。咀嚼されてもまだ粗片のままだと、結腸分離機構の作用を受けて硬糞として排出され捨てられる。

硬糞食の基本的な機能は、発酵に不適な粗片を再度咀嚼し微細片とすることによって発酵過程に組み入れ、食物の消化率を高めることである。休息中には新しい餌が得られないので、硬糞を出してただ捨て去ったり、硬糞を出さないように食物の流れを止めたりするよりも、硬糞を出し再摂食した方が消化機能を間断なく十分に活用することになり有利である。一方、夜間活動中であれば、硬糞よりも栄養価の高い新しい食物を摂食した方が有利である。しかし、夜間活動中に何らかの理由で餌が得られな

いときにも非常食として硬糞食が行われる。これには食物の消化率を高める以上の意味がある。活動に可塑性を与えることで、悪天候や捕食者の存在などの非常時の生存率を高める効果がある。硬糞食には軟糞食のような特殊な栄養生理学的な意義は認められないが、こうした生態学的な意義は大きいと考えられる。

糞食行動は中小型の草葉食哺乳類に広く認められ、繊維質の多い食物の消化のための適応の一つである。糞食形態の把握はこれら中小型哺乳類の生態理解の基礎になると考えられるが、まだ十分な調査が行われていない。糞食形態は非常に多様であり、報告が少ない現状では、糞食現象全体を整理して統一的な理解を図るのは難しい。しかし、一般的に見てウサギ類の糞食を伴う消化体制は比較的高度な発達段階にあると推測される。

草葉食に対する発酵消化体制には、主に大型動物に見られる前胃発酵や結腸発酵と主に小型動物に見られる盲腸発酵があり、体サイズによるスケーリングの効果が認められる。糞食行動はこのうち盲腸発酵消化体制にのみ認められる。ウサギ類は、糞食を伴う盲腸発酵消化体制を高度に発達させることによって、中型草葉食動物のニッチに進出することができたと考えられる。ウサギ類は、中型一次消費者として多くの捕食者を持つことから、逃げと隠れの戦略者として多くの特徴的な形質を獲得してきた。しかし、最も根源的にウサギをウサギにしたのは、糞食を伴う盲腸発酵消化体制の高度な発達による中型動物のニッチへの進出であると考えられる。

明確な硬軟糞の別と発達した分離機構を持ちながら、軟糞だけでなく硬糞をも日常的に利用するウサギ類の糞食は、中小型の植物食動物に見られる多様な糞食形態の中でもきわめて特色あるものである。ウサギ類の種間ではさらに、軟糞の形態に分化（アモルファス型とカプセル型）が見られる。しかし、この軟糞形態の違いが持つ生理生態学的意味の解明は今後の課題である。

Summary

Hard Faeces Reingestion in Leporids and its Ecological Significance

The daily rhythms of excretion and reingestion of hard and soft faeces were studied in the Japanese hare *Lepus brachyurus* under captivity. Although the leporids have long been known to reingest soft faeces, the Japanese hare also reingests a substantial amount of hard faeces. The faeces excreted during the daytime stay in the form, comprising first hard faeces, then soft faeces, and again hard faeces, were all reingested. A reingestion bout for hard faeces consisted of repeated faeces-taking actions each followed by mastication, whereas that for soft faeces included only one faeces-taking action without mastication. Hard faeces were excreted and discarded during the foraging hours at night. As a result, around a fourth of the daily output of hard faeces were reingested. If deprived of food during the night, the Japanese hare also reingested most of the hard faeces that were normally discarded.

To confirm that the regular reingestion of hard faeces during the daytime is a normal practice in the Japanese hare, the digestive tracts of free-ranging Japanese hares shot at known times of the day were examined. The results showed that the formation of both hard and soft faeces were almost completed at the end of the proximal colon, and that hard faeces were formed after 11:00 h, then proceeded through the distal colon, and reached the anus by around 14:30 h. This well matched with the switching time from soft to hard faeces reingestion in the Japanese hare in captivity. Hard faeces should thereafter be excreted and reingested in the free-ranging Japanese hares because of no reports of piling hard faeces in and around forms.

Observations of daytime resting behaviours of the mountain hare *Lepus timidus* revealed that the faeces excreted during the daytime, including both hard and soft faeces, were all reingested. The behavioural and temporal patterns of the reingestion in the mountain hare were essentially the same as those of the Japanese hare.

The regular reingestion of hard faeces is a normal practice at least in two *Lepus* species. To know whether this behaviour is common in leporids, an extensive literature

was reviewed. There are found some descriptions of the behaviours that indicate the reingestion of hard faeces in both the domestic and wild rabbits *Oryctolagus cuniculus*. Many other *Lepus* and *Sylvilagus* species are found to have the same rhythm of soft faeces excretion as the Japanese and the mountain hares. Hence, it is highly likely that daytime hard faeces are excreted and reingested in these species, too. The possibility that hard faeces reingestion has been totally overlooked in the past is also likely, because the clues to recognize it are highly limited and in some cases, the clues, though observed, were misinterpreted probably due to a preconception that hard faeces were not reingested. This preconception might be formed by two causes: that the coprophagy study in leporids was initiated by the discovery of soft faeces and that hard faeces were revealed to be bands of large food particles quickly evacuated as unsuitable to fermentative digestion. Based on the above consideration, I concluded that hard faeces reingestion was a common practice among leporid species.

Upon finding the regular reingestion of hard faeces, I studied the passage and recycling of large food particles in the diet of the Japanese hare in relation to the timing of ingestion. Small, thin pieces of synthetic rubber, simulating large food particles, were mixed as markers with commercial food pellets and subjected to voluntary intake during a short period of time at night, and their subsequent excretion in the faeces was observed. Irrespective of the time at intake, the markers were almost completely excreted by the end of the second night: when ingested early in the evening, most were excreted within that night, and as ingested later on, they were increasingly excreted in the second night. All hard and soft faeces excreted during the daytime resting period were reingested, and the markers, contained in both types of the daytime faeces, were thereby recycled. The results show that large particles in the diet are given another chance for digestion, through reingestion and remastication, when they are excreted during the daytime following ingestion; if remained large after remastication, they are all excreted and discarded in the following night. Hard-faeces reingestion does not result in multiple recycling of poorly digestible large particles and leading to inefficiency in digestion.

The present study revealed the following picture of reingestion and the other associated activities in many of the leporid species. They rest in the daytime and forage

during the night. Soft faeces are excreted from the morning to the early afternoon, and hard faeces are excreted during the rest of the day. They reingest all soft and hard faeces excreted during the daytime stay in the form and discard hard faeces while foraging at night. The rhythms of these activities are basically determined by the photoperiod; the photoperiod determines the foraging rhythm, which in turn determines the excretion rhythm of hard and soft faeces.

The digesta flows associated with the activities are as follows.

During foraging at night, the colonic separation mechanism is activated to form and excrete hard faeces and to retain fine food particles in the caecum. Because the food passage rate is quite rapid (the minimum passage time 2 - 3 hours; 98% passage time around 10 hours), the digestive tracts should be filled with fresh foods at the end of foraging activity early in the morning. At the start of daytime resting, the separation mechanism ceases and soft faeces start to be formed. For around an hour, hard faeces that remain in the distal colon are excreted and reingested. Then, soft faeces start to be excreted and reingested. At around the noon, the separation mechanism is again activated to form hard faeces, which are excreted and reingested during the afternoon. Animals leave forms (or warrens) in the evening to start foraging and thereafter hard faeces are discarded.

The most of the constituents of reingested soft faeces (fermented fine food particles and microorganisms) would probably be digested and absorbed in the stomach or the small intestine. If some reach the caecum, they would again be retained there for some time by the separation mechanism and thereafter excreted as soft faeces to be reingested. Thus, they would be digested and absorbed in the end. The large food particles that constitute hard faeces would have two separate courses; if they become fine by remastication, they would be subjected to the fate of fine particles and finally digested and absorbed as described above; in contrast, if they remain large after remastication, they would be quickly excreted and discarded after the second passage.

The basic function of the reingestion and remastication of hard faeces is to break up difficult-to-ferment large particles and thereby direct them into the fermentation process in the caecum to increase their digestibility. During the daytime resting, it would be more

advantageous for animals to excrete and reingest hard faeces, and thereby to make the digestive processes fully running, than to excrete and discard hard faeces, or to halt the total digesta flow to stop excreting them. During the night when animals are active, it would be better to take fresh food than to reingest hard faeces because fresh food would be much more nutritious than hard faeces. However, when animals cannot obtain food during the night, they reingest hard faeces as an emergency food. The significance of this type of hard faeces reingestion is not merely increasing food digestibility. It would give animals plasticity in their activities, thereby greatly contribute to their survival in adverse conditions such as a bad weather or the presence of predators. Although the reingestion of hard faeces may not have such a special nutritional significance as that of soft faeces, its ecological significance should never be undervalued.

Reingestion habits are widely observed in small to medium-sized herbivorous mammals and regarded as an adaptation to the digestion of highly fibrous diets. The study of the digestion system including reingestion should be fundamental to understand the ecology of these mammals, but it is left undone in many species. The reingestion habits are so diverse that the available data are insufficient to establish their complete picture. However, the reingestion and digestion system in leporids is certainly in a highly developed stage.

Fermentative digestion for herbivory have three major types: the pregastric or colonic fermentation in large-sized mammals and the caecal fermentation in small-sized mammals. A scaling (or allometric) effect is thus recognized with these digestion systems. Reingestion habits are recognized only in the caecal fermentors. The leporids seem to have succeeded in entering the niche of medium-sized herbivores by highly developing caecal fermentation including reingestion. The leporids have many predatory enemies as medium-sized primary consumers. For this reason, they have acquired many unique features necessary for their hide-and-run strategies. It may, however, be their highly specialized digestive system including reingestion that have fundamentally made them as they are.

In spite of the highly developed separation mechanism and the highly differentiated faeces, the leporids still daily exploit hard as well as soft faeces. This is notable among the

quite diversified reingestion habits in small-to-medium sized herbivorous mammals. Among leporid species soft faeces are further differentiated into two types: amorphous and capsule ones. It is remained for further studies to clarify the physiological and ecological significance of the two types of soft faeces.

引用文献

Bailey, J. A. 1968. Rate of food passage by caged cottontails. J. Mamm. 49: 340-342.

Björnhag, G. 1972. Separation and delay of contents in the rabbit colon. Swed. J. agric. Res. 2: 125-136.

Björnhag, G. 1981. Separation and retrograde transport in the large intestine of herbivores. Livest. Prod. Sci. 8: 351-360.

Björnhag, G. & L. Sjöblom. 1977. Demonstration of coprophagy in some rodents. Swed. J. agric. Res. 7: 105-113.

Blaxter, K. L., N. C. McGraham & F. W. Wainman. 1956. Some observations on the digestibility of the food by sheep and on related problems. Br. J. Nutr. 10: 69-91.

Bookhout, T. A. 1959. Reingestion by the snowshoe hare. J. Mamm. 40: 250-250.

Bothma, J. D. P., A. G. W. Steyn & J. G. Teer. 1982. Reingestion in South Texas cottontails. Mammalia. 46: 235-239.

Bouyssou, T., M. Candau & Y. Ruckebushe. 1986. Value of indigestible particles to measure the gastrointestinal transit time in the rabbit. Ann. Zootech. 35: 401-410.

Chapman, J. A. & J. E. C. Flux, Eds. 1990. Rabbits, Hares and Pikas -Status survey and conservation action plan. Oxford, IUCN.

Cheeke, P. R. 1987. Rabbit feeding and nutrition. Academic Press, Orland, 376 pp.

Chilcott, M. J. 1984. Coprophagy in the common ringtail possum *(Pseudocheirus peregrinus)*. Aust. Mammal. 7: 107-110.

Chilcott, M. J. & I. D. Hume. 1985. Coprophagy and selective retention of fluid digesta: their role in the nutrition of the common ringtail possum, *Pseudocheirus peregrinus*. Aust. J. Zool. 33: 1-15.

Clemens, E. T. & Stevens, C. E. 1980. A comparison of gastrointestinal transit time in ten species of mammal. J. agric. Sci., Camb. 94: 735-737

Corbet, G. B. & J. E. Hill. 1986. A world list of mammalian species. British Museum (Natural History), London.

Cork, S. J. & G. D. Sanson. 1990. Digestion and nutrition in the Koala: a review. In

Biology of the Koala (A. K. Lee, K. A. Hanasyde & G. D. Sansoon, Eds.) pp. 129-144. Surrey Beatty & Sons, Sydney.

Cranford, J. A. & E. O. Johnson. 1989. Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pensylvanicus* and *Microtus pinetorum*). J. Mamm. 70: 494-502.

Crowcroft, P. 1952. Refection in the common shrew. Nature 170 (4328): 627-627.

Demment, M. W. & P. J. Van Soest. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of runimant and nonruminant herbivores. Amer. Natur. 125: 641-672.

Dexter, R. W. 1959. Another record of coprophagy by the cottontail. J. Mamm. 40: 250-251.

Drane, R. 1895. The hare in captivity. Cardiff Naturalists' Society: reports and transactions. 27: 101-109.

Ebino, K. Y., Y. Shutoh & W. Takahashi. 1993. Coprophagy in rabbits: autoingestion of hard feces. Exp. Anim. 42: 611-613.

Eden, A. 1940a. Coprophagy in the rabbit. Nature 145: 36-37.

Eden, A. 1940b. Coprophagy in the rabbit: Origin of "night" faeces. Nature. 145: 628-629.

Ehrlein, H.-J., H. Reich & M. Schwinger. 1983. Colonic motility and transit of digesta during hard and soft faeces formation in rabbits. J. Physiol. 338: 75-86.

Eisenberg, J. F. 1981. The mammalian radiations. Chicago Univ. Press, Chicago.

Flux, J. E. C. 1970. Life history of the Mountain hare (*Lepus timidus scoticus*) in north-east Scotland. J. Zool., Lond. 161: 75-123.

Foley, W. J. & S. J. Cork. 1992. Use of fibrous diets by small herbivores: how can the rules be 'bent'? Tree 7: 159-162.

Grauer, D., L. Duret & M. Gouy. 1996. Phylogenic position of the order Lagomorpha (rabbits, hares and allies). Nature 379(25): 333-335.

Geis, A. 1957. Coprophagy in the cottontail rabbit. J. Mamm. 38: 136-136.

Gidenne, T. 1987. Influence de la teneur en lignines des aliments sur la composition de digesta et la production de caecotrophes chez le lapereau. Ann. Zootech. 36: 85-90.

Gosling, L. M. 1979. The twenty-four hour activity cycle of captive coypus (*Myocastor coypus*). J. Zool, Lond. 187: 341-367.

Griffiths, M. & D. Davies. 1963. The role of the soft pellets in the production of lactic acid in the rabbit stomach. J. Nutr. 80: 171-180.

Haga, R. 1960. Observation on the ecology of the Japanese pika. J. Mamm. 41: 200-212.

Hamilton, W. J. 1955. Coprophagy in the swamp rabbit. J. Mamm. 36: 303-303.

Heisinger, J. F. 1962. Periodicity of reingestion in the cottontail. Am. Midl. Nat. 67: 441-448.

Heisinger, J. F. 1965. Analysis of the reingestion rhythm in confined cottontails. Ecology. 46: 197-201.

Hewson, R. 1962. Food and feeding habits of the mountain hare *Lepus timidus scoticus* Hilzheimer. Proc. Zool. Soc., Lond. 139: 515-526.

平林　忠. 1961. 家兎の喰糞現象に関する研究. 東農大農学集報特別号（創立70周年記念論文集）.91-125.

Hirakawa, H. 1994. Coprophagy in the Japanese hare (*Lepus brachyurus*): reingestion of all the hard and soft feces during the daytime stay in the form. J. Zool., Lond. 232: 447-456.

Hirakawa, H. 1995. The formaion and passage of soft and hard faeces in the hindgut of the Japanese hare *Lepus brachyurus*. J. Mammal. Soc. Jap. 20: 89-94.

Hirakawa, H. 印刷中. Hard faeces reingestion in the mountain hare *Lepus timidus*. Zeitschrift für die Säugetierkunde.

Hirakawa, H. & A. Okada. 1995. Hard feces reingestion and the passage and recycling of large particles in the diet of the Japanese hare *Lepus brachyurus*. Mammalia. 59: 237-247.

平川浩文. 1983. 糞食・休息－偶然の観察から. 野兎研究会誌. 10: 31-34.

平川浩文. 1989. 飼育下のノウサギの摂食活動. 野兎研究会誌. 16: 71-77.

平川浩文. 1995. 総説：ウサギ類の糞食. 哺乳類科学. 34: 109-122.

Holley, A. J. F. & P. J. Greenwood. 1984. The myth of the mad march hare. Nature. 309 (7): 549-550.

Hörnicke, H. & F. Batsch. 1977. Coecotrophy in rabbits - a circadian function. J. Mamm. 58: 240-242.

Hörnicke, H. & G. Björnhag. 1980. Coprophagy and related strategies for digesta

utilization. In Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants (Y. Ruckebusch & P. Thivent, Eds.) pp. 707-730. MTP Press, Lancaster.

Hörnicke, H., G. Ruoff, B. Vogt, W. Clauss & H.-J. Ehrlein. 1984. Phase relationship of the circadian rhythms of feed intake, caecal motility and production of soft and hard faeces in domestic rabbits. Lab. Anim. 18: 169-172.

Huang, T. C., H. E. Ulrich & C. M. McCay. 1954. Antibiotics, growth, food utilization and the use of chromic oxide in studies with rabbits. J. Nutr. 54: 621-630.

Hume, I. D., W. J. Foley & M. J. Chilcott. 1984. Physiological mechanisms of foliage digestion in the greater glider and ringtail possum (Marsupialia: Pseudocheiridae). In POSSUMS and GLIDERS (A. P. Smith & I. D. Hume, Eds.) pp. 247-51. Australian Mammal Society, Sydney.

今泉吉典. 1988. 世界哺乳類和名辞典. 平凡社, 東京, 980 pp.

Imaizumi, Y-H. 1964. Another record of refection by the shrew. 哺乳動物学雑誌. 2: 79-81.

Ingles, L. G. 1961. Reingestion in the mountain beaver. J. Mamm. 42: 411-412.

Jilge, B. 1974. Soft faeces excretion and passage time in the laboratory rabbit. Lab. Anim. 8: 337-346.

Jilge, B. 1976. The entrainment of circadian soft faeces excretion in the rabbit. J. interdiscipl. Cycle Res. 7: 229-235.

Jilge, B. 1982. Monophasic and diphasic patterns of the circadian caecotrophy rhythm of rabbits. Lab. Anim. 16: 1-6.

川道武男. 1994. ウサギがはねてきた道. 紀ノ国屋書店, 東京, 270 pp.

川道武男・山田文雄. 1996. 日本産ウサギ目の分類学的検討. 哺乳類科学. 35: 193-202.

Kenagy, G. J. & D. F. Hoyt. 1980. Reingestion of feces in rodents and its daily rhythmicity. Oecologia. 44: 403-409.

Kirkpatrick, C. M. 1956. Coprophagy in the cottontail. J. Mamm. 37: 300-300.

Kulwich, R., L. Struglia & P. B. Pearson. 1953. The effect of coprophagy on the excretion of B vitamins by the rabbit. J. Nutr. 49: 639-645.

Layne, J. N. 1958. Notes on mammals of southern Illinois. Am. Midl. Nat. 60: 219-254.

Lechleitner, R. R. 1957. Reingestion in the black-tailed jack rabbit. J. Mamm. 38: 481-485.

Lemnell, P. A. & B. Lindlöf. 1981. Diurnal and seasonal activity pattern in the mountain hare. In: Meyer, K & C. D. MacInnes eds. Proc. World Lagomorph Conference, Guelph, Canada. 349-356.

Lockley, R. M. 1964. The private life of the rabbit. Andre Deutsch, London, pp. 邦訳：ロックレイ, R. M. （立川賢一訳, 1973） アナウサギの生活. 思索社, 256 pp.

Lord. R. D. 1961. Seasonal changes in roadside activity of cottontails. J. Wildl. Manage. 25: 206-209.

Lord, R. D. 1964. Seasonal changes in the ativity of penned cottontail rabbits. Anim. Behav. 12: 38-41.

Madsen, H. 1939. Does the rabbit chew the cud? Nature. 143: 981-982.

Mech, L. D., K. L. Heezen, & D. B. Siniff. 1966. Onset and cessation of activity in cottontail rabbits and snowshoe hares in relation to sunset and sunrise. Anim. Behav. 14: 410-413.

Meyers, K. 1955. Coprophagy in the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia. Austral. J. Zool. 3: 336-345.

Meyers, K. & C. D. MacInnes eds. 1981. Proceedings of the World Lagomorph Conference, Guelph.

Morot, C. 1882. Des pelotes stoacales des leporides. Mem. Soc. Centr. Med. Vet. 12: 139-239.

Olsen, H. M. & H. Madsen. 1944. Investigations on pseudo-rumination in rabbits. Vidensk. Medd. dansk. naturh. Fohren. Kbh. 107: 37-58.

Oullette, D. E. & J. F. Heisinger. 1980. Reingestion of feces by *Microtus pennsylvanicus*. J. Mammal. 61: 364-366.

Pehrson, Å. 1983. Caecotrophy in caged mountain hares (*Lepus timidus*). J. Zool., Lond. 199: 563-574.

Pickard, D. W. & C. E. Stevens. 1972. Digesta flow through the rabbit large intestine. Am. J. Physiol. 222: 1161-1166.

Pshennikov, A. E., Z. Z. Borisov & I. S. Vasiliev. 1988. Coprophagy and its rhythms in mountain hare (*Lepus timidus*) of Central Yakutia. Zool. J. 67: 1357-1362.

Ruckebusch, Y. & H. Hörnicke. 1977. Motility of the rabbit's colon and caecotrophy.

Physiol. Behav. 18: 871-878.

斉藤康夫. 1978. トウホクノウサギの糞食について. 野兎研究会会報. 5: 9-12.

Sakaguchi, E. 1992. Fiber digestion and digesta retention from different physical forms of the feed in the rabbit. Comp. Biocham. Physiol. 102A: 559-563.

Sharkey, M. J. 1971. Some aspects of coprophagy in rabbits and guinea pigs fed fresh lucerne. Mammalia. 35: 162-168.

Silva, M. & J. A. Downing. 1995. Handbook of mammalian body masses. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 359.

Soave, O. & C. D. Brand. 1991. Coprophagy in animals: a review. Cornell Vet. 81: 357-364.

Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1973. Introduction to Biostatistics. W. H. Freeman and Company, San Francisco and London.

Southern, H. N. 1940. Coprophagy in the wild rabbit. Nature. 145: 262-262.

Southern, H. N. 1942. Periodicity of refection in the wild rabbit. Nature. 149: 553-554.

Spencer, J. L. 1955. Reingestion in three American species of Lagomorph. Lloydia. 18: 197-199.

Spencer-Booth, Y. 1956. Shrews (*Crocidura cassiteridum*) on the Scilly Isles. Proc. Zool. Soc., Lond. 126: 167-170.

Taylor, E. L. 1939. Does the rabbit chew the cud? [Appendix to Madsen's note]. Nature. 143: 982-983.

Taylor, E. L. 1940a. The demonstration of a peculiar kind of coprophagy normally practiced by the rabbit. Vet. Rec. 14: 259-262.

Taylor, E. L. 1940b. Pseudo-rumination in the rabbit. Proc. zool. Soc., Lond. 110: 159-163.

Thacker, E. J. & C. S. Brandt. 1955. Coprophagy in the rabbit. J. Nutr. 55: 375-387.

Toll, J. E., T. S. Baskett & C. H. Conaway. 1960. Home range, reproduction, and foods of the swamp rabbit in Missouri. Am. Midl. Nat. 63: 398-412.

Van Soest, P. J. 1994. Nutritional Ecology of the ruminant. Cornel Universiy Press.

Wallage-Drees, J. M. 1989. A field study on seasonal changes in the circadian activity of rabbits. Zeitschrift für Säugetierkunde. 54: 22-30.

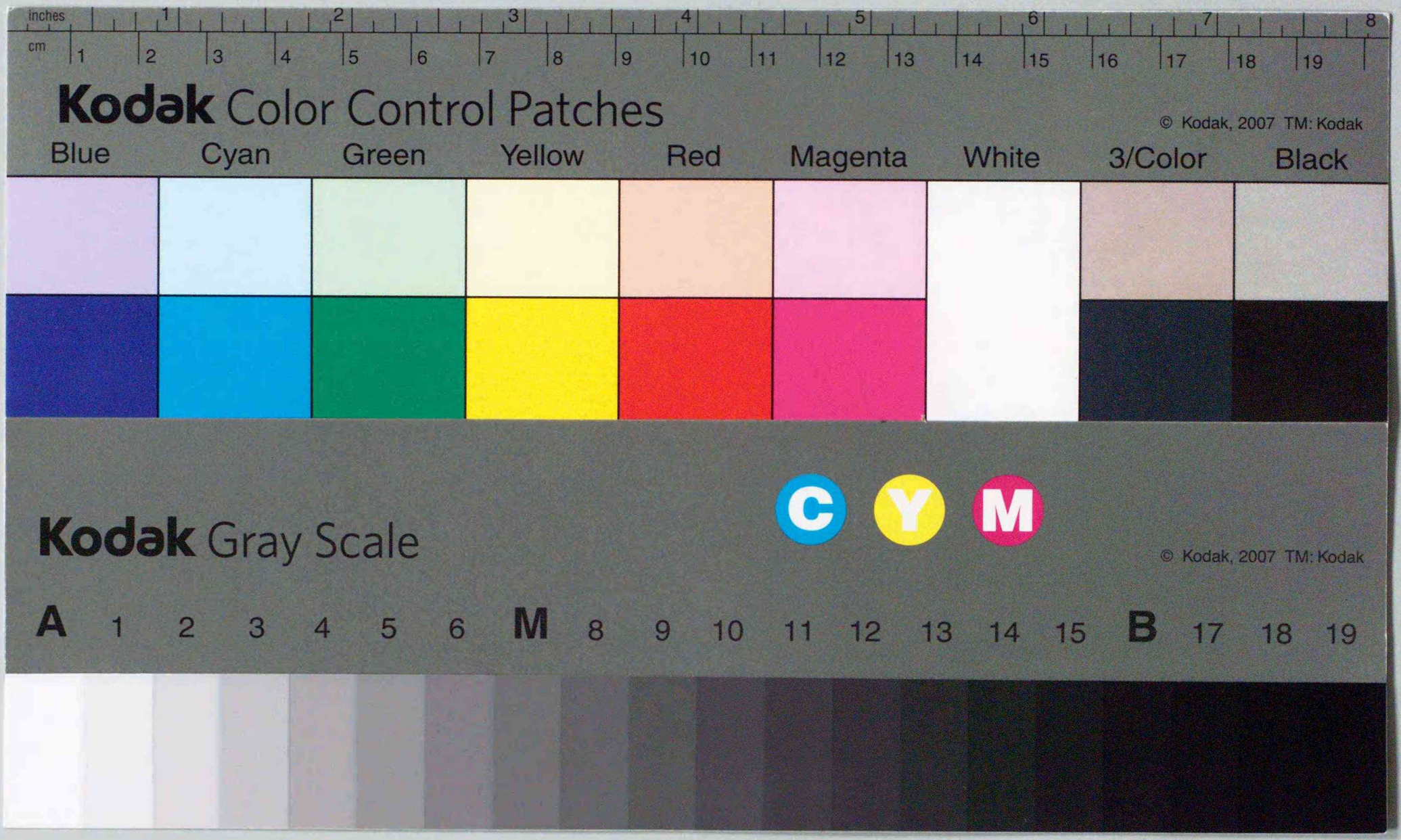
Watson, J. S. 1954. Reingestion in the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). Proc. Zool.

Soc., Lond. 124: 615-624.

Watson, J. S. & R. H. Taylor. 1955. Reingestion in the hare *Lepus europaeus* Pal. Science. 121: 314-314.

Wilks, B. J. 1962. Reingestion of Geomyid rodents. J. Mamm. 43: 267-267.

.


inches
cm
Kodak Color Control Patches
© Kodak, 2007 TM: Kodak
Blue
Cyan
Green
Yellow
Red
Magenta
White
3/Color
Black
Kodak Gray Scale
C
Y
M
© Kodak, 2007 TM: Kodak
A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19