

## 盲腸切除がトリトンハムスターの食糞行動に及ぼす影響

七條宏樹<sup>1)</sup>・近藤祐志<sup>2)</sup>・坂本信介<sup>3)</sup>・樫村 敦<sup>4)</sup>・高橋俊浩<sup>4)</sup>・森田哲夫<sup>4)</sup>

- 1) 宮崎大学大学院農学工学総合研究科
- 2) 宮崎大学大学院農学研究科
- 3) 宮崎大学フロンティア科学実験総合センター
- 4) 宮崎大学農学部

(受領 2013年1月10日；受理 2013年2月20日)

Effects of cecal resection on coprophagy in the rat-like hamster *Tscherskia triton* De Winton. Hiroki Shichijo<sup>1)</sup>, Yuji Kondo<sup>2)</sup>, Shinsuke H. Sakamoto<sup>3)</sup>, Atsushi Kashimura<sup>4)</sup>, Toshihiro Takahashi<sup>4)</sup>, Tetsuo Morita<sup>4)</sup>. <sup>1)</sup> Department of Environmental and Resource Sciences, Interdisciplinary Graduate School of Agriculture and Engineering, University of Miyazaki, Miyazaki 889-2192, Japan. <sup>2)</sup> Division of Animal Production Science, Graduate School of Agriculture, University of Miyazaki, Miyazaki 889-2192, Japan. <sup>3)</sup> Division of Bio-Resources, Department of Biotechnology, Frontier Science Research Center, University of Miyazaki, Miyazaki 889-1692, Japan. <sup>4)</sup> Department of Animal and Grassland Sciences, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, Miyazaki 889-2192, Japan.

### Abstract

Many small cecal fermenters are well known to select and reingest the feces with high nutritional values that are produced in the cecum to enhance overall nutritional efficiency. In the previous study, using the rat-like hamster *Tscherskia triton* De Winton - a pre-gastic and cecal fermenter - we demonstrated that the nutritional benefit by the coprophagy could not be obtained in the absence of a cecum, indicating the strong relationship between coprophagy and cecal function, as in other animals showing cecal fermentation. However, it has not been determined whether the loss of nutritional benefit might be caused by reduced coprophagy in addition to the decreased nutritive value of the reingested feces. In this study, we observed behavior continuously for 48 h in the hamsters, which had been subjected to cecal resection or a sham operation. Coprophagy was found to occur mainly during periods of light when the animals usually rest. Animals subjected to cecal resection rarely displayed coprophagy, whereas the sham-operated control hamsters reingested their feces frequently. The finding suggests that the loss of coprophagy following cecal resection might contribute to the decline in the nutritional benefit of coprophagy.

Key words : coprophagy, cecum, cecum resection, nutrition, rat-like hamster, *Tscherskia triton* De Winton

小型後腸発酵動物の多くは食糞を行い、盲腸において栄養価の高い糞を作り選択的に食べることで栄養効率を高めている。先の研究で前胃後腸発酵動物であるトリトンハムスターにおいても同様に、盲腸と食糞には深い関係があり、盲腸なしに食糞はその効果を発揮できないことを明らかにした。しかし、食糞行動そのものが盲腸除去によりどのような影響を受けているかについては知られていない。そこで本研究ではトリトンハムスターを用い、盲腸を除去した個体と Sham 手術を施した個体について 48 時間行動観察を行い、食糞を行う時間帯や回数に差異があるかを調べた。その結果、食糞は盲腸の有無にかかわらず主に明期に行われたが、食糞行動が盲腸除去個体では殆ど起こらなくなった。したがって、盲腸除去個体での食糞による栄養面での利点の消失は食糞行動の激減も大きく影響しているものと思われる。

## 緒 言

雑食性および植食性の小型哺乳類の多くは発達した盲腸を有している。この大きな盲腸は微生物発酵槽として機能するが、大型の草食動物のようなセルロースに代表される難消化性炭水化物から時間をかけてエネルギーを取り出すための消化器官ではない。Sperber (1985) によると、ハタネズミなどの小型後腸発酵動物においては、下部消化管に到達した消化管内容物の微粒子を含む液状内容物や微生物を逆流させ選択的に内容物を盲腸に貯留させる。そして、より栄養価の低い難消化性物質を優先的に下部消化管へと排出する。これにより、難消化性物質を含む糞と、微生物やより栄養価の高い液状成分を多く含む糞を排泄することができる。こうして排泄された糞のうち、より栄養価の高い糞を選択的に採食する、すなわち食糞行動によって小型後腸発酵動物は、難消化性物質を多く含む飼料中の栄養成分についてその利用性を高めることが可能となる。実際に、このような消化機構を有する、ウサギ *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus およびモルモット *Cavia porcellu* Erxleben においては、食糞を阻止することで、タンパク質の消化率が低下することが知られている (Hintz, 1969; 高橋・坂口, 1999)。したがって、これら食糞を行う小型後腸発酵動物において、食糞はその栄養素利用において必要不可欠な行動である。

一方、同じく雑食性あるいは植食性の小型哺乳類であるハムスター類やハタネズミ類は大きな盲腸だけでなく明確に区分された前胃を有し、それら双方に消化管共生微生物を宿す前胃後腸発酵動物である。この小型前胃後腸発酵動物においても、後腸発酵動物と同様、食糞はタンパク質利用に影響し、盲腸の機能なしには食糞がその効果を発揮することはできない (Sakaguchi, 2003)。さらに、ハムスター類の一種であるトリトンハムスター *Tscherskia triton* De Winton を用いた先の研究 (Shichijo *et al.*, 2013) から、盲腸除去処置を施すと、食糞阻止の有無に関わらずタンパク質利用性が低下することが示されている。しかし、盲腸除去個体が食糞行動を行っているかについては明らかにされていない。したがって、この栄養利用性の低下が、食糞を行っているにも関わらず、糞中の栄養的効果が失われたことに起因するのか、盲腸を失うことにより食糞行動自体が抑制されたことによるのかは明らかでない。そこで、本研究では、盲腸除去処置によって食糞行動が変化するかについて検討し、盲腸機能と食糞行動の関係の解明を試みた。

## 材料・方法

供試動物として成トリトンハムスター 6 頭を用いた。それぞれ 3 頭ずつに Sham 手術と盲腸除去 (CX) 手術を施した。手術後、1 週間以上の回復期をとり、その間

ステンレス網底を設けたポリカーボネイト (PC) 製のケージ (W × D × H=211 × 319 × 133) に個別に収容し、市販固型飼料 (ラボ MR ストック; 日本農産工業株式会社) と水道水を不断給与し飼育した。回復期終了後、光周期を調節できる遮光ボックスに 2 頭ずつケージを移し、3~4 日の順化期後 48 時間を試験期としビデオカメラ (Sony HDR-XR520V) の暗視撮影機能を用いて行動を記録した。順化期および試験期間中はラット・マウス維持用精製飼料 (AIN-93M に準拠; 表 1) と水道水を不断給与し、毎日 21:30 に摂食量を測定した。飼育環境は回復期、順化期、試験期を通してすべて室温 25 ± 3 °C で明期 16 時間、暗期 8 時間の長日光周期 (6:00 点灯; 22:00 消灯) とした。試験終了後、録画した映像を観察し、食糞を行った時刻とその回数を記録した。

## 盲腸除去手術

8 時間絶食させたトリトンハムスターをジエチルエーテルで前麻酔後、腹腔内にペントバルビタールナトリウム (大日本住友製薬株式会社) を体重 100 g あたり 6.6 mg 投与し麻酔を行った。無痛状態が得られたら腹部を剃毛し、70%エタノールに浸した脱脂綿を用いて残った毛を除去した。剃毛部全体に、ポビドンヨード (イソジン; Meiji Seika ファルマ株式会社) を塗布した。正中線に沿って下腹部の皮膚と筋膜を順次 1 cm 程度切開した。盲腸および小腸・結腸を取り出し、小腸と盲腸間の腸間膜を切った。その後、小腸・結腸と盲腸の接合部を縫合糸で結紮した。この時、集合リンパ小節が小腸・結腸側に来ていることを確認した上で強く結び、鉗子で盲腸側を止め切断した。切断部に残った内容物は 70%エタノールと綿棒を用い除去した。ポビドンヨードを切断部に 1-2 滴塗布し、結腸・小腸を元の位置に納めた。腹腔内に 10%ストレプトマイシン (Meiji Seika ファルマ株式

**Table 1** Composition of the experimental feed (%)

Ingredients	
Casein	14.0
L-cysteine	0.18
Cornstarch	46.5692
α-cornstarch	15.5
Sucrose	10.0
Soybean oil	4.0
Cellulose powder	5.0
AIN-93M mineral mix	3.5
AIN-93M vitamin mix	1.0
Choline bitartrate	0.25
Tertiary butyl hydroquinone	0.0008

会社) 1 ml を投与し、筋膜と皮膚をそれぞれ縫合しポビドンヨードで消毒した。なお、本研究の場合、sham手術とは盲腸除去手術から盲腸除去を除く全ての操作、すなわち、麻酔・開腹・抗生物質腹腔内投与・術野殺菌を施すことを意味し、盲腸除去そのものの影響の評価を可能とするためには sham 手術個体を対照とすることが求められる。

### 統計解析

全ての統計解析は統計解析ソフトウェア R version 2.14.2 (R Development Core Team, 2012) を用いて行った。対応のある 2 群間の値の大小の比較のために Wilcoxon の符号付順位和検定を行った。対応のない 2 群間の値の大小の比較のために Wilcoxon の順位和検定を行った。2 変数間の相関関係は Kendall の順位相関係数をもとに評価した。また、食糞回数に明暗条件、盲腸除去が与える影響について、一般化線形混合モデルにより解析した。一般化線形混合モデルのパラメータ推

定を行う関数として glmmML 関数を用いた (glmmML package 0.82-1; Broström and Holmberg, 2011)。応答変数はカウントデータであるためポアソン分布に従うと仮定した。R ではカテゴリカル変数をアルファベットで指定すると、アルファベット順に処理される。そこで説明変数のうち、明暗条件については暗条件を“D”、明条件を“L”とし、盲腸除去については CX 区を“C”、Sham 区を“S”としてモデルに組込んだ。これにより暗条件よりも明条件で、また、CX 区よりも Sham 区で食糞回数が多い場合に、それぞれの説明変数の推定係数が正の値をとることになる。個体効果を考慮するため、ランダム要因は個体とした。さらに明期、暗期間では観察時間が異なるため、offset 項に観察時間の対数を指定することでこれを調整した。最も当てはまりが良いモデルを AIC (赤池情報量規準) により選択した。

なお、本試験は宮崎大学動物実験委員会での許可 (承認番号 2005-054-6) を得て実施した。

### 結 果

トリトンハムスターの食糞行動は、上半身を前方に曲げて、糞を肛門から直接口で受け咀嚼してから飲み込むという一連の連鎖的行動により成立していた。

### 食糞回数

図 1 に各個体の単位時間あたりの食糞回数を Sham 区、CX 区に分けて示した。1 回の食糞時に食べる糞粒数は必ず 1 粒であった。Sham 区では、1 個体は食糞回数が非常に少なかったが (Sham2)、残りの 2 個体はよく似た時間的パターンを示し、食糞は明期の 6:00 から 10:00 の間 (暗期終了直後の時間帯) に集中していた (図 1a)。一方、CX 区では総じて食糞回数が少なかった (図 1b)。1 日の平均食糞回数は Sham 区で 9.3 回、CX 区で 1.3 回と大きな差が観察されたが、どちらの区においても食糞は明期に多かった (図 1)。そのため全個体のデータを用いて、明期、暗期それぞれの食糞回数を個体ごとに比較した結果、1 日目と 2 日目の間で有意な差は見られなかった (Wilcoxon の符号付順位和検定、明期:  $V = 6$ ,  $p = 0.850$ ; 暗期:  $V = 0$ ,  $p = 0.371$ )。

### 単位時間あたりの摂食量

図 2 に各個体の単位時間あたりの摂食量を Sham 区、CX 区に分けて示した。1 回の摂食時間はさまざまにばらついてはいたが、1 回の摂食中の摂食スピード (単位時間あたりの摂食量) は一定であったため、摂食量は摂食回数と各摂食に要した単位時間の積として算出した。摂食量は Sham 区、CX 区ともに明瞭な個体差を示さず、明期終了前のいわゆる夕刻から増加し始め、暗期に集中するパターンを示した (図 2)。

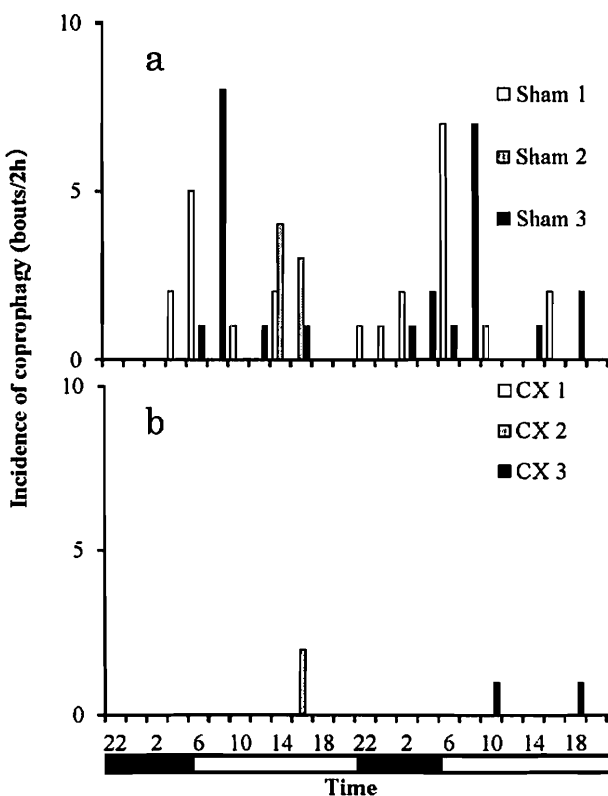
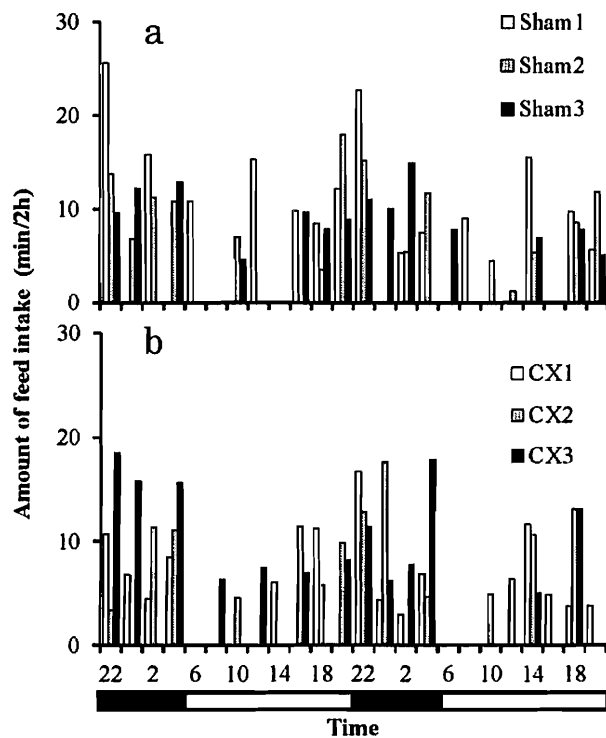


Fig. 1 Effects of cecal resection on the frequency of coprophagy. CX, cecal resection group; Sham, sham operation group. Frequencies of three individuals subjected to CX and Sham are shown in plates a and b, respectively. The x-axis shows the time of day in the observation period for 48 h from 22:00 and scale markings show 2 h periods. The black-and-white bar indicates the light/dark condition, respectively.

### 摂食量と食糞量

1日あたりの平均摂食量はSham区で7.8g, CX区で6.7gと両区の間には差はなかった(図3: Wilcoxonの順位和検定,  $W = 27$ ,  $p = 0.173$ ). そこで, 食糞回数を食糞量の指標として用い, 摂食量との間に量的関係がみられるか解析した. 1日あたりの明期, 暗期それぞれの食糞量と1日当たりの摂食量の間には1日目, 2日目ともに有意な関係は見られなかった(1日目(明期: Kendallの順位相関係数  $\tau = 0$ ,  $p = 1$ ; 暗期:  $\tau = 0.357$ ,  $p = 0.331$ ), 2日目(明期:  $\tau = 0$ ,  $p = 1$ ; 暗期:  $\tau = 0.357$ ,  $p = 0.331$ )). 同様に, 1日あたりの食糞量と摂食量にも1日目, 2日目ともに有意な関係は見られなかった(1日目:  $\tau = 0.357$ ,  $p = 0.331$ ; 2日目:  $\tau = -0.234$ ,  $p = 0.538$ ). また1日あたりの摂食量を個



**Fig. 2** Effects of cecal resection on the amount of feed intake. CX, cecal resection group; Sham, sham operation group. The intakes of three individuals subjected to CX and Sham are shown in plates a and b, respectively. The x-axis shows the time of day in the observation period for 48 h from 22:00 on day 1 and the scale markings show 2 h intervals. The black-and-white bar indicates the light/dark condition, respectively. The amount of feed intake is expressed as time (minutes) spent on feeding per 2 h. The duration of intake was variable but its rate (feed intake per unit time) was constant so the amounts of feed intake were determined by multiplying the incidence of intake with the duration of each phase of feeding activity.

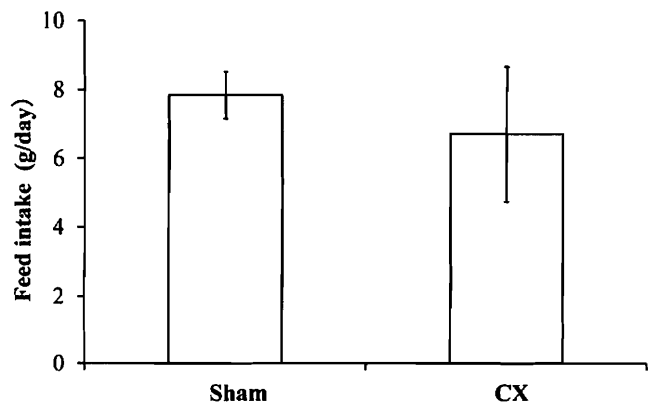
体ごとに比較した結果, 1日目と2日目の間に有意な差は見られなかった(Wilcoxonの符号付順位和検定,  $V = 15.5$ ,  $p = 0.344$ )ため, 2日あたりの食糞量と摂食量の関係を解析した結果, 有意な傾向は見られなかった( $\tau = 0.414$ ,  $p = 0.251$ ). しかし, 個体ごとに餌の摂食と食糞を行った時間帯を比較すると, 食糞回数の多かったSham1およびSham3では, 食糞が高頻度に行われていたのは, 暗期の摂食量が多かった時間帯に続く, 未明から午前中の早い時間帯であった(図4).

### 一般化線形混合モデルによる要因解析

以上のことから, 食糞回数(食糞量)に影響を与える要因の解析から実験日および摂食量は除外し, 明暗条件, 盲腸除去がこれに与える影響について, 個体効果を組込んだ一般化線形混合モデルを用いて解析した. AICを用いたモデル選択の結果, 明暗除去, 盲腸除去の2要因を含むモデルが最適と選択された. これら2要因の交互作用を含むモデルは選択されなかったが, 交互作用を含むモデルを構築した場合にも, 交互作用は食糞回数に有意な影響を与えなかった. 最適と選択されたモデルにおいて, 明暗条件, 盲腸除去のそれぞれの説明変数について推定された係数はいずれも正の値をとり(表2, coefficient  $\pm$  standard error), また0と有意に異なっていた(表2, Z valueおよびp)。つまり, 暗期に比べて明期に, また, CX区よりSham手術区で食糞回数が有意に多かった(図5, 表2)。

### 考 察

トリトンハムスターで観察した食糞行動は, 上半身を前方に曲げて, 糞を肛門から直接口で受け咀嚼してから飲み込むという一連の連鎖的行動であり, これは多くの食糞を行う齧歯類同様の行動様式であった(Kenagy



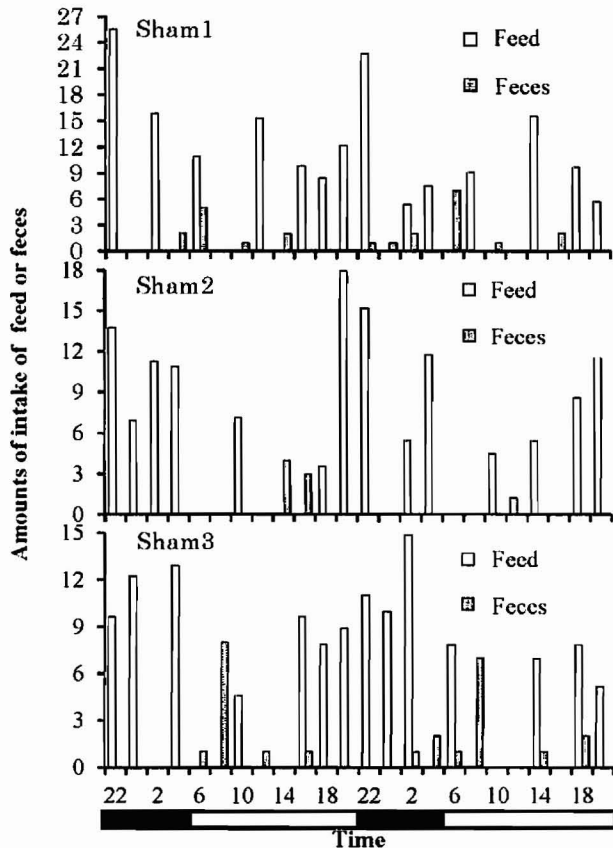
**Fig. 3** Effects of cecal resection on feed intake. CX, cecal resection group; Sham, sham operation group. Means are shown and the bars indicate standard errors.

and Hoyt, 1980). そして、食糞回数は暗期よりも明期に多く観察された ( $P < 0.001$ ). ノウサギ *Lepus brachyurus* Temminck (Hirakawa, 1994), ヌートリア *Myocastor coypus* Molina (Takahashi and Sakaguchi, 1998) など様々な動物において休息時間帯に食糞を行うことが知られている。これは、餌の探索や採餌を行う活動時間帯と異なり休息時間帯は他の活動の妨げとならずに、食物の

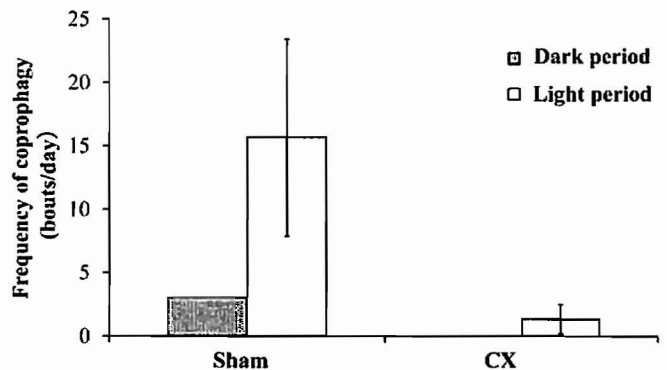
利用性を上げることができるからであると考えられている (Hirakawa, 2001). したがって、夜行性である本種も他の動物と同様、主に休息時にあたる明期に食糞していると考えられる。

食糞は暗期終了直後の6:00から10:00にもっとも多く観察された。ヌートリアにおいては、暗期終了前後に食糞回数が増える (Takahashi and Sakaguchi, 1998) が、これほど明確に暗期終了直後に食糞回数が増える齧歯類の報告は少ない。ノウサギでは休息に入ってから約1時間後に最初の食糞が起こり、その後数時間が最も頻度が高いことが報告されている (Hirakawa, 1994) が、暗期に食糞を行わない。これらのことから、暗期終了直後の食糞回数の増加はトリトンハムスター特有の特徴である可能性がある。

また、カイウサギでは軟糞を包む膜が、食糞後に胃液の影響を緩衝することで軟糞中の微生物が胃の中でも乳酸発酵を行うことが報告されている (Griffiths and Davies, 1963). ハムスター類の再摂取される糞はカイウサギの軟糞と異なり、膜には包まれていない。しかし、シリアンハムスター *Mesocricetus auratus* Waterhouse では前胃のpHは約5.1と腺胃より高いことが報告されていること (Kunstyr, 1974) から、微生物は前胃の中で



**Fig. 4** Amounts of intake of feed or feces in sham-operated animals. The figures are shown individually. The x-axis and the black-and-white bar show the same parameters as in Fig. 1. The amount of feed intake was calculated as described in Fig. 2. The amount of fecal intake was determined from the incidence of coprophagy, because only one fecal pellet was ingested in each bout.



**Fig. 5** Effects of light/dark conditions on the frequency of coprophagy. CX, cecal resection group; Sham, sham operation group. The figure shows mean frequencies from 48 h successive observations and the bars indicate standard errors.

**Table 2** Factors affecting the frequency of coprophagy.

	Coefficient	Standard error	Z value	p
Intercept	-4.467	0.647	-6.9	<0.001
Light-dark conditions (Light/Dark)	1.041	0.362	2.881	<0.001
Operations (Sham/CX)	2.632	0.635	4.146	<0.001

CX, cecal resection group; Sham, sham operation group. On light-dark conditions, positive coefficient showed that the frequency of coprophagy was higher in the light period than in the dark period. The positive correlation coefficient indicates that the frequency of coprophagy was higher in the Sham than in the CX groups.

生存可能と考えられる。したがって、腺胃と明確に分かれ、高い pH を保つ前胃に盲腸内の微生物を採餌後の食糞により導入することで、前胃での発酵を補助している可能性があると考えられる。

Sham 区の食糞回数は日平均 9.0 回であった。これは同じハムスター類であるチャイニーズハムスター *Cricetulus griseus* Milne-Edwards の 20 回、シリアンハムスターの 21 回 (Ebino, 1993) に比べ少ない。しかし、食糞の頻度は質の高い餌で減少することが報告されている (Cranford and Johnson, 1989)。したがって、本実験で食糞の回数が少なかったのは試験飼料として消化率の非常に高い精製飼料を用いたためである可能性がある。

盲腸の切除により食糞回数は有意に減少した ( $P < 0.001$ )。このことから、盲腸除去によって栄養価の高い糞を作れなくなるとともに、食糞行動そのものが減少することが明らかとなった。摂食を受ける糞と受けない糞には栄養組成に差があることや、一部の種では口に受けた糞を舐めて吟味してから摂食、または捨てるという行動に移ることが報告されている (Kenagy and Hoyt, 1980)。すなわち、齧歯類は選択的に食糞を行っていると考えられる。実際に、CX 区において食糞に至る行動は少なかったが肛門から直接糞を取った後に捨てるという行動は比較的高頻度に観察された。これらのことから、トリトンハムスターもまた、肛門から直接糞を口で取る際に、糞の栄養的価値を何らかの方法で判断し、摂食するかしないかを決めている可能性が高いと考えられる。ただその一方で、ごく少数ではあるが CX 区においても食糞行動が見られた。このことは、食糞が非常に日常的な行動であるため、栄養的意義が低くても行っただけかもしれないし、あるいは、全く行わないよりは、多少なりとも栄養的意義があったことを示しているのかもしれない。しかし、明確に 2 種類の糞を作ることができるウサギであっても、栄養価の低い糞も食べること (Ebino *et al.*, 1993; Hirakawa, 1994) から、糞の作り分けがより曖昧であるとされている齧歯類では栄養価の高い糞だけでなく栄養価の低い糞も日常的に食べている可能性も現段階では排除できない。糞の外見から栄養価の高い糞と低い糞を見分けることのできない本種において、個々の糞の栄養的価値と食糞の関係を明らかにするには調査方法を含め更なる検討が必要であると思われる。

最後に、本研究により明らかになった実験動物トリトンハムスターの食糞行動の様相は中国において重要な農作物害獣とされる野生種 rat-like hamster (Zhang and Wang, 1998) の採食生態を栄養学的側面から解釈する上で有用な知見となりうることを付記しておきたい。

## 謝 辞

本論文作成にあたり宮崎大学大学院農学工学総合研究科の江藤毅氏に大変なご助力をいただいた。ここに記し

深く御礼申し上げます。

## 引用文献

- Broström, G. and H. Holmberg (2011) Generalized linear models with clustered data : Fixed and random effects models. *Computational Statistics and Data Analysis* 55 : 3123 - 3134.
- Cranford, J. A. and E. O. Johnson (1989) Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pennsylvanicus* and *Microtus pinetorum*). *J. Mamm.* 70 : 494 - 502.
- Ebino, K. Y. (1993) Studies on coprophagy in experimental animals. *Exp. Anim.* 42 : 1 - 9.
- Ebino, K. Y., Y. Shutoh and W. Takahashi (1993) Coprophagy in rabbits : autoingestion of hard feces. *Exp. Anim.* 42 : 611 - 613.
- Griffiths, M. and D. Davies. (1963) The role of the Pellets in the production of lactic acid in the rabbit stomach. *J. Nutr.* 80 : 171 - 180.
- Hintz, H. F. (1969) Effect of coprophagy on digestion and mineral excretion in the guinea pig. *J. Nutr.* 99 : 375 - 378.
- Hirakawa, H. (1994) Coprophagy in the Japanese hare (*Lepus brachyurus*) : reingestion of all the hard and soft faeces during the daytime stay in the form. *J. Zool. Lond.* 232 : 447 - 456.
- Hirakawa, H. (2001) Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammal Rev.* 31 : 61 - 80.
- Kenagy, G. J. and D. F. Hoyt (1980) Reingestion of feces in rodents and its daily rhythmicity. *Oecologia* 44 : 403 - 409.
- Kunstyr I. (1974) Some quantitative and qualitative aspects of the stomach microflora of the conventional rat and hamster. *Zentbl. VetMed. A.* 21 : 553 - 561.
- R Development Core Team (2012) R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Sakaguchi, E. (2003) Digestive strategies of small hindgut fermenters. *Animal Sci. J.* 74 : 327 - 337.
- Shichijo, H., T. Takahashi, Y. Kondo, S. H. Sakamoto and T. Morita (2013) Nutritional significance of coprophagy in the rat-like hamster *Tscherskia triton*. *Mammalia*. DOI : 10.1515/mammalia-2012-0084.
- Sperber, I. (1985) Colonic separation mechanism (CSM). *Acta Physiol. Scand.* 124 : 87.
- Takahashi, T. and E. Sakaguchi (1998) Behaviors and

nutrition importance of coprophagy in captive adult and young nutrias (*Myocastor coypus*). *J. Comp. Physiol. B* 168 : 281 - 288.  
高橋 豊・坂口 英 (1999) 飼料窒素利用性と窒素利用に

おける食糞の意義. 草食実験動物 23 : 43 - 48.  
Zhang, Z. B. and Z. W. Wang (1998) *Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture*. Ocean Press, Beijing, China.