

学 位 論 文 題 名

ウサギ類における硬糞食とその生態学的意味

学位論文内容の要旨

ウサギ類が日常的に軟糞食を行うことは前世紀末から知られ、多くの関連研究が行われてきた。

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。ウサギ類の通常の日周活動では、日中は一カ所に留まって休息し、夜間に採餌その他の活動を行う。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り、それが夕方に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、ウサギは通常硬糞を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ることを確認するため、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。その結果、腸内における2種の糞の形成と排出のリズムは、飼育下における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。

北海道のユキウサギ *L. timidus* でも日中休息時の糞食行動を調べた結果、その時に排出されるすべての硬軟糞の摂食が観察され、糞食パターンはニホンノウサギのものと本質的に変わらないことが明らかになった。

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* にお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* 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、過去には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あることから、日常的な硬糞食が全く見逃されてきたと判断された。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。消化管内における食物粗片の動きをみるためマーカーを混ぜた固型飼料を夜間の特定時間帯に摂食させ、その後のマーカーの排出状況を調べた。その結果、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、それでも粗片として残ったものは次の晩にはすべて捨てられることが明らかとなった。

以上の結果、日周活動に伴う食物の流れは次のようになる。活動時間帯である夜間の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。夜明け後ウサギが休息に入ると結腸分離機構が停止し、盲腸内容物が軟糞となって遠位結腸の方へ進み始める。休息期に入った直後に、まず遠位結腸に残っていた硬糞が排出され、それが摂食された後、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要構成物（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。吸収されなかっ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要構成物（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。その過程でも粗片のまま残ったものは、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、あるいは硬糞を出さないで食物の流れを止めるよりも、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、通常硬糞食をしない夜間活動中には、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。したがって、これは活動に可塑性を与え、悪天候や捕食者の存在など、非常時における生存率を高める効果など、食物の消化率を高める以上の意味がある。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。

その他、草食動物における体サイズと消化体制の関係、およびそれらと糞食の関係に関する既知の情報を概観し、ウサギ類が多くの捕食者をもつ中型第一次消費者としての生態的地位を獲得して繁栄する上で、糞食を伴う盲腸醗酵消化体制を高度に発達させたことが大きな基礎になっているものと考察した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 阿 部 永
副 査 教 授 飯 塚 敏 彦
副 査 教 授 諏 訪 正 明

学 位 論 文 題 名

ウサギ類における硬糞食とその生態学的意味

ウサギ類の軟糞食は前世紀末に発見され、多くの関連研究が行われてきた。本論文はこれまで見逃されていた硬糞食の発見と、それがウサギ類で広く認められること、およびその生態学的意義等を検討したもので、その内容は以下のように要約できる。

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行動を調査した結果、2種類の糞食行動が認められた。一つは、咀嚼を伴う連続的な糞食で、もう一つは、咀嚼のない単発的な糞食である。ウサギ類は、日中は一カ所に留まって休息し、夜間に採餌等の活動を行うが、咀嚼糞食は、朝の休息場入り直後に観察され、その後単発的で咀嚼のない糞食が昼過ぎまで続き、その後は再び咀嚼糞食が夕方活動開始時までみられた。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。このことは、マーカーを混ぜた飼料を夜間の特定時間帯に摂食させ、その排出状況を調べた結果でも確認された。休息時のウサギに糞食防止用のカラーをつけた観察では、硬糞と軟糞の排出が見られ、時間的な対応関係から咀嚼糞食が硬糞食に、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、通常それはすべて捨てられるが、餌が得られないときには摂食された。これまでウサギ類では、通常硬糞を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今回初めて確認された。また、捕殺時刻の明らかな野生のニホンノウサギの解剖結果からも、日中休息時の日常的な硬糞食が確認された。

ユキウサギ *L. timidus* においても、糞食パターンはニホンノウサギのものと本質的に同じであることが明らかにされた。

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、過去の文献を調べた結果、アナウサギ *Oryctolagus cuniculus*、他の *Lepus* や *Sylvilagus* 属の多く

の種においても日常的な硬糞食が存在し、それが見逃されていたものと結論された。

硬軟糞を作り分ける結腸分離機構の解明以来、食物粗片は消化管を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、この考えは成立しないことが明らかとなった。

以上の結果、ウサギ類において、次のような定型化された排糞、糞食リズムが存在することを明らかにした。活動時間帯である夜間の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、消化管の中はその晩に摂食された食物でほぼ満たされる。夜明け後ウサギが休息に入ると結腸分離機構が停止し、盲腸内容物が軟糞となって遠位結腸の方へ進み始める。休息期に入った直後に、まず遠位結腸に残っていた硬糞が排出、摂食された後、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。ただし、夕方、採餌活動の開始後排出されるのは硬糞のみで、それはすべて捨てられる。

摂食された軟糞のうち、胃や小腸で消化吸収されなかっ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と考えられる。一方、摂食された硬糞は、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。その過程でも粗片のまま残ったものは、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て細片化することによって発酵過程に組み入れ、その過程を間断なく維持し、食物の消化率を高めることである。また、夜間活動中の不時の餌不足時にも、非常食として硬糞食が行われるので、これは活動に可塑性を与え、悪天候や捕食者の存在など、非常時における生存率を高める効果がある。それは食物の消化率を高める以上の生態学的な意味がある。

以上のように、本研究はこれまで長年にわたって見逃されてきた硬糞食について、それがウサギ類の日周活動リズムのなかに組み込まれた重要な機構であることを指摘し、本分野の研究に大きなインパクトを与えたものである。よって審査員一同は、別に行った学力確認試験の結果と合わせて、本論文の提出者平川浩文は博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格があるものと認定した。