

## 海牛類の消化機構について（総説）

明田 佳奈・河村 章人

三重大学生物資源学部

### Digestive functions in Sirenians (Review)

Kana AKETA and Akito KAWAMURA

#### Abstract

Sirenians, the only aquatic herbivorous mammals, include 2 families; Dugongidae as dugong (*Dugong dugon*) and Trichechidae as West Indian manatee (*Trichechus manatus*), Amazonian manatee (*T. inunguis*) and West African manatee (*T. senegalensis*). The previous works have concentrated on the digestive functions in sirenians that have been supposed to be specific and different from marine carnivorous mammals and terrestrial herbivores. This paper reviews previous works and gives a perspective for further studies on digestive functions in sirenians by focusing on the following three topics: (1) The anatomy of the digestive tract, (2) Species and their nutritive values of aquatic plants on which the sirenians feed (3) Researches regarding to digestion.

(1) The sirenians are non-ruminant herbivores. Their stomach is simple sac-like and is characterized by a unique “cardiac gland” which contains the digestive enzymes and acid secreting cells. No one cannot explain the difference that the cardiac gland forms like a ball in dugongs and a finger in manatees. The intestine reaches to 9 to 16 times as long as the body length when sirenians becomes adult. The length of large intestine in adult dugong becomes twice as long as small intestine, whereas that of large intestine in adult manatees becomes to be same length as small intestine. There is a large cecum with a single diverticulum in the dugongs and paired diverticula in manatees. Based on anatomy and morphology of the digestive tract, sirenians belong to the hindgut digesters such as Perissodactyla, Proboscidean, Hyracoidea, Rodentia and the green sea turtle in Cryptodira.

(2) The dugong feeds exclusively on marine phanerogams of 18 species, belonging to 4 families: Cymodoceae, Hydrocharitaceae, Potamogetonaceae and Zosteraceae. Except for the Amazonian manatee which only lives in fresh water, manatees feed on many aquatic plants in marine to freshwater environments. It has been reported that the West Indian manatees feed on over 60 species of aquatic plants. The seagrasses on which the dugong preferably feeds have relatively lower crude protein, higher crude fiber and lower calorific content than those of the major plants on which terrestrial herbivores primarily feed. On the other hand, the aquatic plants on which the manatees feed have similar crude protein, higher crude fiber and lower calorific content as the above

terrestrial plants. Deducing from that the aquatic plants contain 85-95% water in comparison to 75-80% in terrestrial plants, the sirenians must feed abundantly on seagrass and aquatic plants to maintain their body.

(3) Although fed diets are different depending on each study, the digestibility in the sirenians is 80-90% and is the highest among terrestrial non-ruminants and ruminants. The digestive capacity in the sirenians seems to be remarkably superior among other herbivorous mammals. Based on researches on volatile fatty acid concentration in the content of digestive tracts, the cecum and large intestine are the principal areas to breakdown and digest the fiber in the diet. Moreover, food retention times in the sirenians are much longer (120-216hrs.) than for other hindgut digesters such as horses (23-45hrs.), elephants (17-26hrs.) and white-tailed deer (20-40hrs.) and ruminants such as cattle (48-65hrs.).

The sirenians adapted their digestive tracts and digestive functions to their herbivorous feeding character as having at least two digestive functions to achieve sufficient nutrient absorption. First, food retention time has been lengthened due to the long intestine. Second, the sirenians may have a rich microflora within their digestive tracts, especially in the cecum and large intestine, to elevate the capacity of the fiber fraction and also energy absorption. But research on the microflora within their digestive tract has not yet been carried out. Therefore, little is known about the digestive physiology and functions in sirenians. We need to have more information about their digestive functions using the living animals in captivity and dead specimens.

**Key words** : Sirenian • Digestive function • Aquatic plants • Dugongidae • Trichechidae

## 緒 言

海牛類は海産哺乳類の中で唯一の草食性である。現生の海牛類はジュゴン科1種とマナティ科3種の計4種から構成されている (Table 1)。これら4種はすべて熱帯、亜熱帯域に分布している (Fig. 1)。ジュゴン *Dugong dugon* は西太平洋からインド洋に至る温暖な浅海域にのみ分布する。アメリカマナティ *Trichechus manatus*, アマゾンマナティ *T. inunguis*, アフリカマナティ *T. senegalensis* のマナティ科3種は大西洋の沿岸から河川の中, 上流域に至るまで広く分布する。

海牛類は主に水生植物を摂餌しているため, 肉食者である他の海産哺乳類とは異なる特別な消化吸収機構をも

つ<sup>2,7)</sup>。海牛類の消化吸収機構に関する知見は, 海牛類のエネルギー収支の解明と, 沿岸及び河川生態系における海牛類の生態的地位を把握するためにも重要である。

本総説では, 海牛類の消化機構に関する研究を消化管の解剖学的側面と餌料植物の栄養学的側面, および消化機能に関連した栄養生態学的側面の3点を中心に, 過去の知見を整理し, 今後の展望についても述べる。

## 1. 消化管の形態・機能

海牛類の解剖学的研究は1800年代から行われており<sup>8)</sup>, 現在までに消化器官をはじめ, 呼吸器官, 泌尿器官など各器官の形態や構造が記載, 報告されている<sup>3-4, 9-34)</sup>。海

**Table 1.** Classification of sirenians

Order	Family	Genus and Species	English name
Sirenia	Dugongidae	<i>Dugong dugon</i>	<i>Dugong</i>
		<i>Hydrodamalis gigas</i>	<i>Steller's sea cow</i> *
	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	West Indian manatee
		<i>Trichechus inunguis</i>	Amazonian manatee
		<i>Trichechus senegalensis</i>	West African manatee

\* : Extinct in 1768 (Nishiwaki and Kamiya, 1984)<sup>1)</sup>

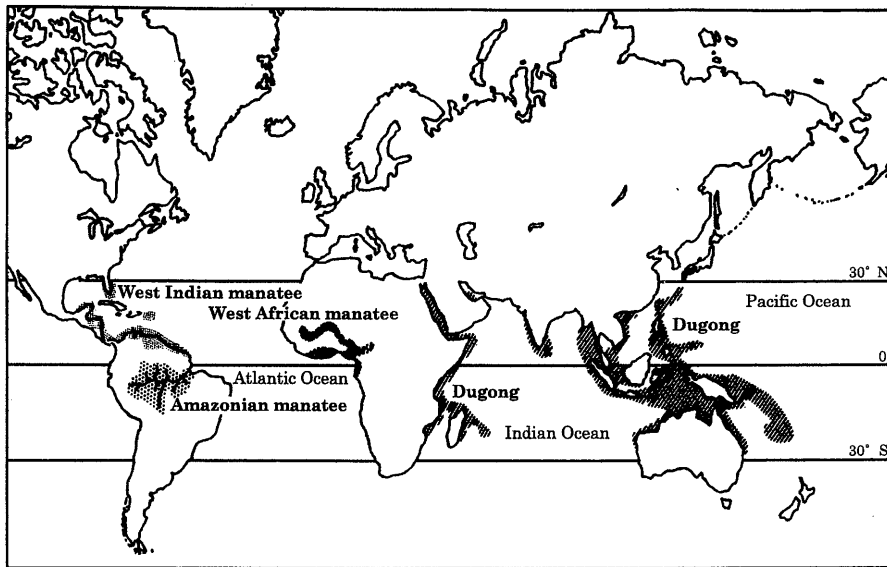


Fig. 1 Geographical distributions of sirenians (modified from Best (1981)<sup>2)</sup>).

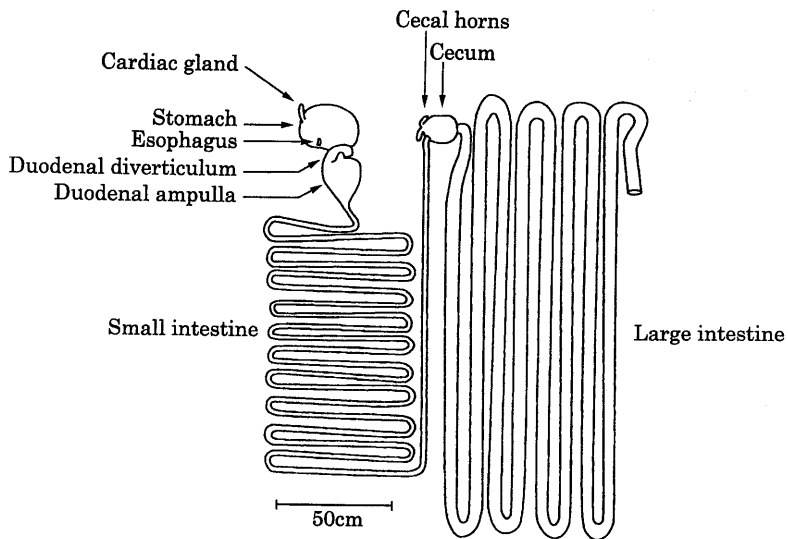


Fig. 2 Schematic of the digestive tract of West Indian manatee (modified from Reynolds and Rommel (1996)<sup>34)</sup>).

牛類の消化器官はその食性に適応している。海牛類4種の消化管の形態は基本的に類似している (Fig. 2)。

海牛類は胃が1つしかない単胃動物である。胃には噴門腺 (cardiac gland) と呼ばれる海牛類に特有の1個の

腺塊がある。噴門腺はペプシノーゲンを分泌する主細胞と塩酸を分泌する壁細胞の2種類の細胞が主体となって構成されており<sup>4, 24, 34)</sup>、この細胞構成は他の単胃哺乳類が持つ胃腺に類似している<sup>34)</sup>。胃壁全体にも消化腺や分

泌細胞が存在しているが、噴門腺に腺組織が集団を作って局在している。ゾウの胃壁でもこのような胃壁の一部に消化腺が局在している構造が見られる<sup>24, 34)</sup>。海牛類の噴門腺によく似た構造は有袋類のコアラ *Phascolarctos cinereus*<sup>35)</sup> やウォンバット *Vombatus hirsutus*<sup>36)</sup>、有鱗類のセンザンコウ *Manis pentadactyla*<sup>37)</sup>、齧歯類のビーバー *Castor canadensis*<sup>38)</sup>、バツタネズミ *Onychomys torridus longicaudus*<sup>39)</sup> の5種のみで見られる。これらの動物の研究から<sup>33, 35-39)</sup>、噴門腺からの分泌物は胃内容物（摂取物）が消化管内を移動する際の潤滑油の役割をすると推察されている<sup>34)</sup>。また、噴門腺は胃壁から隔離されているため、各細胞が胃内容物（摂取物）との摩擦による損傷を受けない。以上のことから他の動物に比べて海牛類の胃での分泌機能は高いと考えられている<sup>24, 34)</sup>。噴門腺の形態はジュゴン科とマナティ科で異なっており、ジュゴンではピンポン玉のような球状に近いが、マナティでは3種とも「指サック」状を呈している<sup>3, 4, 16, 17, 24)</sup>。ジュゴン科とマナティ科で噴門腺の形態が異なる理由は未だわかっていない。

十二指腸はジュゴン科、マナティ科共に十二指腸膨大部 (duodenal ampulla) とその前端から分岐する一対の憩室 (duodenal diverticulum) から成る<sup>4, 27, 33)</sup>。この「憩室」は他の哺乳類ではまれである<sup>34)</sup>。哺乳類の十二指腸は摂取物の貯蔵庫であるという他に<sup>4)</sup>、ハイラックス目のように消化酵素の分泌や胃で生成された水溶性炭水化物、揮発性脂肪酸、タンパク質の消化産物を吸収する機能を持つと推測されているが<sup>4, 16, 40)</sup>、詳しい機能についてはいまだ不明のままである<sup>2, 34, 41)</sup>。

海牛類の消化で最も重要視されており、陸上草食性哺乳類との差異が最も顕著に現れているのは、腸管、つまり小腸 (small intestine) と大腸 (large intestine) である。一般に草食性哺乳類の腸管は長く、小腸が大腸よりも長い<sup>42, 43)</sup>。特に海牛類の腸管は長く、成獣で40m以上になり、体長の9~16倍になる<sup>3, 5, 11, 16, 17, 23, 26, 28, 34, 41, 44)</sup>。小腸と大腸の比率はジュゴン科とマナティ科でやや異なる。両科とも幼時には小腸と大腸の長さがほぼ同じであるが、ジュゴンでは成長に伴い大腸の占める比率が増し<sup>3, 17, 23, 34, 41, 44)</sup>、成獣では大腸が小腸の約2倍の長さを呈す<sup>3, 17, 23, 34, 41, 44)</sup>。大腸は腸全長の約67%を占め、その長さは25~30mになる<sup>3, 5, 41)</sup>。一方、アメリカマナティは成獣でも小腸と大腸がほぼ同じ長さで、大腸の長さは腸全長の約43%であり、その

長さは20m以上になる<sup>11, 16, 26, 28, 34)</sup>。

盲腸 (cecum) の形態もジュゴン科とマナティ科で異なる。マナティ科の盲腸はいずれも先端が二本の角状 (cecal horns) に分岐しているが<sup>16, 26, 28)</sup>、ジュゴン科のそれは単一の先細りした袋である<sup>3, 17, 24)</sup>。海牛類では盲腸壁の筋層が分厚いことから、盲腸は長い大腸に消化物を送り出すための「ポンプ」の役割をしていると推測されていた<sup>24)</sup>。さらに Murray *et al.* (1977)<sup>5)</sup> によって盲腸での消化能力が高いことが報告されてから、盲腸内の豊富な微生物相の存在も示唆されるようになった。且つ Reynolds (1980)<sup>25)</sup> や Burn (1986)<sup>7)</sup> によって盲腸と大腸に大量の吸収細胞が確認されたことから、海牛類の消化においても盲腸が重要な役割を果たしていると考えられた。ジュゴンの盲腸の大きさや微細構造等に関する詳細な記述は少ないが<sup>3, 17, 24)</sup>、Reynolds and Rommel (1996)<sup>34)</sup> はジュゴンとアメリカマナティの盲腸の組織学的構造は似ていると推察している。

組織学的な違いはあるものの<sup>28, 34)</sup>、海牛類の消化管の形態と各部の機能は単胃動物の中でも結腸動物に最も近い<sup>4, 5, 7, 26)</sup>。結腸動物の主な特徴は盲腸と大腸が膨大化し、消化の大半をこの部分で行うことである。陸上動物では奇蹄目、長鼻目、ハイラックス目、齧歯目が、海産動物ではカメ目のアオウミガメ *Chelonia mydas* が含まれる<sup>43, 45-48)</sup>。

## 2. 餌料植物と栄養成分

ジュゴン科とマナティ科ではその生息域が異なるため、摂餌対象の植物は当然異なる。ジュゴンはもっぱら海産顕花植物 (海草) を摂餌する<sup>49-57)</sup>。生息海域によって若干の違いは見られるが、北部オーストラリアや紅海、アジアおよびその周辺の海域でジュゴンの餌料となっている植物にはベニアマモ科のベニアマモ *Cymodocea rotundata*、リュウキュウアマモ *Cymodocea serrulata*、マツバウミジグサ *Halodule pinifolia*、ウミジグサ *Halodule uninervis* やトチカガミ科のウミシヨウブ *Enhalus acoroides*、ウミヒルモ *Halophila ovalis*、リュウキュウスガモ *Thalassia hemprichii* など18種が挙げられている (Table 2, Fig. 3)。ジュゴンは海草を根元から掘りかえして摂餌するため、これら海草の多くは地下茎まで摂餌される<sup>32, 55, 56, 58, 62, 68)</sup>。しかし、ウミシヨウブやリュウキュウスガモは根茎が地中に

Table 2. Primary foods of dugongs and manatees

Family	Species	<i>D. dugong</i>	<i>T. manatus</i>	<i>T. inunguis</i>	<i>T. senegalensis</i>	
Amaranthaceae	<i>Alternanthera philoxeroides</i>		+			
Araceae	<i>Montrichardia arborescens</i>		+		+	
	<i>Pistia stratiotes</i>			+	+	
Cabombaceae	<i>Cabomba</i> sp.		+*		+	
Ceratophyllaceae	<i>Ceratophyllum demersum</i>		+			
Combretaceae	<i>Laguncularia racemosa</i>		+			
Convolvulaceae	<i>Ipomoea aquatica</i>				+	
	<i>Operculina alata</i>				+	
Cymodoceae	<i>Cymodocea angustata</i>	+				
	<i>C. nodosa</i>			+		
	<i>C. rotundata</i>	+				
	<i>C. serrulata</i>	+				
	<i>Halodule pinifolia</i>	+				
	<i>H. uninervis</i>	+				
	<i>H. wrightii</i>		+			
	<i>Syringodium filiforme</i>		+			
	<i>S. isoetifolium</i>	+				
	Cyperaceae	<i>Eleocharis acicularis</i>		+		
Haloragaceae	<i>Myriophyllum</i> sp.		+**	+		
Hydrocharitaceae	<i>Elodea densa</i>		+			
	<i>Enhalus acoroides</i>	+				
	<i>E. koenigii</i>	+				
	<i>Halophila decipens</i>	+				
	<i>H. engelmannii</i>		+			
	<i>H. ovalis</i>	+				
	<i>H. ovata</i>	+				
	<i>H. spinulosa</i>	+				
	<i>H. stipulacea</i>	+				
	<i>Hydrilla verticillata</i>		+			
	<i>Thalassia hemprichii</i>	+				
	<i>T. testudinum</i>		+			
	<i>Vallisneria</i> sp.		+***	+		
	Lentibulariaceae	<i>Ultricularia</i> sp.		+		+****
	Najadaceae	<i>Najas guadalupensis</i>		+		
	Poaceae	<i>Echinochloa polystachya</i>				+
		<i>Hymenachne amplexicaulis</i>				+
<i>Oryza perennis</i>					+	
<i>Panicum hemitomon</i>			+			
<i>P. mole</i>			+			
<i>P. purpurascens</i>					+	
<i>Paspalum fasciculatum</i>					+	
<i>P. repens</i>					+	
<i>P. vergatum</i>			+			
<i>Vossia</i> sp.				+		
Polygonaceae		<i>Polygonum senegalense</i>			+	
Pontederiaceae		<i>Eichhornia azurea</i>				+
	<i>E. crassipes</i>		+	+	+	
Potamogetonaceae	<i>Posidonia australis</i>	+				
	<i>Thalassodendron ciliatum</i>	+				
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i>		+	+		
Ruppiceae	<i>Ruppia maritima</i>			+		
Salviniaceae	<i>Salvinia auriculata</i>				+	
	<i>S. minor</i>				+	
	<i>S. sprucei</i>				+	
Typhaceae	<i>Typha angustifolia</i>		+			
Zosteraceae	<i>Zostera capensis</i>	+				
	<i>Z. capricorni</i>	+				

\* : *Cabomba aquatica*, \*\* : *Myriophyllum spicatum*, \*\*\* : *Vallisneria neotropicalis*, \*\*\*\* : *Ultricularia foliosa*  
References are Best (1981)<sup>2)</sup>, Murray *et al.* (1977)<sup>5)</sup>, Heinsohn and Birch (1972)<sup>32)</sup>, Marsh *et al.* (1982)<sup>33)</sup>,  
Erftemeijer *et al.* (1993)<sup>36)</sup>, Preen (1995)<sup>37)</sup>, Wake (1975)<sup>38)</sup>, Campbell and Irvine (1977)<sup>39)</sup>, Reynolds (1977)<sup>60)</sup>,  
Hartman (1979)<sup>61)</sup>, Johnstone and Hudson (1981)<sup>62)</sup>, Nakaoka *et al.* (1998)<sup>63)</sup>, Mukai *et al.* (2000)<sup>64)</sup>.

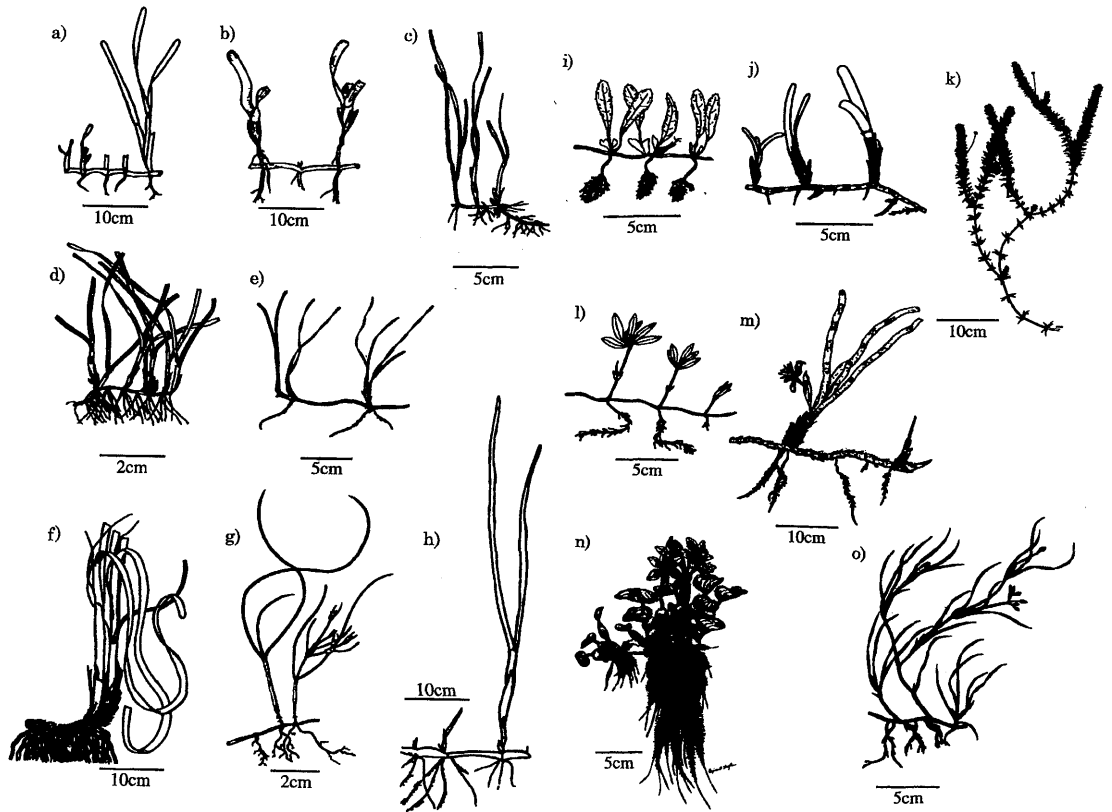


Fig. 3 Typical forage aquatic plants of sirenians (modified from Godfrey and Wooten (1981)<sup>65</sup>, Sargent *et al.* (1995)<sup>66</sup> and Toma (1999)<sup>67</sup>).

- a) *Cymodocea rotundata*, b) *Cymodocea serrulata*,  
 c) *Halodule pinifolia*, d) *Halodule uninervis*, e) *Halodule wrightii*,  
 f) *Enhalus acoroides*, g) *Syringodium filiforme*,  
 h) *Syringodium isoetifolium*, i) *Halophila decipens*,  
 j) *Halophila engelmannii*, k) *Hydrilla verticillata*,  
 l) *Thalassia hemprichii*, m) *Thalassia testudinum*,  
 n) *Eichhornia crassipes*, o) *Ruppia maritima*.

深く伸長しているため、これら2種の根茎は摂餌されない<sup>55, 56, 69, 70</sup>。

一方、マナティ科もその生息域に適応した摂餌生態を持っている。海牛類唯一の純淡水種であるアマゾンマナティは淡水性の水生植物のみを食するが、海域から汽水域、淡水域までの広範囲に生息するアメリカマナティ及びアフリカマナティは多種多様な水生植物を食している。食性に関する研究が最も多く報告されているのはアメリカマナティである。本種が海水域で主に摂餌しているの

は海草、特にトチカガミ科の *Thalassia testudinum*、ベニアマモ科の *Syringodium filiforme*、*Halodule wrightii* である<sup>71</sup> (Fig. 3)。汽水域ではマングローブの葉や若木などを摂餌している<sup>71</sup>。淡水域ではトチカガミ科のクロモ *Hydrilla verticillata* やミズアオイ科のホテイアオイ *Eichhornia crassipes* など様々な水生植物を摂餌している<sup>71</sup> (Fig. 3)。本種の摂餌物として60種以上の植物が報告されており<sup>71</sup>、中でもクロモやアリノトウグサ科のホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum*、マツモ科のマツモ

*Ceratophyllum demersum*, トチカガミ科の *Vallisneria neotropicalis* などを選択的に食べるとされている (Table 2)。アメリカマナティの胃内容物からは多種の藻類が発見されているが、これらは植物に付着した藻類を偶発的に摂餌したためであり、自発的に藻類を摂餌するわけではないと考えられている<sup>2, 71)</sup>。典型的なボトムフィーダーであるジュゴンとは異なり、アメリカマナティはこのように水底から水中、水面にある植物、時には水面上の植物まで摂食するという適応性に富んだ摂餌特性を持っている。アフリカマナティが好んで食べる植物は、例えばカワツルモ科の *Ruppia maritima* の葉やトチカガミ科の *Vallisneria* の若い枝や根茎、アリノトウグサ科の *Myriophyllum* の根や葉、花といったように摂餌する部位は植物の種や成長段階によって異なる (Table 2, Fig. 3)。淡水域という特殊な環境に生息するアマゾンマナティが好んで食べる植物として、サトイモ科の *Pistia stratiotes* の特に葉や根茎部、イネ科の *Panicum purpurascens* の特に葉部、ハゴロモ科の *Cabomba* spp. といった淡水性の維管束植物が挙げられる (Table 2, Fig. 3)。

マナティが摂餌する植物種組成の季節的な変化については知見がほとんどないが<sup>2)</sup>、現存量は著しい季節変動を示すことが知られている。例えば、アマゾンマナティが得ることのできる植物はその生息域の特徴的な気候のため、季節的に限られている<sup>2)</sup>。アマゾンマナティの主な生息域であるアマゾン河は12月から翌年4月にかけて雨期となり、水位は約10~15m上昇する<sup>72)</sup>。河川の増水と氾濫によって植物は急激に生長し、マナティはこの時期に新たに生長した、栄養価の高い食物を豊富に摂餌することができる。反対に、乾期になると餌料植物の量は急激に減少し、摂餌環境が悪化する<sup>73)</sup>。雨期と乾期における同種内、異種間の水生植物の栄養価の違いはわかっていないが、このような環境の変化に応じて、少なくとも摂餌量に季節変化があるのは明らかであろう。

海牛類の栄養代謝やエネルギー要求量に関する知見はほとんど得られていない。これらの基礎的研究として栄養学的側面からの研究が行われている<sup>5, 55, 57, 58, 62, 74-76)</sup>。海牛類の胃内容物に含まれる水生植物の破断片や摂餌海域に生育している水生植物の分析に加えて、インドネシア、日本、アメリカ、ブラジルでは飼育下の個体に給餌する餌料についても栄養学的な分析が行われている<sup>58, 68, 76-81)</sup>。これらの研究は主に陸上植物、特に陸上草食性哺乳類の

餌料との栄養学的な比較であり<sup>5, 58, 74, 75, 82-86)</sup>、海牛類の餌料植物の種間や海牛類内の種間での栄養学的な比較、栄養成分の季節的な変化といった研究はほとんど行われていない。

ジュゴンが摂餌する海草は、陸上草食性哺乳類の餌料植物に比べると粗タンパク質含有量が少なく、粗繊維含有量が多く、カロリー値が低い (Table 3)。一方、鳥羽水族館で給餌しているアマモ科のアマモ *Zostera marina* の成分を野生ジュゴンの摂餌海草種のそれと比べると、前者では繊維質の含量はほとんどかわらず、粗タンパク質含有量とカロリー値が高かった<sup>78)</sup>。インドネシアのアンチョール水族館で給餌したミルの一種、イワヅタ目の *Codium decorticatus* と *Codium magnum* の成分は自然下で摂餌している海草種と比べて水分が多く、粗タンパク質含有量はかなり少なかった<sup>80)</sup>。

ジュゴンの摂餌海草の栄養成分は海草の部位や海草種によって異なる。海草全般で見て、カロリー値は根茎部で著しく高い値を示し、葉部、葉鞘部と低くなる<sup>79)</sup>。アマモの粗タンパク質は根部で最も高く、葉部、葉鞘部と低くなる傾向を示した (明田、未発表データ)。ジュゴンは多くの種を根部まで摂餌するので、必然的に高エネルギー部を摂取する結果になっているようである。海草全体のカロリー値は *Enhalus* sp. が最も高く、*Cymodocea* sp. > *Halodule* sp. > *Syringodium* sp. と続く<sup>79)</sup>。

マナティ3種が摂餌する水生植物は、陸上草食性哺乳類の餌料植物と比べると粗タンパク質の含有量はほぼ同値であり、粗繊維の含有量が多く、カロリー値が若干低い (Table 3)。

陸上植物と水生植物の成分で明らかに違うのは水分である。海牛類の餌料植物はその85~95%が水分であるのに対して、陸上植物の水分含有量は75~80%である<sup>2, 5, 58, 74, 75, 82-86)</sup>。水分含有量の多い水生植物を摂餌している海牛類にとって、生存のために必要な栄養成分を体内に取り込むには大量の植物を食さなければならない。ジュゴンの摂餌に関して、この動物が若くて、やわらかい、食べやすい海草を「選択して」摂餌しているという意見と<sup>32, 53, 57, 58, 62, 76)</sup>、摂餌海域内で得ることのできる海草をすべて「無選択に」摂餌している<sup>54, 55, 58, 89)</sup>という2つの意見がある。この問題について、Lanyon (1991)<sup>75)</sup>は糞中の海草破片の大きさと餌料海草の繊維質量との相関を基に、ジュゴンに摂餌選択性があると主張した。餌

**Table 3.** Nutritional composition of some aquatic plants eaten mainly by dugongs and manatees and terrestrial angiosperms

Species	Dry matter	Protein	Fat	Cellulose	Calories
	%	%DW	%DW	%DW	kcal/gDW
Dugong					
<i>Zostera capricorni</i>	17.3	5.0	—	42.0-50.0	2.9
<i>Halodule uninervis</i>	19.3	8.1	—	—	2.1
<i>Cymodocea serrulata</i>	16.8	7.5	—	—	2.7
<i>Halophila ovalis</i>	14.3	6.2	—	24.0	2.1
Manatees					
<i>Elodea densa</i>	9.8	20.5	3.3	29.2	3.4
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	14.5	15.6	2.7	21.3	3.5
<i>Najas guadalupensis</i>	7.3	22.8	3.8	35.6	3.6
<i>Hydrilla sp.</i>	8.0	17.0	3.5	32.0	3.5
<i>Eichhornia crassipes</i>	5.9	17.0	3.5	28.0	3.8
<i>Myriophyllum spicatum</i>	12.8	9.8	1.8	18.8	2.5
<i>Ceratophyllum demersum</i>	5.2	21.7	6.0	27.9	3.7
<i>Eleocharis acicularis</i>	11.1	22.5	3.6	27.9	3.9
<i>Salvinia auriculata</i>	5.5	12.2	—	—	3.6
<i>Pistia stratiotes</i>	5.9	13.0	4.0	26.0	3.5
<i>Echinochloa polystachya</i>	17.4	9.2	—	—	3.9
<i>Cabomba sp.</i>	7.0	13.1	5.4	26.8	3.8
<i>Paspalum fasciculatum</i>	25.6	5.8	—	—	4.1
<i>P. repens</i>	16.7	9.8	2.9	—	4.0
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	13.9	21.3	—	—	3.9
<i>Oryza perennis</i>	16.1	8.1	—	—	3.9
Terrestrial angiosperms					
Alfalfa	18.3	19.5	0.7	3.6	—
Timothy	18.3	13.4	0.7	3.4	4.5
Orchard grass	17.6	15.5	0.9	4.4	—
<i>Lactuca sp.</i>	6.0	21.6	4.9	8.3	3.0
Dandelion greens	14.4	18.7	4.9	4.9	3.1

—: no data.

References are Best (1981)<sup>2)</sup>, Murray *et al.* (1977)<sup>3)</sup>, Wake (1975)<sup>4)</sup>, Johnstone and Hudson (1981)<sup>5)</sup>, Birch (1975)<sup>6)</sup>, Allen *et al.* (1976)<sup>7)</sup>, Lanyon (1991)<sup>8)</sup>, Lanyon and Marsh (1995)<sup>9)</sup>, Boyd (1967)<sup>10)</sup>, Boyd (1974)<sup>11)</sup>, Boyd (1969)<sup>12)</sup>, Easley and Shirley (1974)<sup>13)</sup>, Easley and Shirley (1976)<sup>14)</sup>, Howard-Williams and Junk (1977)<sup>15)</sup>, Onodera *et al.* (1989)<sup>16)</sup>.

料海草として挙げられる種の中で最も繊維質の多かった *Zostera capricorni* の破片がオーストラリア海域のジュゴンの糞中で最も大きく、調査海域のジュゴンの胃内容物の調査では、本種が最も摂餌頻度が低い種であった<sup>55)</sup> ことなどから、彼女はジュゴンが繊維質の少ない海草を選ん

で食べていると考えた。 *Z. capricorni* の繊維質は海草全体で42~50%であるのに対して、他の海草種では13~36%である<sup>5, 58, 62, 74, 75, 90)</sup>。さらに Aragones (1996)<sup>91)</sup> は海草種ごとの乾物消化率を試験管内で実験的に測定し、 *Halophila* 属や *S. isoetifolium* は *Z. capricorni*、ベニアマモ、



リュウキュウアマモよりも消化性が高いという結果を得た。それを基に、彼はジュゴンは摂取できる栄養を最大限利用するために「消化しやすく」、「栄養価の高い」海草種を選択していると推察した。しかし、生息海域によって主餌となる海草種やその種組成が異なること<sup>2, 92)</sup>、常に複数種の手草が消化管から発見されること<sup>52, 53, 55, 56, 93)</sup>、また海草の種や部位、生育条件(水深、場所)、さらに捕食によって海草の栄養組成が変化することなどを考慮すると<sup>91)</sup>、現段階において栄養学的な側面のみで「摂餌選択性」の有無を議論するには問題がある。

### 3. 消化に関する直接的な研究

#### 3. 1 消化率

海牛類の消化に関する研究は報告例が少なく、他の海産哺乳類に比べて消化機能に関する直接的な知見は少ない。特にジュゴンは飼育が困難であることから、飼育個体を用いた研究報告が著しく少ない。Kenchington (1972)<sup>17)</sup> や Spain and Heinsohn (1975)<sup>44)</sup>、Marsh *et al.* (1978)<sup>21)</sup> らによるジュゴンの解剖学および組織学的な研究から、消化における腸管の役割が大きな注目を集めていた。消化の研究は、消化効率(消化率)の測定と並行して、消化管内の揮発性脂肪酸濃度の測定と摂餌物の体内滞留時間の測定がわずかに行われているだけである。

海牛類の消化率は、主に死亡個体を用いてその消化管内容物を分析する方法と<sup>5, 7)</sup>、水族館等での飼育個体を用いて消化試験を行う方法<sup>78, 79, 94)</sup>で測定されている(Table 4)。Murray *et al.* (1977)<sup>5)</sup> は漁網に混獲されて死亡した、成熟したメスのジュゴンの消化管内容物を分析し、海牛類で初めて自然下の個体の消化能力について調べた。その後、著者らが鳥羽水族館で飼育されている雌雄の成熟したジュゴン2頭を用いて消化試験を行い、飼育下におけるアマモの消化率を測定した<sup>79)</sup>。その結果、ジュゴンの消化率は野生、飼育ともに80%に達し、雌雄でその値に大きな差は見られないことがわかった。海草の種間や季節間の消化程度の違いを検討するために、Lanyon (1991)<sup>78)</sup> や Aragonés (1996)<sup>91)</sup> によって実験的に消化率の測定が行われているが、ジュゴンの消化能力を把握するために実際に動物を用いて消化率を測定したのはこれら2例しか報告がない。

一方、マナティでは消化率の測定が多く行われている。

飼育下にある成熟したメスのアメリカマナティ1頭を用いて、飼育下の常用餌料であるキク科の *Lactuca lactuca* と、野生個体の一般的な餌料であるホテイアオイの消化率が測定された<sup>78, 94)</sup>。また、フロリダ周辺で死亡したアメリカマナティ7頭の胃内容物を分析し、消化率が求められた<sup>6, 7)</sup>。この場合、餌料植物種の同定は行われなかったが、胃内容物の主な成分組成がこの海域に生息するアメリカマナティの一般的な摂餌物と同じであったことから、この値は自然下のアメリカマナティの消化率を反映していると考えられている。その結果、アメリカマナティの消化率は約80~90%であることがわかった。

アマゾンマナティについては *P. purpurascens* と *Cabomba sp.*、*P. stratiotes* の3種を摂餌したときの消化率が報告されている<sup>9)</sup>。本種の消化率の数値はジュゴンやアメリカマナティの数値と比べて明らかに低い。測定方法、摂餌物に関する詳細な記述がないため理由は不明であるが、当該論文の著者は測定結果には問題があることを指摘している。前項に述べたように、アマゾンマナティの餌料植物の量や栄養価には季節的な変化が見られることから、本種の消化率にも季節的な変化があると考えられる<sup>95)</sup>。そのため、この値が一般的なアマゾンマナティの消化率であると結論づけるには疑問を残す。

まだ消化率が報告されていないアフリカマナティと、結果に信頼性の低いアマゾンマナティには問題は残るが、海牛類の消化率は全体的に80~90%であり、反芻動物や単胃動物よりも高く、海牛類の消化能力は草食性哺乳類の中でもかなり優れていることが推察される(Table 5)。

#### 3. 2 揮発性脂肪酸 (VFA)

Murray *et al.* (1977)<sup>5)</sup> はジュゴンの消化管16ヶ所から内容物を採取し、その成分組成を分析して消化管各部における消化率の違いを調べた。その結果、繊維質の消化は盲腸と大腸で主に行われていることが明らかになった。同時に消化管内容物の揮発性脂肪酸(VFA)濃度の測定を行ったところ、盲腸、大腸におけるVFA濃度は胃や小腸での値に比べて約10~16倍高かった(Table 6)。

同様の研究がアメリカマナティについても行われている<sup>7, 106)</sup>。7頭のアメリカマナティの胃、十二指腸、盲腸、大腸(5ヶ所)及び直腸の合計9ヶ所から得られた消化管

Table 4. Mean apparent digestibility known among sirenians

Species	Diet consumed	DM	OM	NDF	ADF	Cellulose	Apparent digestibility (%)				Reference	
							Nitrogen	Phosphorus	Crude fat	Crude protein		Energy
Dugongidae												
<i>Dugong dugon</i>	<i>Halophila ovalis</i>	—	—	84.0	82.0	—	70.0	63.0	—	—	—	Murray <i>et al.</i> (1977) <sup>3</sup>
	<i>Halodule uninervis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	<i>Zostera marina</i>	86.1 (♂) 85.0 (♀)	—	—	—	—	—	—	—	—	81.8 (♂) 81.6 (♀)	Aketa <i>et al.</i> (2001) <sup>30</sup>
Trichechidae												
<i>Trichechus manatus</i>	<i>Eichhornia crassipes</i>	82.6	—	—	—	—	78.1*	82.0	—	78.1*	80.0	Lomolino (1977) <sup>30</sup> Lomolino and Ewel (1984) <sup>30</sup>
	<i>Lactuca lactuca</i>	91.4	—	—	—	—	93.8*	79.3	—	93.8*	88.8	Lomolino (1977) <sup>30</sup> Lomolino and Ewel (1984) <sup>30</sup>
<i>Trichechus inunguis</i>	—	—	71.1	—	—	79.6	61.0	—	77.3	—	—	Burn (1985, 1986) <sup>6, 7)</sup>
	<i>Panicum purpurascens</i>	44.1	—	45.2	—	—	—	—	—	45.4	33.7	Best (1981) <sup>2)</sup>
	<i>Cabomba</i> sp.	55.4	—	77.8	—	—	—	—	—	-1.2	28.5	Best (1981) <sup>2)</sup>
<i>Pistia stratiotes</i>	67.8	—	76.6	—	—	—	—	—	—	60.1	49.0	Best (1981) <sup>2)</sup>

DM: dry matter, OM: organic matter, NDF: neutral detergent fibre, ADF: acid detergent fibre, -: no data, \*: Apparent digestibility for nitrogen is equivalent to that for crude protein (Lomolino and Ewel, 1984)<sup>30</sup>.

**Table 5.** Mean apparent digestibility known in aquatic and terrestrial herbivores

Species	Diet consumed	Apparent digestibility (%)				Reference
		Energy	DM	Cellulose	CP	
Aquatic herbivores (sirenians, some chelonians)						
Dugong	<i>Zostera marina</i>	81.8 (♂)	86.1 (♂)	—	—	Aketa <i>et al.</i> (2001) <sup>78)</sup>
		81.6 (♀)	85.0 (♀)			
	<i>Halophila ovalis</i>	—	—	84.0*	—	Murray <i>et al.</i> (1977) <sup>5)</sup>
West Indian manatee	—	—	—	79.6	—	Burn (1985, 1986) <sup>6, 7)</sup>
	<i>Lactuca lactuca</i>	88.8	91.4	—	93.8	Lomolino (1977) <sup>79)</sup>
	<i>Eichhornia crassipes</i>	80.0	82.6	—	78.1	Lomolino and Ewel (1984) <sup>94)</sup>
Amazonian manatee	<i>Panicum purpurascens</i>	33.7	44.1	45.2*	45.4	Best (1981) <sup>2)</sup>
	<i>Cabomba</i> sp.	28.5	55.4	77.8*	—	Best (1981) <sup>2)</sup>
	<i>Pistia stratiotes</i>	49.0	67.8	76.6*	60.1	Best (1981) <sup>2)</sup>
Green turtle	—	75.0	—	82.0	—	Bjorndal (1979) <sup>45, 46)</sup>
Terrestrial herbivores						
Cow	Alfalfa	—	71.6	44.0	70.0	Kametaka <i>et al.</i> (1984) <sup>102)</sup> Colburn <i>et al.</i> (1968) <sup>96)</sup>
Pig	Alfalfa	—	73.1	39.7	76.3	Keys <i>et al.</i> (1969) <sup>97)</sup>
Sheep	Alfalfa	—	57.0	50.1	69.0	Keys <i>et al.</i> (1969) <sup>97)</sup>
Goat	Timothy	—	49.3	45.8	—	Udén and Van Soest (1982) <sup>100)</sup>
Horse	Alfalfa, Timothy	56.9	42.3	34.7	74.0	Slade and Hintz (1969) <sup>98)</sup> Udén and Van Soest (1982) <sup>100)</sup>
Rabbit	Alfalfa	51.8	—	16.2	73.7	Slade and Hintz (1969) <sup>98)</sup>
Wombat	—	—	(51.6-62.8)	(37.3-52.4)*	—	Barboza and Hume (1992) <sup>104)</sup>
Greater glider	<i>Eucalyptus</i> sp.	—	—	34.0*	—	Foley (1987) <sup>103)</sup>
Koala	<i>Eucalyptus</i>	—	—	31.0	—	Cork <i>et al.</i> (1983) <sup>101)</sup>
Giant panda	bamboo	—	(35.9-47.3)	(43.8-48.3)	(11.2-49.1)	Morita <i>et al.</i> (1998) <sup>105)</sup>
Asian elephant	Alfalfa	—	—	56.0	—	Foose (1982) <sup>99)</sup>

Measured range are indicated in parentheses. DM: dry matter, CP: crude protein, -: no data, \*: values are neutral detergent fiber.

**Table 6.** Mean concentration of total volatile fatty acid (VFA) along the digestive tract of sirenians and green turtles

Animal	Site (mM/l)					Reference
	Stomach	Duodenum	Small intestine	Cecum	Large intestine	
Dugong	16	—	18	183	236	Murray <i>et al.</i> (1977) <sup>5)</sup>
West Indian manatee	18.6	12.3	133.1	220.6	307.3	Burn and Odell (1987) <sup>106)</sup>
Green turtle	7.64	—	57.78	156.13	206.96	Bjorndal (1979) <sup>45, 46)</sup>

-: no data.

内容物を解析した結果、水分の吸収は大腸部で行われ、有機物、窒素、粗脂肪、セルロースの各成分の消化吸収は主に盲腸と大腸でなされていた<sup>7)</sup>。海草を含む植物は、一般に細胞内物質（可溶性炭水化物やタンパク質、脂質）と細胞壁物質（繊維質：セルロース、ヘミセルロース、リグニン）から成っている。結腸動物は、細胞内物質を胃や十二指腸で消化酵素を用いて消化し、細胞壁物質は盲腸と十二指腸で消化する<sup>107)</sup>。一方海牛類は細胞内物質、細胞壁内物質ともに盲腸、大腸で消化していることがわかった<sup>7)</sup>。

盲腸や大腸での繊維質の消化機構を把握するために、アメリカマナティの消化管内のVFA濃度を測定したところ、その濃度は胃と十二指腸で12~18 mM/lを示したが、盲腸と大腸部では220~300 mM/lであった<sup>108)</sup>。VFAは微生物の活動により生成されるため<sup>109)</sup>、胃での消化酵素や胃酸による分解よりも、盲腸と大腸部での微生物による分解の方が消化能力は優れていることが示唆される。ジュゴンでも同様のVFA濃度が測定され<sup>9)</sup>、両種のVFA濃度はジュゴンと同じ海産草食動物であるアオウミガメより高い値であった（Table 6）<sup>45, 46, 99)</sup>。ジュゴンとアメリカマナティ、アオウミガメの3種で測定された盲腸と大腸部でのVFA濃度は、結腸動物である奇蹄目のウマ（28.4~57.3 mM/l）よりも圧倒的に高かった<sup>108)</sup>。

アオウミガメ、ジュゴン、アメリカマナティの3種の腸内のVFA比率はいずれも酢酸>酪酸>プロピオン酸であった（Table 7）<sup>5, 45, 46, 106)</sup>。多くの陸上草食性哺乳類のVFA比率は酢酸>プロピオン酸>酪酸である<sup>109, 110)</sup>。海牛類と陸上草食性哺乳類での比率が異なることが何を意味しているかはわかっていないが、海草食の3種のVFA比率が近似していることから、比率が異なるのはおそらく摂餌物の成分組成の違いによるものであろう<sup>106)</sup>。

以上のことから、繊維質が盲腸と大腸部で効率的に消化されており、腸内に生息する微生物がその消化に寄与していると考えられる。つまり、海牛類は他の草食性哺乳類と同様に消化管内微生物が繊維質を分解して、その分解生成物を海牛類自身が盲腸や大腸で体内に吸収し、エネルギー源として利用すると考えられている。大腸内でのVFA吸収は、アメリカマナティの大腸壁で大量の吸収細胞の存在が確認されていることで証明されてい

る<sup>26)</sup>。しかし、海牛類において消化管内微生物の同定及び微生物自身の繊維分解能力といった消化管内微生物に関する知見はいまだ得られていないため、今後の研究が期待されている。

### 3.3 摂餌物の体内滞留時間

高い消化率を持つ海牛類の消化機構を解明するもう一つの手段として、摂餌物の体内滞留時間の測定が行われた<sup>77, 79, 81, 94, 111)</sup>。アンチョール水族館で標識ビーズをマーカーとして用いて、自然下での摂餌物でもある*S. isoetifolium*（リュウキュウアマモ、ウミシヨウブを微量に含む）のジュゴンの体内滞留時間を測定したところ、約146~166時間であった<sup>77)</sup>。非消化性の植物をマーカーに用いた同様の方法で、鳥羽水族館のジュゴンで実験したところ、アマモの体内滞留時間は144~240時間であった<sup>81, 111)</sup>。一方、これと同様の方法で、ホテイアオイを摂餌したときのアメリカマナティの平均体内滞留時間は146時間<sup>79, 94)</sup>、アマゾンマナティでは120~216時間（5~9日）であり<sup>95)</sup>、ジュゴンの値と大差は認められなかった。飼育下での実験結果が自然下での値を反映するかどうかということや、非消化性の指標物質を食べさせたことが餌料植物の体内滞留時間に影響を与えないのかという疑問は残るが、海牛類における摂餌物の体内滞留時間は150時間前後であり、奇蹄目のウマ類（23~45時間）<sup>43, 112)</sup>やアジアゾウ *Elephas maximus* とアフリカゾウ *Loxodonta africana*（17~26時間）<sup>113-115)</sup>、偶蹄目のオジロジカ *Odocoileus virginianus*（20~40時間）<sup>116)</sup> やウシ類（48~65時間）<sup>112)</sup> と比べても、極めて長いことは明白である。この原因として、海牛類の長い消化管、特に腸管における大腸の占める割合が挙げられる<sup>94)</sup>。

さらにReynolds（1980）<sup>26)</sup> はアメリカマナティの大腸部にある多くの「隆起」が摂餌物の通過の邪魔になり、結果として摂餌物が大腸をゆっくりと通過することになるのではないかと報告している。現に消化があまり見られなかった小腸部では摂餌物の通過が早いことが知られている<sup>26)</sup>。この「隆起」の存在はジュゴンの大腸では報告されていないが、胃に同じような筋肉質の隆起が見られ、この隆起が摂餌物の通過の際に障害となりうると考えられている<sup>17)</sup>。Spain and Heinsohn（1975）<sup>94)</sup> によって算出された未成熟のジュゴン（体長2m）の餌料植物

**Table 7.** Mean proportion of individual VFA along the digestive tract of sirenians and green turtles

Animal and site	Proportions (%)			Reference
	Acetate	Butyrate	Propionate	
<b>Dugong</b>				
Stomach	82	12	6	
Small intestine	84	10	6	Murray <i>et al.</i> (1977) <sup>53</sup>
Cecum	57	25	17	
Large intestine	50	32	17	
<b>West Indian manatee</b>				
Stomach	95.6	2.5	0.6	
Duodenum	82.4	6.0	10.3	
Small intestine	59.1	30.7	4.6	Burn and Odell (1987) <sup>106</sup>
Cecum	53.2	29.9	14.6	
Large intestine	57.0	27.0	13.6	
<b>Green turtle</b>				
Stomach	96.86	0.00	3.14	
Small intestine	92.46	5.52	1.99	Bjorndal (1979) <sup>45, 46</sup>
Cecum	92.69	5.57	1.74	
Large intestine	78.41	14.05	7.54	

の体内通過速度は0.17m/hであった。上述の通りジュゴンとマナティの滞留時間に大差は認められないので、腸管の短いマナティの場合、この速度はもう少し速くなるかもしれない<sup>77)</sup>。

これまでの研究によって、海牛類は他の草食性哺乳類に比べて圧倒的に高い消化能力があることがわかってきた。その消化機構として現在、主に2つが考えられている。その1つは盲腸や大腸に微生物を有して、微生物が繊維質を分解するときに生成するエネルギーを動物自身が吸収する機構である<sup>2, 5, 106)</sup>。他の1つは、海牛類の消化管が海草を体内により長く保持できるような構造であり、より長い時間をかけて消化管、特に大腸部を通過させる機能である<sup>77)</sup>。

#### まとめ

海牛類の消化機構は、他の海産哺乳類に比べて明らかにされていない部分が多い。しかしながら、限られた環

境の中で行われてきた研究から、近年になって海牛類の消化機構が徐々に明らかにされつつある。消化しにくい繊維質を多く含む栄養価の低い水生植物を摂餌し、効率よく消化吸収するために、海牛類は独自の機能を発達させてきた。腸管を長くし、かつ体内での滞留時間を長くし、消化時間を長くした。同時に、VFA濃度の測定結果から考えて、少なくともジュゴンとアメリカマナティでは微生物による腸管内での繊維分解能力を借りて体内のエネルギー吸収力を高めたのであろう。その結果、陸上草食性哺乳類に比べて低い摂取栄養素から消化管内微生物の繊維分解力と自身の吸収力を高めているため、海牛類は特殊な生息下でその大きな体を維持できると考えられる。

現在までに知られている海牛類の消化に関する知見は陸生の草食性哺乳類に比べてわずかである。海牛類の消化機構に関する現在の理解は、消化管の形態が最も似ていて、かつ比較的研究の進んでいるウマやハイラックス

といった結腸動物の消化機構に基づいているため、推測の域を出ない部分が多い。今後、死亡個体や、特に飼育下にある生存個体を用いた海牛類の消化機構、消化生理に関する研究をさらに深め、消化機構と共に生理機構についても理解を深めていくことが必要である。

### 謝 辞

本稿をまとめるにあたり、鳥羽水族館副館長片岡照男氏と飼育研究部長古田正美氏および飼育スタッフの方々には数多くの資料の提供を頂きました。三重大学生物資源学部関口秀夫教授には多くの助言を頂きました。Eckerd College Marine Science Department ProfessorのDr. Jorn E. Reynolds III氏とFlorida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Marine Research InstituteのDr. Sentiel A. Rommel氏には多大な資料の提供と助言、協力を頂きました。なお、2名の校閲者には有益な意見を頂きました。これらの諸氏に心から感謝の意を表します。

### 要 約

海産哺乳類の中で唯一の草食動物である海牛類は、ジュゴン科のジュゴンとマナティ科のアメリカマナティ、アマゾンマナティ、アフリカマナティの2科から成る。海牛類の消化機構は他の肉食性海産哺乳類と比べて異なっていることから、注目を集めていた。本稿では海牛類の消化機構について、(1)消化管の解剖学的特性、(2)餌料植物の栄養学的特性、(3)消化機能に関連した栄養生態学的研究の3点を中心として、消化機構に関する既知の知見を概説し、今後の研究方向について展望する。

(1)海牛類は非反芻動物である。胃は単胃であり、「噴門腺」と呼ばれる海牛類に特有の腺塊がある。噴門腺は消化酵素を分泌する細胞と酸を分泌する細胞の2種の細胞から成っている。ジュゴンの噴門腺は球状に近いが、マナティ科のそれは指のような形をしている。ジュゴン科とマナティ科で形が違う理由は分かっていない。成体では腸は体長の9~16倍になる。ジュゴンの成獣では大腸は小腸の約2倍の長さになるのに対して、マナティでは大腸と小腸は同じ長さである。ジュゴンの盲腸は単一であるが、マナティの盲腸は先端が2つの角状に分岐して

いる。解剖や形態の面から、海牛類は奇蹄目、長鼻目、ハイラックス目、齧歯目やカメ目のアオウミガメが属する後腸動物に属する。

(2)ジュゴンは4科18種の海産顕花植物を摂餌する。淡水種であるアマゾンマナティを除いて、マナティは海域から淡水域までに生息する多種多様な水生植物を摂餌する。アメリカマナティは60種以上の水生植物を摂餌することが報告されている。ジュゴンが好んで食べる海草は陸生の草食動物が主に食べる植物と比べて、粗タンパク質含有量が少なく、粗繊維含有量が多く、カロリーが低い。一方、マナティ科が食べる水生植物と同じ陸上植物と比べると、粗タンパク質含有量が同等で、粗繊維含有量が少なく、カロリーが低い。陸生植物では水分が75~80%であるのに比べて、水生植物では85~95%が水分であるので、海牛類は自身の体を維持するために、大量の植物を食べなければならない。

(3)それぞれの研究で餌料植物は異なるが、海牛類の消化率は80~90%であり、陸上の非反芻動物はおろか、反芻動物よりも高いことが知られている。海牛類の消化機能は他の草食動物と比べてかなり優れている。消化管内容物の揮発性脂肪酸濃度の研究から、盲腸と大腸は餌料植物の繊維の分解と分解生成物の消化が行われる主な場所であることが考えられた。さらに、海牛類における餌料植物の体内滞留時間(120~216時間)は、後腸動物であるウマ(23~45時間)やゾウ(17~26時間)、オジロジカ(20~40時間)といった他の後腸動物やウシ(48~65時間)のような反芻動物と比べてとても長い。

海牛類は消化管や消化機能を草食性という自身の摂餌特性に適応させ、十分な栄養を体内に吸収するために少なくとも消化機能を2つの面で特化させた。1つは餌料植物が長い大腸内をよりゆっくり通過させて、餌料植物の体内滞留時間を長くしたことである。2つ目は繊維の分解とエネルギー吸収能力を高めるために、消化管内、特に盲腸や大腸に豊富な微生物を有するようになったことである。しかし、消化管内微生物に関する研究はいまだ行われていない。さらに、海牛類の消化生理や消化機能に関する知見はわずかである。今後、飼育環境下にある生存個体や、死亡個体を用いて、海牛類の消化機能に関する知見をさらに増やしていく必要がある。

## 引用文献

- 1) NISHIWAKI, M and T. KAMIYA. Kaigyuumoku-no bunnrui, In Sekai-no-doubutu Bunnru-to-shiiku4 (ed. by Y. Imaizumi), Toppann-Insatsu, Tokyo., p.122-131 (1984). (in Japanese)
- 2) BEST, R. C. Foods and feeding habits of wild and captive Sirenia. Mammal Rev., **11** : 3-29 (1981).
- 3) MARSH, H. The alimentary canal of dugong. Bull. Aust. Museum, **4** : 32 (1977).
- 4) MARSH, H., G. E. HEINSOHN and A. V. SPAIN. The stomach and duodenal diverticula of the dugong (*Dugong dugon*), In Functional Anatomy of Marine Mammals volume3 (ed. by R. J. Harrison), Academic Press, New York, p.271-295 (1977).
- 5) MURRAY, R. M., H. MARSH, G. E. HEINSOHN and A. V. SPAIN. The role of the midgut caecum and large intestine in the digestion of sea grasses by the dugong (Mammalia: Sirenia). Comp. Biochem. Physiol., **56** : 7-10 (1977).
- 6) BURN, D. M. The digestive strategy and efficiency of the West Indian manatee, *Trichechus manatus*, M. Sc. Thesis, University of Miami, Florida, 87pp (1985).
- 7) BURN, D. M. The digestive strategy and efficiency of the West Indian manatee, *Trichechus manatus*. Comp. Biochem. Physiol., **85A** : 139-142 (1986).
- 8) HOME, E. Particulars respecting the anatomy of the dugong. Phil. Trans. R. Soc. Lond., **2** : 315-325 (1820).
- 9) MITCHELL, P. C. On the intestinal tract of mammals, Trans. Zool. Soc. Lond., **17** : 437-536 (1905).
- 10) OSMAN-HILL, W. C. Notes on the dissection of two dugongs. J. Mammal., **26** : 153-175 (1945).
- 11) QUIRING, D. P. and C. F. HARLAN. On the anatomy of the manatee. J. Mammal., **34** : 192-203 (1953).
- 12) ENGEL, S. Rudimentary mammalian lungs. Gegenbaurs Morph. Jb., **106** : 95-114 (1959).
- 13) ENGEL, S. The respiratory tissue of dugong (*Halicorn dugong*). Anat. Anz., **106** : 90-100 (1959).
- 14) ENGEL, S. The air passages of the dugong lung. Acta Anat., **48** : 95-107 (1962).
- 15) CAVE, A. J. E. and F. J. AUMONIER. Observations on dugong histology. Microsc. Soc., **87** : 113-121. (1967).
- 16) LEMIRE, M. Particularities de l'estomac du Lamanatin *Trichechus senegalensis* link (Sireniens, Trichechides). Mammalia, **32** : 475-520 (1968).
- 17) KENCHINGTON, R. A. Observations on the digestive system of the dugong, *Dugong dugon* (Erxleben). J. Mammal., **53** : 884-887 (1972).
- 18) HUSAR, S. L. A review of the literature of the dugong (*Dugong dugon*). U. S. Dept. Int. Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep., **4** : 1-30 (1975).
- 19) HUSAR, S. L. The West Indian manatee (*Trichechus manatus*). U. S. Dept. Int. Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep., **7** : 1-12 (1977).
- 20) HUSAR, S. L. *Trichechus inunguis*. Mammalian Species, **72** : 1-4 (1977).
- 21) MARSH, H., A. V. SPAIN and G. E. HEINSOHN. Physiology of the dugong. Comp. Biochem. Physiol., **61A** : 159-168 (1978).
- 22) RONALD, K., L. J. SELLEY and E. C. AMOROSO. Biological Synopsis of the Manatee. Int. Develop. Res. Center IDRC-TS 13e, 12-29 (1978).
- 23) KAMIYA, T., S. UCHIDA and T. KATAOKA. Organ weights of *Dugong dugon*. Sci. Repts. Whales Res. Inst., **31** : 129-132 (1979).
- 24) 神谷敏郎・内田詮三・鳥羽山照夫・吉田征紀. ジュゴンの観察 (1) -比較解剖学の立場から-. 鯨研通信, **325** : 25-34 (1979).
- 25) 神谷敏郎・内田詮三・鳥羽山照夫・吉田征紀. ジュゴンの観察 (2) -比較解剖学の立場から-. 鯨研通信, **326** : 35-42 (1979).
- 26) REYNOLDS, J. E. Aspects of the structural and functional anatomy of the gastrointestinal tract of the West Indian manatee, *Trichechus manatus*, Ph. D. Thesis, University of Miami, Florida, 111pp (1980).
- 27) REYNOLDS, J. E. and W. J. KRAUSE. A note on the duodenum of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*), with emphasis on the duodenal glands. Acta Anat., **114** : 33-40 (1982).
- 28) SNIPES, R. L. Anatomy of the cecum of the West Indian manatee, *Trichechus manatus* (Mammalia, Sirenia). Zoomorph., **104** : 67-78 (1984).
- 29) BERGEY, M. and H. BAIER. Lung mechanical properties in the West Indian manatee. Respir. Physiol., **23** : 702-704 (1987).
- 30) HILL, D. A. and J. E. REYNOLDS. Gross and microscopic anatomy of the kidney of the West Indian manatee. Acta Anat., **135** : 53-56 (1989).
- 31) MALUF, N. S. R. Renal anatomy of the manatee. Amer. J. Anat., **184** : 269-286 (1989).
- 32) JINHAI, D., S. GUANGZE and W. GUANGJIE. Preliminary study on anatomy and histology of larynx, trachea and lung of *Dugong dugon*. Oceanol. limnol., **23** : 433-437 (1992).

- 33) COLARES, F. A. P. Aspects Morfológicos do estômago do Peixeboi da Amazônia *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). Dissertação, Department de Zootecnia de Escola de Veterinária de Universidade Federal de Minas Gerais, Brazil, Mestre en Zootecnia, 37pp (1994).
- 34) REYNOLDS, J. E. and S. A. ROMMEL. Structure and function of the gastrointestinal tract of the Florida manatee, *Trichechus manatus latirostris*. *Anat. Rec.*, **245** : 539-558 (1996).
- 35) KRAUSE, W. J. and C. R. LEESON. The stomach gland patch of the koala (*Phascolarctos cinereus*). *Anat. Rec.*, **176** : 475-488 (1973).
- 36) HINGSON, D. J. and G. W. MILTON. The mucosa of the stomach of the wombat (*Vombatus hirsutus*) with special reference to the cardiogastric gland. *Proc. Linn. Soc., New South Wales*, **93** : 69-75 (1968).
- 37) KRAUSE, W. J. and C. R. LEESON. The stomach of the pangolin (*Manis pentadactyla*) with emphasis on the pyloric teeth. *Acta. Anat.*, **88** : 1-10 (1974).
- 38) NASSET, E. S. Gastric secretion in the beaver (*Castor canadensis*). *J. Mammal.*, **34** : 204-209.
- 39) HORNER, B. E., J. M. TAYLOR and H. A. PADYKULA. Food habits and gastric morphology of the grasshopper mouse. *J. Mammal.*, **45** : 513-535 (1965).
- 40) CLEMENS, E. T. Sites of organic acid production and patterns of digestive movement in the gastrointestinal tract of the rock hylax. *J. Nutr.*, **107** : 1954-1961 (1977).
- 41) 神谷敏郎. 人魚の博物誌-海獸学事始. 思索社, 東京, 193pp (1989).
- 42) SCHUMMER A. and R. NICKEL. The viscera of the domestic mammals. Verlag Paul Parey, Berlin, 400pp (1979).
- 43) FELDHAMER, G. A., L. C. DRICKAMER, S. H. VESSEY and J. F. MERRITT. Mammalogy: Adaptation, Diversity and Ecology. McGraw-Hill Companies, Inc., USA, 563pp (1999).
- 44) SPAIN, A. V. and G. E. HEINSOHN. Size and weight allometry in a north Queensland population of *Dugong dugon* (Muller) (Mammalia: Sirenia). *Aust. J. Zool.*, **23** : 159-168 (1975).
- 45) BJORNDAAL, K. A. Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **63A** : 127-133 (1979).
- 46) BJORNDAAL, K. A. Nutrition and grazing behavior of the green turtle, *Chelonia mydas*, a seagrass herbivore, Ph.D. Thesis, University of Florida, 73pp (1979).
- 47) 大森司紀之. 哺乳類の生物学 2 形態 (高槻成紀・粕谷俊雄編), 東京大学出版会, 東京, 163pp (1998).
- 48) 坪田敏男. 哺乳類の生物学 3 生理 (高槻成紀・粕谷俊雄編), 東京大学出版会, 東京, 125pp (1998).
- 49) PRATER, S. H. The dugong or sea-cow (*Halicore dugong*). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, **33** : 84-89 (1929).
- 50) GOHAR, H. A. F. The Red Sea dugong, *Dugong dugon* (Erxbl.). *Publ. Mar. Biol. St. Al Ghardaqa*, **9** : 1-49. (1957).
- 51) KINGDON, J. East African Mammals: an Atlas of Evolution in Africa vol.1, Academic Press, New York, 731pp (1971).
- 52) HEINSOHN, G. E. and W. R. BIRCH. Foods and feeding habits of the dugong, *Dugong dugon* (Erxleben), in northern Queensland Australia. *Mammalia*, **36** : 414-422 (1972).
- 53) LIPKIN, Y. Foods of the Red Sea Dugong (Mammalia: Sirenia) from Sinai. *Israel J. Zool.*, **24** : 81-98 (1975)
- 54) HEINSOHN, G. E., J. A. WAKE, H. MARSH and A. V. SPAIN. The dugong in the seagrass ecosystem. *Aquaculture*, **12** : 235-248 (1977).
- 55) MARSH, H., P. W. CHANNELLS, G. E. HEINSOHN and J. MORRISSEY. Analysis of stomach contents of dugongs from Queensland. *Aust. Wildl. Res.*, **9** : 55-67 (1982).
- 56) ERFTEMEIJER, P. L. A., DJUNARLIN and W. MOKA. Stomach content analysis of a dugong (*Dugong dugon*) from south Sulawesi, Indonesia. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, **44** : 229-233 (1993).
- 57) PREN, A. Diet of Dugongs: Are they omnivores?. *J. Mammal.*, **76** : 163-171 (1995).
- 58) WAKE, J. A. A study of the habitat requirements and feeding biology of the dugong, *Dugong dugon* (Müller), B. Sc. Thesis, James Cook University of north Queensland, Australia, 98pp (1975).
- 59) CAMPBELL, H. W. and A. B. Irvine. Feeding ecology of the West Indian manatee *Trichechus manatus* Linneus. *Aquaculture*, **12** : 249-251 (1977).
- 60) REYNOLDS, J. E. Aspects of the social behaviour and ecology of a semi-isolated colony of Florida manatees, *Trichechus manatus*, M. Sc. Thesis, University of Miami, Florida. 177pp (1977).
- 61) HARTMAN, D. S. Ecology and behaviour of the manatee (*Trichechus manatus*) in Florida. Special Publ. No.5, Amer. Soc. Mammal., 153pp (1979).
- 62) JOHNSTONE, I. M. and B. E. T. HUDSON. The dugong diet: mouth sample analysis. *Bull. Mar. Sci.*, **31** : 681-690 (1981).



- 63) 仲岡雅裕, 相生啓子, 向井宏, 豊原哲彦, 松政正俊, 鈴木孝夫, 野島哲, K. LEWMANOMONT, A. CHIRAPART, C. SUPANWANID, S. JANEKITKARN, T. DUANGDEE and S. CHUNHABANDIT. 大型動物による被食が海草藻場群集に与える影響. シンポジウム沿岸海洋環境の変化と生態系の変化講演要旨, 東京, p.6 (1998).
- 64) 向井宏, 豊原哲彦, K. LEWMANOMONT, C. SUPANWANID, 仲岡雅裕, 相生啓子, 鈴木孝夫, 松政正俊, 野島哲. タイ国トラン県国立公園における海草藻場とジュゴン-ジュゴン生息に必要な藻場の広さ. 第47回日本生態学会大会講演要旨, 広島, p.204 (2000).
- 65) GODFREY, R. K. and J. W. WOOTEN. Aquatic and wetland plants of southeastern United States, The University of Georgia Press, Athens, 712pp (1981).
- 66) SARGENT, F. J., T. J. LEARY, D. W. CREWZ and C. R. KRUER. Scarring of Florida's seagrasses: Assessment and management options. FMRI Tech. Rep. TR-1, 1-43 (1995).
- 67) TOMA, T. Seagrass from the Ryukyu Islands-I, Species and Distribution. Biol. Mag. Okinawa, **37**: 75-92 (1999). (in Japanese)
- 68) TOBA AQUARIUM. Dugongs *Dugong dugon* (Müller, 1776) of the Philippines, Shin-Nihon Kogyo Co., Ltd., Toba, 168pp (1995).
- 69) ANDERSON, P. K. The behaviour of the dugong (*Dugong dugon*) in relation to conservation and management. Bull. Mar. Sci., **3**: 640-677 (1981).
- 70) LANYON, J. M., C. J. LIMPUS and H. MARSH. Dugongs and turtles: grazers in the seagrass system, In Biology of Seagrasses: A Treatise on the Biology of Seagrasses with Special Reference to the Australian Region (eds. by A. W. D. Larkum, A. J. McComb and S. A. Shepherd), Elsevier, Amsterdam, p. 610-634 (1989).
- 71) REYNOLDS, J. E. and ODELL D. K. Manatees and Dugongs, Facts on File, Inc., New York, 192pp (1991).
- 72) FITTKAU, E. J., U. IRMLER, W. J. JUNK, F. REISS and G. W. SCHMIDT. Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water bodies, In Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research. (eds. by F. B. Golley and E. Medina), Springer-Verlag, New York, p.289-311 (1975).
- 73) BEST, R. C. Apparent dry-season fasting in Amazonian manatees (Mammalia: Sirenia). Biotropica, **15**: 61-64 (1983).
- 74) BIRCH, W. R. Some chemical and calorific properties of tropical marine angiosperms compared with those of other plants. J. Appl. Ecol., **12**: 201-212 (1975).
- 75) ALLEN, J. F., M. M. LEPES, Tas'An BUDIARSO, I. T. S UMITRO and D. HAMMOND. Some observations on the biology of the dugong (*Dugong dugon*) from the waters of south Sulawesi. Aquatic Mammals, **4**: 33-48 (1976).
- 76) LANYON, J. M. The nutritional ecology of the dugong (*Dugong dugon*) in tropical north Queensland, Ph. D. Thesis, James Cook University of North Queensland, Australia, 327pp (1991).
- 77) LANYON, J. M. and H. MARSH. Digesta passage times in the dugong. Aust. J. Zool., **43**: 119-127 (1995).
- 78) AKETA K, S, ASANO, Y, WAKAI and A. KAWAMURA. Apparent digestibility of eelgrass in dugongs (*Dugong dugon*). Mammalian Sci., **41**: 23-34 (2001). (in Japanese)
- 79) LOMOLINO, M. V. The ecological role of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*) in waterhyacinth-dominated ecosystems, M. S. Thesis, University of Florida, Florida, 169pp (1977).
- 80) SUMITRO, Tas'An and S. HENDROKUSUMO. Some biological notes of two male dugongs in captivity at the Jaya Ancol Oceanarium Jakarta, Jaya Ancol Oceanarium, p.1-30 (1979).
- 81) 片岡照男, 浅野四郎, ジュゴンの生活. 海の哺乳類 (宮崎信之, 粕谷俊雄編), サイエンス社, 東京, p.206-217 (1997).
- 82) BOYD, C. E. Fresh-water plants: a potential source of protein. Economic Bot., **21**: 359-368 (1967).
- 83) BOYD, C. E. Utilization of aquatic plants, In Aquatic Vegetation and its Use and Control (ed. by D. S. Mitchell), UNESCO, Paris, p.107-115 (1974).
- 84) EASLEY, J. F. and R. L. SHIRLEY. Nutrient elements for livestock in aquatic plants. Hyacinth Control J., **12**: 82-85 (1974).
- 85) EASLEY, J. F. and R. L. SHIRLEY. Element content of hydrilla and water in Florida. Florida Sci., **39**: 240-245 (1976).
- 86) HOWARD-WILLIAMS, C. and W. J. JUNK. The chemical composition of central Amazonian aquatic macrophytes with special reference to their role in the ecosystem. Arch. Hydrobiol., **79**: 446-464 (1977).
- 87) BOYD, C. E. The nutritive value of three species of water weeds. Econ. Bot., **23**: 123-127 (1969).
- 88) ONODERA, R., S. HOSHINO, H. ITAHASHI, T. HINO, M. AKIBA and S. HASEGAWA. Kachiku-eiyou-gaku, Kawashima-shoten, Tokyo, 340pp (1989). (in Japanese)
- 89) HEINSOHN, G. E. The dugong in the seagrass ecosystem,

- In The Dugong Proceedings of a Seminar/Workshop, James Cook University of North Queensland, Australia, p.162-163 (1981).
- 90) CHIRAPART, A. and M. YAMAMURO. Chemical compositions of seagrasses from Trang, south of Thailand. Effects of Grazing and Disturbance by Dugongs and Turtles on Tropical Seagrass Ecosystems, 82-90 (1999).
- 91) ARAGONES, L. Dugongs and green turtles: grazers in the seagrass ecosystem, Ph.D. Thesis, James Cook University of North Queensland, Australia, 292pp (1996).
- 92) MARSH, H. The Food of Dugong, In The Dugong: Proceeding of seminar/workshop (ed. by H. Marsh), James cook University, Australia, 400pp (1979).
- 93) SPAIN, A. V. and G. E. HEINSOHN. Cyclone associated feeding changes in the dugong (Mammalia: Sirenia). Mammalia, **37** : 678-680 (1973).
- 94) LOMOLINO, M. V. and K. C. EWEL. Digestive efficiencies of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). Florida Sci., **47** : 176-179 (1984).
- 95) GALLIVAN, G. J. and R. C. BEST. The influence of feeding and fasting on the metabolic rate and ventilation of the Amazonian manatee (*Trichechus inunguis*). Physiol. Zool., **59** : 552-557 (1986).
- 96) COLBURN, M. W., J. L. EVANS and C. H. RAMAGE. Apparent and true digestibility of forage nutrients by ruminant animals. J. Dairy Sci., **51** : 1450-1457 (1968).
- 97) KEYS, J. E. Jr., P. J. VAN SOEST and E. P. YOUNG. Comparative study of the digestibility of forage cellulose and hemicellulose in ruminants and nonruminants. J. Anim. Sci., **29** : 11-15 (1969).
- 98) SLADE, L. M. and H. F. HINTZ. Comparison of digestion in horses, ponies, rabbits and guinea pigs. J. Anim. Sci., **28** : 842-843 (1969).
- 99) FOOSE, T. J. Trophic strategies of ruminant versus non-ruminant ungulates, Ph. D. Thesis, University of Chicago, USA, 259pp (1982).
- 100) UDÉN, P. and P. J. VAN SOEST. Comparative digestion of timothy (*Phleum pratense*) fibre by ruminants, equines and rabbits. British J. Nutr., **47** : 267-272 (1982).
- 101) CORK, S. J., I. D. HUME and T. J. DAWSON. Digestion and metabolism of a natural foliar diet (*Eucalyptus punctata*) by an arboreal marsupial, the koala (*Phascolarctos cinereus*). J. Comp. Physiol., **153** : 181-190 (1983).
- 102) KAMETAKA, M., M. HORIGUCHI, A. ISHIBASHI and O. FURUYA. Kiso-kachiku-siyougaku, Yoken-dou, Tokyo, 293pp (1984). (in Japanese)
- 103) FOLEY, W. J. Digestion and energy metabolism in a small arboreal marsupial, the greater glider (*Petauroides volans*), fed high-terpene *Eucalyptus* foliage. J. Comp. Physiol., **157** : 355-362 (1987).
- 104) BARBOZA, P. S. and I. D. HUME. Digestive tract morphology and digestion in the wombats (Marsupialia: Vombatidae). J. Comp. Physiol., **162B** : 552-560 (1992).
- 105) MORITA, M., T. HAYASHI, T. SENSYU, T. WATANABE, J. MIKOGAI, H. X. MING and J. HUA. Studies in the digestive functions in the Giant Panda, *Ailuropoda melanoleuca* I. On the digestibility of ingested diets and the passage of digesta. Jour. Jpn. Assoc. Zool. Aqua., **39** : 107-118 (1998). (in Japanese)
- 106) BURN, D. M. and D. K. ODELL. Volatile fatty acid concentrations in the digestive tract of the West Indian manatee, *Trichechus manatus*. Comp. Biochem. Physiol., **88B** : 47-49 (1987).
- 107) PARRA, R. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores, In The Ecology of Arboreal Folivores (ed. by G. G. Montgomery), Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., p.205-229 (1978).
- 108) HINTZ, H. F., R. A. ARGENZIO and H. F. SCHRYVER. Digestion coefficients, blood glucose levels and molar percentage of volatile acids in intestinal fluid of ponies fed varying forage-grain ratios. J. Anim. Sci., **33** : 992-995 (1971).
- 109) ELSDEN, S. R., M. W. S. HITCHCOCK, R. A. MARSHALL and A. T. PHILLIPSON. Volatile acid in the digesta of ruminants and other animals. J. Exp. Biol., **22** : 191-202 (1946).
- 110) EMERY, R. S., C. K. SMITH and C. F. HUFFMAN. The amounts of short chain acids formed during rumen fermentation. J. Anim. Sci., **15** : 854-862 (1956).
- 111) 明田佳奈. ジュゴン (*Dugong dugon*) の消化率の季節変動に関する研究, 三重大学大学院修士論文, 115pp (1999).
- 112) UDÉN, P., P. E. COLUCCI and P. J. VAN SOEST. Investigation of chromium, cerium and cobalt as markers in digesta. Rate of passage studies. J. Sci. Food Agric., **31** : 625-632 (1980).
- 113) HACKENBURGER, M. K. and J. L. ATKINSON. Digestibility studies with captive Asian and African elephants. Amer. Assoc. Parks and Aquaria Proc., 1982: 129-137 (1982).
- 114) REES, P. A. Gross assimilation efficiency and food

- passage time in the African elephant. African J. Ecol., **20** : 193-198 (1982).
- 115) WEERASINGHE, U. R., P. JAYASEKARA and S. TAKATSUKI. A record of the food retention time of the Asiatic elephant, *Elephas maximus* . Mammal Study, **24** : 115-119 (1999).
- 116) MAUTZ, W. W. Comparison of the  $^{51}\text{CrCl}_3$  ratio and total collection techniques in digestibility studies with a wild ruminant, white-tailed deer. J. Anim. Sci., **32** : 999-1002 (1971).