



岐阜大学機関リポジトリ

Gifu University Institutional Repository

周年屋外飼育下の北海道和種子ウマにおける成長過程の分析：

—成長曲線の作成，母性効果の検証，行動指標の探索

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2022-06-24 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: HURICHA メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12099/88139

周年屋外飼育下の北海道和種子ウマにおける成長過程の分析
—成長曲線の作成，母性効果の検証，行動指標の探索—

2021年

岐阜大学大学院
連合農学研究科
生物生産科学
(岐阜大学)

HURICHA

周年屋外飼育下の北海道和種子ウマにおける成長過程の分析
—成長曲線の作成，母性効果の検証，行動指標の探索—

HURICHA

目次

序論.....	1
第 I 章 体重および体尺を指標とした子ウマの生後 1 年間の 成長過程.....	5
1.1 緒論.....	5
1.2 材料と方法.....	6
1.2.1 供試個体.....	6
1.2.2 飼育管理.....	6
1.2.3 体重および体尺測定.....	6
1.2.4 分析方法.....	7
1.3 結果.....	8
1.4 考察.....	9
第 II 章 生後 1 年間の子ウマの成長に対する母性効果および 環境要因.....	16
2.1 緒論.....	16
2.2 材料と方法.....	17
2.2.1 供試個体.....	17
2.2.2 血統情報.....	17
2.2.3 母子の飼育管理, 体重および体尺測定.....	17

2.2.4	分析方法	18
2.3	結果	19
2.4	考察	19
第Ⅲ章 生後 40 日間における授乳行動および母子間距離と 子ウマの日増体量の関係		
3.1	緒論	27
3.2	材料と方法	29
3.2.1	供試個体	29
3.2.2	管理方法および体重測定	29
3.2.3	行動観察	29
3.2.4	分析方法	30
3.2.4.1	行動データの集計	30
3.2.4.2	日増体量の算出	31
3.2.4.3	日増体量と各授乳行動および DPW4FR の相関関係の分析	32
3.3	結果	33
3.3.1	日増体量	33
3.3.2	日増体量と各授乳行動および DPW4FR の相関関係	34
3.4	考察	34
総括		50
英文要約		54

謝辞..... 57

引用文献..... 58

序論

日本在来馬は日本馬事協会によって北海道和種馬，木曾馬，野間馬，対州馬，御崎馬，トカラ馬，宮古馬，与那国馬の 8 品種に分けられている。その起源は，主にモンゴル在来馬を祖先とし，その系統に直接つらなるもの，と報告されている (Kakoi *et al.*, 2007; Nozawa *et al.*, 1998)。日本ではこれらの在来馬は，昔から輓用，駄用，乗用として飼われ，また軍事資源としても大きな役割を果たしていた。しかし，軍事政策と農耕運輸の機械化などの原因により，飼養頭数は減少した (Nozawa *et al.*, 1998)。日本馬事協会の統計によると，総飼養頭数は 1975 年に 1825 頭であったのに対し，1994 年に 3466 頭と約 15 年間にほぼ倍増した (日本馬事協会，2019)。その後は減少の一途をたどり，2019 年に 1574 頭となった。

北海道和種馬 (HKD) は，北海道の寒冷地で成立した品種であり，その生産規模は日本在来馬の中で一番大きい。HKD は，18 世紀始めに北海道に持ち込まれた本州の南部馬の子孫と言われており (近藤, 2012; 宮上, 2006)，体格が比較的小さく (オス : 127-135 cm, メス : 123-133 cm)，寒さに強く，粗食に耐える，などの特徴が挙げられている。また，その飼養目的は，駄載用中心から保存が主目的となり，加えて肉畜として肥育も行われている (近藤, 2012)。現在，HKD の生産を専門的に行うケースは少なく，十数頭規模で繁殖牝馬を飼養し，ある程度事業的に北海道和種馬の生産を行っている生産者は，北海道地域でも 10 か所に満たさない (近藤, 2016)。また，ウマの飼養に愛着を持つ世代が高齢化していくにしたがって，その生産も減少してきた (近藤, 2016)。日本馬事協会の統計によると，2019 年の総飼養頭数は 954 頭であった (日本馬事協会，2019)。

一方、日本在来馬は日本の歴史、地域文化の変遷と共に現在に至っている。そのため、文化史的な保存の意義は大きい。また、遺伝・育種学的な分野を中心とした近代科学の立場から言っても、同様である（八戸，1982）。しかし、保存するには、社会的試行と科学的試みも必要とされる。近年、大学や在来馬保存会などにより積極的に保存活動を進めており、各種の在来馬において遺伝的多様性の変化や近親交配の状態などが明らかとなっている（Onogi *et al.* 2017; Takasu *et al.*, 2014; Tezuka *et al.*, 2019; Tozaki *et al.* 2019）。さらに HKD では、スポーツ流鏑馬（近藤，2008）、ホースセラピー（近藤と田中，2011; Mastuura, 2008）、森林管理（Shingu *et al.*, 2010）、初心者でも可能なホーストレッキング用馬などの新たな需要が生まれている。このことは今後も HKD の飼養頭数を維持するための計画的な生産だけでなく、その新たな用途に対応した育成も行う必要があることを示唆している。それには飼育基準および育種における改良情報、例えば子ウマの成長過程、成長に影響を及ぼす環境要因、遺伝的効果などを確かめたい。計画的な生産、育成を実施することが求められる。しかし、HKD 子ウマの成長に関する詳細な報告例が少ない。

また、HKD は江戸期を通じて北海道に持ち込まれたウマたちが粗放な管理の中で半ば野生化していた（近藤，2016）。現在でも、屋外で主に放牧飼養されることと、加えて森林内の下草であるササ類を利用した林開放牧を行うことがその飼育管理の特徴となっている。例えば、HKD を周年屋外飼育している北海道大学北方生物圏フィールド科学センター静内研究牧場では、ウマたちは 6 月から 10 月まで 60 ha の牧草地で、11 月から 1 月まで 330 ha のミヤコザサが密生した林地で、2 月から 5 月までドライロットで干しチモシーで飼育されている。子ウマは毎年 4～7 月にかけて放牧地で出生され、その後、母子とともに群飼され、補助飼料の給与は行われていない。このように、往時の馬群の様相を反映

している状態にある。このような周年屋外飼育の管理体制下でも、計画的な生産や育成を実施するために、子ウマが正常な成長段階を経ているか否かを判定する必要がある。しかし、個体ごとの特定の年齢における身体測定は管理者にとって負担となり、測定時に生産者に危険を及ぼすこともある。そのため、行動指標などを用いて非侵襲的に成長を評価できる方法が必要になってくる。一方、HKD子ウマは離乳まで放牧地で母ウマとともに飼育され、補助飼料の給与は行われていないため、子ウマの離乳までの成長は主に母ウマによる世話に依存することが予測される。このことは、母ウマの世話における行動特性はHKD子ウマの育成管理のための子ウマの出生から離乳までの成長を評価できる行動学的指標になる可能性を示唆する。

そこで本研究では、HKDの保存や生産における育成計画に役立てるために、子ウマの成長過程および成長に影響を及ぼす要因を明らかにすることを目的とした。さらに、母ウマの世話における行動特性は子ウマの成長の指標となるかについても検討した。本研究は以下の流れで行った。

第Ⅰ章では、国立大学法人北海道大学北方生物圏フィールド科学センター静内研究牧場において過去28年間に測定記録された517頭のHKD子ウマの出生直後から1年間の体重および体尺のデータを用い、複数の線形および非線形混合モデルに当てはめ、その成長曲線を推定した。そして、最も望ましい成長曲線の方程式を用いて、子ウマの生後1年間の成長過程について調べた。

第Ⅱ章では、第Ⅰ章で推定された517頭のHKD子ウマの生後1年間の体重および体尺の推定値を用いて、それらに対する母ウマの影響、父ウマの影響、環境要因について調べるとともに、母ウマの哺育能力に関する育種価の可能性について検討した。

第Ⅲ章では、子ウマの成長と生存が主に母乳に依存する生後初期（本研究では

生後 40 日間) の授乳行動および母子間距離の実態を調査することとした。そして、子ウマの成長との関連性を調べ、これらの行動特性が子ウマの成長の指標になる可能性について検討した。

第 I 章 体重および体尺を指標とした子ウマの 生後 1 年間の成長過程

1.1 緒論

ウマの育成現場において、体重および体尺を定期的に測定することは比較的最近の慣行である。これらを指標として用いることにより、子ウマが正常な成長段階を経ているか否かの判定が可能となる。これまで複数の品種において、体重および体尺に基づいた成長過程が推定されている。例えば、サラブレット種 (Brown-Douglas & Pagan, 2009; Kocher & Stanniar, 2013; Onoda *et al.*, 2014; Stanniar *et al.*, 2004), ルシターノ種 (Fradinho *et al.*, 2016), マンガラ種 (Souza *et al.*, 2017) などのものがある。

また、子ウマの成長過程を明らかにしておくことは、ウマの改良を進める基礎となるものであり、子ウマの適切な管理のうえからも重要なことである。特に、子ウマは生後 1 年間で成熟体重の 1/2 以上に達し、一生の中で最も早く成長する (Cunningham & Fowler, 1961; Fradinho *et al.*, 2016; Kocher & Stanniar, 2013)。そのため、この期間の成長過程の把握は子ウマの育成において最も重要である。HKD では、メス子ウマの出生から成熟までの成長曲線が推定されている (Kawai *et al.*, 1997)。しかし、オス子ウマを含めた生後 1 年間の成長過程に関する詳細な報告例がない。

そこで本研究では、過去の 28 年間における 517 頭の HKD 子ウマの生後 1 年間の体重および体尺データを用い、6 種の線形混合モデル間での適合度を比較し、HKD の適切な成長曲線を求め、生後 1 年間の成長過程をより詳細に評価することとした。

1.2 材料と方法

1.2.1 供試個体

国立大学法人北海道大学北方生物圏フィールド科学センター静内研究牧場において 1992 年～2019 年までに出生した HKD 子ウマ 517 頭（オスが 250 頭，メスが 267 頭）を調査対象とした。

1.2.2 飼育管理

供試個体は過去の 28 年間，ほぼ同じ管理をされた。ウマたちは 6 月から 10 月まで 60 ha の牧草地で，11 月から 1 月まで 330 ha のミヤコザサが密生した林地で，2 月から 5 月までドライロットで干しチモシーで飼育されていた。子ウマは通常，4～7 月（4/23～7/6）にかけて牧草地で出生され，その後，出生順に別の牧草地に母子とともに放し，群飼された。離乳は出生年の 11 月に一斉に実施された。離乳時の月齢は 4.8～7.2 カ月齢であった。子ウマは離乳後同年に出生した子ウマとともに別の牧草地で群飼された。母ウマは繁殖牝馬の群れに入れ，次年の 1 月まで林地で飼育された。翌年の 2 月に子ウマを雄雌別に分離した。メス子ウマは繁殖牝馬の群れに入れ，次世代の繁殖牝馬のために育成された。オス子ウマは 6 月の競りにかけられるまで，別の牧草地で放牧された。

1.2.3 体重および体尺測定

子ウマの体重，体高，胸囲，管囲は全頭を柵場に追い込み，繋いだ状態で測定した。体高は体尺棒を用いて地面から子ウマのきこうまでの高さを測定した。胸囲は子ウマの肩甲骨の指 2 本分後ろを通るよう巻き尺で測定した。管囲は子ウマの前脚の膝と球節の中間の周囲を巻き尺で測定した。測定は子ウマの出生日に個別に行い，それ以降は約 1 カ月ごとの間隔で全頭をまとめて同じ日に行った。なお，牧場の管理上で 14 頭の子ウマで 1 回，7 頭で 2 回，2 頭で 3 回測定ができなかった。測定値のない個体については，前後の測定値より線形補間を行

なって欠損値を求めた．517 頭の子ウマの出生から 1 年間における体重および体尺測定値はそれぞれ 6,204 個であった（図 1—1）．

1.2.4 分析方法

本研究において，子ウマの体重および体尺は出生日に個別に測定し，それ以降は約 1 カ月ごとの間隔で全頭をまとめて同じ日に測定したため，個体ごとの測定日における 0 カ月（出生日）以外の月齢は異なった．そのため，以下の 6 種の方程式を仮定した線形混合モデルを用いて，体重および体尺の変化を説明できる成長曲線を求め，その方程式を用いて，生後 1~12 カ月齢の各月齢における体重および体尺を推定した．

$$\text{モデル 1 : } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + e_{ij} \text{ (直線回帰) ,}$$

$$\text{モデル 2 : } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + Y_{20} \text{月齢}_{ij}^2 + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + u_{2j} \text{月齢}_{ij}^2 + e_{ij}$$

(2 次式回帰),

$$\text{モデル 3 : } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + Y_{20} \text{月齢}_{ij}^2 + Y_{30} \text{月齢}_{ij}^3 + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + u_{2j} \text{月齢}_{ij}^2 + u_{3j} \text{月齢}_{ij}^3 + e_{ij} \text{ (3 次式回帰) ,}$$

$$\text{モデル 4 : } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + Y_{40} \text{離乳経過期間}_{ij} + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + u_{4j} \text{離乳経過期間}_{ij} + e_{ij} \text{ (折れ線回帰) ,}$$

$$\text{モデル 5 : } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + Y_{20} \text{月齢}_{ij}^2 + Y_{40} \text{離乳経過期間}_{ij} + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + u_{2j} \text{月齢}_{ij}^2 + u_{4j} \text{離乳経過期間}_{ij} + e_{ij} \text{ (2 次式折れ線回帰) ,}$$

$$\text{モデル 6 : } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + Y_{20} \text{月齢}_{ij}^2 + Y_{30} \text{月齢}_{ij}^3 + Y_{40} \text{離乳経過期間}_{ij} + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + u_{2j} \text{月齢}_{ij}^2 + u_{3j} \text{月齢}_{ij}^3 + u_{4j} \text{離乳経過期間}_{ij} + e_{ij}$$

(3 次折れ線回帰) ,

ここで， Y_{ij} は子ウマ j の月齢 i における体重（または体尺）の測定値を示した． Y_{00} は切片であり，出生日におけるすべての子ウマの体重（または体尺）の平均値を示した． Y_{10} ， Y_{20} ， Y_{30} ， Y_{40} は回帰係数であり，月齢に関する線形，2

次, 3 次効果, 離乳経過期間の影響によるすべての子ウマの体重 (または体尺) の平均的变化を示した. $u_{0j}, u_{1j}, u_{2j}, u_{3j}, u_{4j}, e_{ij}$ は誤差項であり, 以下の正規分布 (N) に従う. $e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2)$, $u_j = [u_{0j}, u_{1j}, \dots, u_{kj}]^T \sim N(0, \Omega_u)$,

$$\text{ここで, } \Omega_u = \begin{bmatrix} \sigma_{u_0}^2 & \sigma_{u_{01}} & \dots & \sigma_{u_{0k}} \\ \sigma_{u_{01}} & \sigma_{u_1}^2 & \dots & \sigma_{u_{1k}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{u_{0k}} & \sigma_{u_{1k}} & \dots & \sigma_{u_k}^2 \end{bmatrix} \quad (k = 0, 1, 2, 3, 4).$$

方程式 1~3 はそれぞれの体重 (または体尺) と月齢 (1~12 カ月) の関係を表し, 方程式 4~6 の折れ線回帰方程式は, 離乳で区切り, 体重 (または体尺) と月齢の関係に加え, 離乳経過期間 (月) と体重 (または体尺) の関係も表した. つまり, 方程式 4~6 は, 子ウマの体重 (または体尺) の変化が方程式 1~3 に従い, さらに, その変化率が離乳によるストレスや栄養失調などで離乳時から減少することを予測した. そのため, モデルにおける離乳経過期間の効果を 1 次項に設定し, またその離乳前の値を 0 に設定した.

統計解析は R version 4.0.4 (Team, R. C., 2021) の線形混合モデル推定関数 lmer を用いて, 各個体の生後 1 年間の成長曲線を推定した. モデルの比較は赤池情報量基準 (AIC; Akaike, 1974) とベイズ情報量基準 (BIC; Schwarz, 1978) によって行った.

1.3 結果

生後 1 年間の体重, 体高, 胸囲, 管囲に基づく成長曲線を推定した各モデルの情報量基準を表 1—1 に示した. モデル 6 はすべての測定項目において, AIC と BIC が他のモデルより低く, 最も望ましいモデルとして選択された. モデル 6 の推定値の結果を表 1—2 に示した. HKD 子ウマの体重, 体高, 胸囲, 管囲は出生から急速に増加し, 離乳時点からは停滞した成長曲線を示した (図 1—2) .

また、子ウマの誕生日における体重、体高、胸囲、管囲、モデル 6 から推定した各月齢（1~12 カ月齢）における体重、体高、胸囲、管囲の推定値の平均値および標準偏差を表 1—3 に示した。各月齢における体重、体高、胸囲、管囲に個体間のバラつきが認められた。

1.4 考察

3 次式折れ線回帰式は HKD 子ウマのすべての測定項目において最も望ましいモデルとして選択された。これにより、子ウマごとの生後 1 年の体重および体尺における成長曲線を推定できた。また、それらの特徴は出生から急速に増加し、離乳時点からは停滞することであった。すなわち、HKD 子ウマの生後 1 年間の成長率は各月齢で異なり、離乳に大きく影響されることを示唆している。3 次式回帰モデルの応用は、サラブレット種において報告されている (Morel *et al.*, 2007)。また、Kavazis と Ott (2003) はサラブレット種の出生から 480 日齢までの成長を離乳で区切り、それぞれ直線回帰で分析した。本研究の最も望ましいモデルでは、子ウマの成長を 3 次曲線と仮定し、さらに、それに対する離乳の影響を考慮した。離乳は、子ウマの成長期の中で最もストレスの多いイベントの 1 つであり (Apter & Householder, 1996)、成長率の低下をもたらすことが報告されている (Rogers *et al.*, 2004; Kavazis & Ott, 2003; Warren *et al.*, 1998)。その他、季節的な牧草量や気温なども子ウマの成長と密接に関連していることが報告されている (Pagan *et al.*, 1996, 2009; Rooney, 1984; 山本ら, 1992)。すなわち、本研究で供試した子ウマは 11 月に離乳されたため、離乳のストレス、牧草量、気温などの影響が重なり、子ウマの離乳後の成長率の低下をもたらしたと推察された。

本研究の結果から、定期的な身体測定が困難な HKD 子ウマの生後 1 年間の

体重および体尺の変化を表す成長曲線が推定できた。これは、周年屋外飼育下で粗放な群飼管理を行う HKD 子ウマの成長能力をより詳細に評価することに貢献し、新たな用途に向けた飼育管理にも応用可能である。

一方、子ウマを育成する場合には、成長に影響を及ぼす要因を明らかにし、それらを指標にして各個体の成長を補正する必要がある。本研究においても、各月齢における体重および体尺に個体間のバラつきが認められた。すなわち、HKD 子ウマの成長は、多様な要因に影響されている可能性がある。特に、HKD 子ウマは出生後母ウマと一緒に飼育され、離乳まで補助給餌は行われていないため、子ウマの成長には母性効果が大きく関与していることが予測される。また、本研究では、HKD 子ウマのいずれの形質でも離乳期間の効果を含むと AIC と BIC の値が共に低くなっていた。この点からも、HKD 集団では母ウマの哺育に関する何らかの影響が初期発育に顕れている可能性が考えられる。そこで、第 II 章では子ウマの成長に対する母ウマの影響、父ウマの影響、環境要因について調べるとともに、母ウマの哺育能力に関する育成価評価の可能性についても検討することとした。

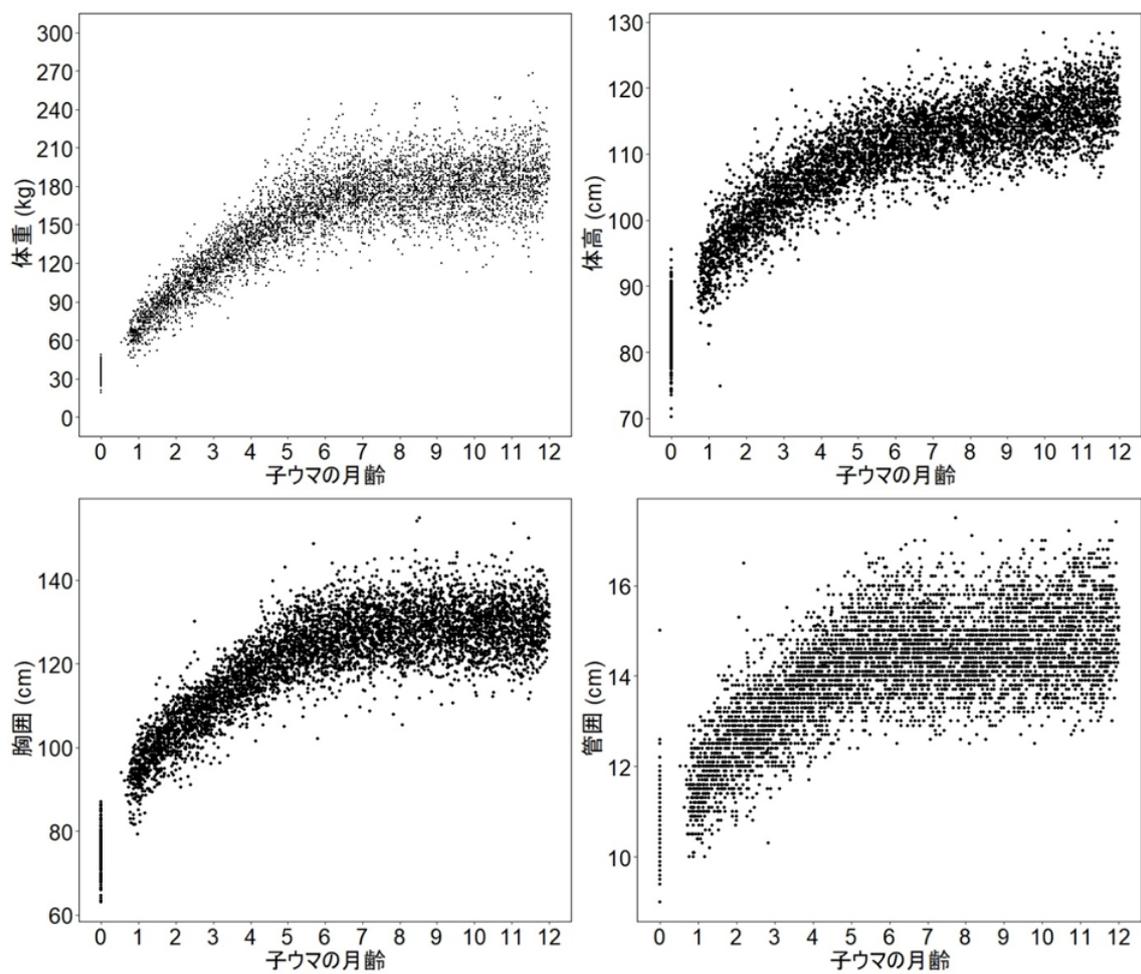


図 1—1. 517 頭の HKD 子ウマの生後 1 年間ににおける体重，体高，胸囲および管囲の測定データの散布図

表1-1. 517頭のHKD子ウマの生後1年間における身体測定データに当てはめたモデルの比較

	モデル	AIC	BIC
体重	モデル1	56824	56864
	モデル2	44827	44895
	モデル3	43529	43630
	モデル4	46531	46598
	モデル5	44454	44555
	モデル6	42240	42382
体高	モデル1	37514	37555
	モデル2	30937	31004
	モデル3	28466	28567
	モデル4	32661	32728
	モデル5	30835	30936
	モデル6	28296	28438
胸囲	モデル1	45795	45836
	モデル2	36770	36837
	モデル3	35487	35588
	モデル4	39141	39208
	モデル5	36645	36746
	モデル6	34288	34429
管囲	モデル1	15597	15637
	モデル2	10647	10714
	モデル3	11082	11183
	モデル4	10953	11020
	モデル5	10511	10612
	モデル6	9667	9809

表1-2. 517頭のHKD子ウマの生後1年間における身体測定データにおける最も望ましいモデル（モデル6）の分析結果

	体重 推定値(SE)	体高 推定値(SE)	胸囲 推定値(SE)	管囲 推定値(SE)
固定効果				
	35.38(0.27) ***	84.41(0.13) ***	76.04(0.17) ***	10.69(0.03) ***
	35.90(0.31) ***	9.38(0.08) ***	16.87(0.16) ***	1.13(0.02) ***
	-2.83(0.06) ***	-1.06(0.02) ***	-1.81(0.03) ***	-0.11(0.004) ***
	0.11(0.003) ***	0.04(0.001) ***	0.07(0.002) ***	0.01(0.0002) ***
	-9.21(0.30) ***	0.04(0.09)	-0.12(0.15)	-0.36(0.02) ***
ランダム効果				
	14.27	5.59	7.00	0.21
	7.62	-0.57	0.29	-0.02
	-0.31	0.10	-0.05	0.002
	-0.02	-0.01	-0.001	-0.0001
	0.85	0.18	0.90	0.003
	33.26	1.81	7.65	0.12
	-5.37	-0.33	-1.33	-0.02
	0.28	0.02	0.06	0.001
	-6.53	0.25	-0.19	-0.005
	1.05	0.06	0.25	0.004
	-0.06	-0.003	-0.01	-0.0002
	0.70	-0.06	0.01	0.0004
	0.003	0.0001	0.0006	0.00001
	-0.05	0.003	-0.0009	-0.00002
	8.00	0.47	0.72	0.01
	26.86	3.31	8.77	0.18

*, $p<0.05$; **, $p<0.01$; ***, $p<0.001$

固定効果は定数であり個体の区別によらない目的変数に対する切片と回帰係数の期待値
ランダム効果はそれぞれの固定効果を中心に確率的変動する個体の効果を表す分散

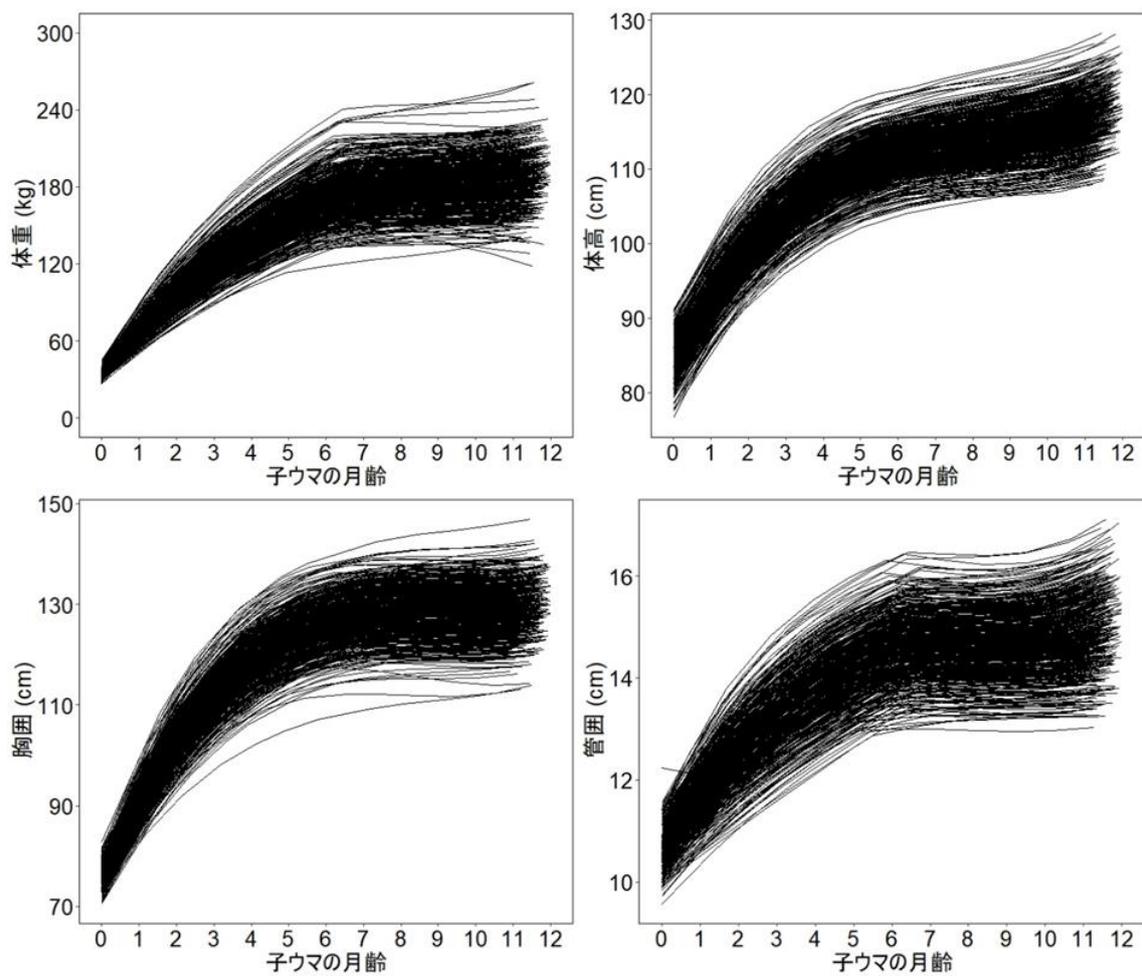


図 1—2. モデル 6 から推定した体重，体高，胸囲および管囲に基づいた 517 頭の HKD 子ウマの生後 1 年間における成長曲線

表1-3. 517頭のHKD子ウマの生時体重および体尺の平均値と標準偏差, モデル6から推定され各月齢における体重および体尺の平均値と標準偏差

月齢	体重 (kg)		体高 (cm)		胸囲 (cm)		管囲 (cm)	
	平均	SD	平均	SD	平均	SD	平均	SD
0	34.74	4.20	83.93	3.57	74.40	3.73	10.75	0.57
1	68.56	6.72	92.78	2.56	91.17	2.86	11.72	0.45
2	96.73	9.86	99.30	2.77	103.07	3.68	12.56	0.54
3	120.52	12.21	104.21	2.91	112.14	4.22	13.23	0.60
4	140.57	13.99	107.78	2.97	118.77	4.52	13.79	0.62
5	157.50	15.45	110.25	2.96	123.35	4.65	14.24	0.62
6	170.67	17.02	111.89	2.94	126.23	4.69	14.57	0.62
7	176.69	17.80	112.96	2.99	127.79	4.76	14.66	0.63
8	178.96	17.96	113.73	3.09	128.45	4.86	14.65	0.62
9	180.65	18.28	114.43	3.21	128.64	4.97	14.66	0.63
10	182.42	18.78	115.30	3.35	128.73	5.07	14.72	0.66
11	184.90	19.55	116.62	3.51	129.12	5.13	14.86	0.73
12	188.74	20.84	118.62	3.71	130.20	5.19	15.12	0.84

第Ⅱ章 生後1年間の子ウマの成長に対する 母性効果および環境要因

2.1 緒論

子ウマの成長は生後1年間が最も早く、12カ月齢までに成熟体重の1/2以上に達したことが複数の品種で認められている（Cunningham & Fowler, 1961; Fradinho *et al.*, 2016; Kocher & Stanniar, 2013）。この期間の子ウマの成長には母ウマの年齢、母ウマの体重、離乳など、母ウマ由来の要因が影響する可能性が報告されている（Hintz *et al.*, 1979; Wilsher & Allen, 2003; 山本ら, 1992; Rogers *et al.*, 2004）。I章においても、離乳は子ウマの体重および体尺に影響を与えていることが明らかとなった。また、子ウマの成長に影響を及ぼす要因として、直接遺伝効果（Hintz *et al.*, 1978; 増田ら, 2014）、季節（Hintz *et al.*, 1979; Pagan *et al.*, 1996, 2009）などの影響も認められている。

HKD子ウマを育成する場合には、前述の要因を明らかにし、それらを指標にして、各個体の成長を補正する必要がある。特に、HKD子ウマは離乳まで母ウマと一緒に飼育され、離乳まで補助給餌は行われていない。そのため、子ウマの成長の分析には母性効果を考慮する必要がある。もし、子ウマの各成長段階に母性効果が存在すれば、子ウマの生後初期の成長記録を利用して母ウマを選抜することができる。HKDにおける育種改良のためにも利用できるかもしれない。

そこで本研究では、線形混合モデルを用いて、第I章で求められた517頭の子ウマの生後1年間の体重および体尺に対する母ウマの影響、父ウマの影響、環境要因について検討した。

2.2 材料と方法

2.2.1 供試個体

第 I 章で供試した 517 頭の HKD 子ウマを用いた。これらの子ウマの母ウマは 64 頭であった。母ウマの年齢は 4~23 歳，産歴数は 3~17 回であった。種ウマは 7 頭であった。交配は毎年 6 月から 7 月までの 1 カ月間，1 頭の種ウマと約 30 頭の繁殖牝馬を放牧地で群飼し，自然交配を実施した。

2.2.2 血統情報

母ウマは原則としてこの牧場で出生した個体から選択され，3 歳から交配させた。したがって，供試した 517 頭の子ウマのうち 37 頭が本研究で供試した子ウマの母となった。調査期間中（28 年間），本牧場の牝系は 8 つであり，4 世代にわたっていた。種ウマは集団の遺伝的構造を考慮して，4~5 年に一度別の牧場から更新された。子ウマたちの近交係数は，0（283 頭），0.01（88 頭），0.02（73 頭），0.03（1 頭），0.04（23 頭），0.05（49 頭）であった。血統データは北海道和種馬協会と日本馬事協会に保存されていた

(<http://www.rg.liaj.jp/bj/b1.do>)。もし，血統データにおいて，近交係数の記録がない場合，登録馬五代血統情報を参考し，以下の式を用いて近交係数を算出した（祝前ら，2017；Wright, 1922）。

$$F_X = \sum (1/2)^{n_i} (1 + F_{A_i})$$

ここで， n_i は X 個体の一方の親から共通祖先を介してもう一方の親を結びつける径路のうち i 番目の径路上の個体数， A_i はその径路上の共通祖先の近交係数， \sum は全ての径路について和を求めることを示す。

2.2.3 母ウマと子ウマの飼育管理，体重および体尺測定

第 I 章と同様であった。

2.2.4 分析方法

第 I 章で算出した出生体重および体尺の測定データ，1～12 カ月齢での体重および体尺の推定値を用いた．分析には，以下の式の線形混合モデル（lmer：R version 4.0.4）を用いた．なお，各子ウマの出生から離乳までの期間（4.8～7.2 月間）が異なるため，条件を揃えるために，生後 5，6，7 カ月齢の体重および体尺のデータは要因分析に用いなかった．したがって，本研究では，0～4 カ月齢を離乳前，8 カ月齢以降を離乳後とした．

$$Y_{ijklmnop} = \gamma_{00} + S_i + BD_j + W_k + IC_l + u_{Dm} + u_{Sn} + u_{Yo} + u_{Ap} + e_{ijklmnop}$$

ここで $Y_{ijklmnop}$ は各月齢における体重または体尺推定値， γ_{00} は調整済み全平均， S_i は性別（2 水準）， BD_j は誕生日（65 水準）， W_k は母ウマの体重（334 水準）， IC_l は血縁関係の効果（近交係数，6 水準）を示した．これらを固定効果（共変量）に設定した．その内，母ウマの体重はその個体の分娩年ごとの分娩から離乳までの平均体重を用いた．固定効果について，前述の要因は同じ母ウマが分娩した兄弟に及ぼす影響の違いを分析するため，母ウマごとで集団平均中心化を行った．集団平均中心化とは，説明変数から所属する集団の平均を引く操作のことである． u_{Dm} は母ウマの影響（哺育能力に由来する母性効果および相加的母ウマの遺伝効果，64 水準）， u_{Sn} は父ウマの影響（相加的遺伝効果，7 水準）， u_{Yo} は子ウマの出生年の影響（28 水準）， u_{Ap} は母ウマの年齢の影響（20 水準）を示した．これらを変量効果に設定した．また， $e_{ijklmnop}$ は残差である．これらの誤差項は以下の正規分布に従い，互いに独立している． $ijklmnop \sim N(,)$ ，

$$[D_m, S_n, Y_o, A_p]^T \sim N(0, \Omega),$$

$$\text{ここで, } \Omega = \begin{bmatrix} D & & & \\ & S & & \\ & & Y & \\ & & & A \end{bmatrix}.$$

変量効果について、前述の固定効果の影響を統制した上で、それぞれの分散成分の全分散に対する比を算出した。

2.3 結果

表 2—1 に体重，表 2—2 に体高，表 2—3 に胸囲，表 2—4 に管囲に対する母ウマの影響，父ウマの影響，その他の環境要因の分析結果を示した。

生後 1 年間において，母ウマの影響の分散成分の割合は体重で 0.25～0.38，体高で 0.19～0.28，胸囲で 0.19～0.34，管囲で 0.10～0.21 であった。父ウマの影響の分散成分の割合は体重で 0.09～0.22，体高で 0.12～0.31，胸囲で 0.08～0.20，管囲で 0.19～0.42 であった。また，母ウマの影響の分散成分の割合は全月齢における体重および胸囲，生後 0，1，2 カ月齢における体高で父ウマの影響の分散成分の割合より高く推定された。

母ウマの年齢の影響の分散成分の割合は，離乳前の体重，体高，胸囲で認められた (0.06～0.12)。母ウマの体重の影響は，体重，体高，胸囲において 1～12 カ月齢で，母ウマの哺乳期における平均体重が重い子ウマの体重，体高，胸囲が大きかった。性別の影響は，体重において生後 2，3，10～12 カ月齢，体高において 8～12 カ月齢，管囲においてすべての月齢で，オスがメスより大きい傾向が見られた。一方，胸囲において生後 2，3，4 カ月齢でメスがオスより大きい傾向が見られた。出生日の影響は，体重と管囲においてすべての月齢，体高と胸囲において生後 1 カ月齢以降，早生まれで大きく，遅生まれで小さい傾向を示した。

2.4 考察

本研究において，母ウマの影響は全ての測定項目で認められた。また，離乳

前で高く、離乳後で低い傾向であった。一般に、肉用牛および肉用羊などの単胎・双胎の動物において、初期成長に母性効果が存在することが知られている (Meyer, 1992; Safari *et al.*, 2005)。ウマでは、直接遺伝効果 (Hintz *et al.*, 1978) および環境要因 (山本ら, 1992) に加え、母ウマの主に乳量に由来する母性効果の存在は示唆されていた (増田ら, 2014; 山本ら, 1992)。しかし、これまで母性効果を推定した報告はなかった。本研究で供試した HKD は 28 年間一つの牧場で同じ飼養方法で管理され、子ウマは出生後母ウマと一緒に飼育され、離乳まで補助給餌は行われていない。すなわち、本研究の結果は、子ウマの成長に対する母ウマの影響を正しく反映していると考えられる。

子個体の成長における直接遺伝効果は母個体と父個体から半分半分に受け継いだものとされる (祝前ら, 2017; Mrode, 2014)。したがって、父ウマは子ウマの成長に関しては子ウマに遺伝的能力を半分伝えるだけに対して、母ウマはそれ以外にも出生後の授乳を通して子ウマの成長に寄与していることが推測される (Willham, 1972)。本研究では、母ウマの影響の分散成分の割合は全月齢における体重および胸囲、生後 0, 1, 2 カ月齢における体高で父ウマの影響の分散成分の割合より高く推定された。すなわち、HKD において、母ウマは子ウマの全月齢における体重および胸囲、生後 0, 1, 2 カ月齢における体高に対し、直接遺伝的效果に加え、母性効果が寄与していることが考えられた。

母ウマ由来のその他の要因として、母ウマの年齢の影響は、離乳前の体重、体高、胸囲で認められた。また、母ウマの体重の影響は、体重、体高、胸囲においてほとんどの月齢で、哺乳期における平均体重が重い子ウマの体重、体高、胸囲が大きかった。母ウマの年齢の効果が子ウマの成長に伴って小さくなることはサラブレッド種でも報告されている (Hintz *et al.*, 1979)。年齢の若い母ウマ (Doreau & Boulot, 1989) または産次の少ない母ウマは泌乳量が少

ないことから、本研究における母ウマの年齢の影響は、泌乳量を通して子ウマの離乳前の成長に影響を与えていると推察された。母ウマの体重の影響は、サラブレッド種においても示唆されている（山本ら, 1992）。HKD 子ウマは5月から6月にかけて出生し、その後、出生順に別の広い放牧地に母子とともに放し、そこで母子グループは群飼された。よって、ウマの頭数の増加とともに同一の放牧地の飼養頭数が増加し、草量あるいは一頭当たりの牧草の獲得量が減るものと考えられた。すなわち、母ウマの体重は本種の飼育管理方法に影響され、バラツキが生じたものと思われる。その結果、泌乳量が個体間で異なることにつながり、子ウマの成長に影響したものと考えられた。

また、出生日の影響も母ウマと密接に関連する可能性がある。本研究では、全ての測定項目は、早生まれで大きく、遅生まれで小さい傾向を示した。特に、離乳後で離乳前より大きい値を示した。これは吸乳期間が影響を与えていた可能性がある。すなわち、吸乳期間が短い子ウマでは離乳後の成長が遅い傾向を示したと考えられた。また、母ウマの体重の影響の項で述べたとおり、出生日の影響も本種の飼育管理方法によって生じた効果であると考えられた。

性別に影響について、オス子ウマはメス子ウマより体重、体高、管囲が大きい傾向が見られた。一方、胸囲において生後2, 3, 4カ月齢でメスがオスより大きい傾向が見られた。ウマにおいて、オス胎児の在胎期間がメス胎児より長い（Bos & Van der Mey, 1980）。子ウマは在胎期間が長ければ子宮内における保育環境で成長が進むかもしれない。したがって、出生直後における性別差（オスが大きい）をもたらす要因として、在胎期間の違いが提案された（山本ら, 1992）。もう一つの可能性として、子ウマ自身の行動特性が考えられる。子ウマにおいて、初期の運動は、腱の強さと柔軟性、骨格と筋肉の成長などの身体発達に影響を与えることが知られている（Brama *et al.*, 2002;

Cherdchutham *et al.*, 2001). 野生ウマでは、オス子ウマの遊戯行動がメス子ウマより多いことが報告されている (Cameron *et al.*, 2008).

HKD 子ウマは周年で屋外飼育され、離乳まで補助給餌は行われていない。そのため、子ウマの初期成長は主に母ウマの世話を依存することが予測される。本研究では HKD の母性効果は、生後 1 年間の体重、胸囲で認められた。また、体高でも生後 0, 1, 2 カ月齢においても認められた。よって、子ウマの生後 1 年間の体重および体尺の記録を利用してその母性効果を確認し、その情報をもとに母ウマを選抜することは、HKD の育種改良に効果的であると考えられる。また、本研究では子ウマの体重および体尺における血縁関係の影響が認められなかった。これは、HKD の育成には有用な科学的知見として提供できるかもしれない。しかし、HKD の飼養頭数の減少により、同種の集団にて遺伝的多様性の減少が進んでいる (Onogi *et al.*, 2017)。本牧場においても一般に 4~5 年に一度、種馬を更新している。そのため HKD において、父ウマ (種ウマ) による育種改良は難しくなっていることがある。この点からも、母性効果による育種改良は HKD 集団では有効であると考えられる。さらに本研究で明らかとなった環境要因を補正して、適切な育成管理を行えば HKD の成長率を改善することが期待できる。

ところで、母性効果は母ウマ自身の泌乳能力、栄養状態、母性行動などに影響されると推察される。もし、生後初期の母性行動が子ウマの成長に影響を与える場合、子ウマの成長を評価できる行動学的指標になる可能性がある。そこで、第 III 章では、子ウマの生後初期の母ウマの世話における行動特性が子ウマの成長の行動学的指標になる可能性について検討することとした。

表2-1. 生時体重および各月齢における体重推定値（第I章のモデル6を用いて）に対する母ウマの影響, 父ウマの影響, 各環境要因の分析結果

月齢	固定効果の推定値 (SE)				ランダム効果の推定値 (全分散に対する比)				
	<i>S</i>	<i>BD</i>	<i>W</i>	<i>IC</i>	<i>D</i>	<i>Y</i>	<i>A</i>	<i>S</i>	
0	0.39 (0.27)	0.04 *** (0.01)	0.01 (0.01)	3.51 (9.78)	5.97 (0.34)	0.28 (0.02)	2.15 (0.12)	1.52 (0.09)	7.49 (0.43)
1	0.57 (0.36)	-0.06 *** (0.02)	0.07 *** (0.02)	6.08 (13.02)	14.94 (0.38)	1.98 (0.05)	3.12 (0.08)	6.51 (0.17)	12.89 (0.33)
2	1.06 * (0.52)	-0.09 *** (0.02)	0.09 *** (0.03)	6.42 (18.67)	31.33 (0.37)	3.92 (0.05)	6.70 (0.08)	15.02 (0.18)	27.37 (0.32)
3	1.27 * (0.64)	-0.12 *** (0.03)	0.11 *** (0.03)	5.70 (23.26)	46.69 (0.36)	5.56 (0.04)	10.35 (0.08)	25.24 (0.20)	41.15 (0.32)
4	1.26 (0.72)	-0.14 *** (0.03)	0.11 ** (0.04)	4.31 (26.42)	58.75 (0.35)	7.45 (0.04)	13.57 (0.08)	36.37 (0.21)	53.09 (0.31)
8	1.08 (0.90)	-0.49 *** (0.04)	0.11 * (0.05)	-9.24 (32.92)	77.43 (0.29)	29.95 (0.11)	15.50 (0.06)	58.22 (0.22)	82.75 (0.31)
9	1.48 (0.93)	-0.49 *** (0.04)	0.11 * (0.05)	-17.11 (33.95)	78.05 (0.28)	40.73 (0.15)	13.41 (0.05)	57.09 (0.21)	88.30 (0.32)
10	2.14 ** (0.98)	-0.49 *** (0.04)	0.12 * (0.05)	-25.44 (35.43)	80.22 (0.27)	53.75 (0.18)	11.48 (0.04)	55.53 (0.19)	96.54 (0.32)
11	3.18 *** (1.04)	-0.48 *** (0.05)	0.13 ** (0.05)	-34.16 (37.66)	85.27 (0.26)	69.19 (0.21)	10.04 (0.03)	53.07 (0.16)	109.63 (0.34)
12	4.63 *** (1.15)	-0.46 *** (0.05)	0.14 ** (0.05)	-43.51 (41.46)	95.22 (0.25)	89.18 (0.24)	9.53 (0.03)	48.94 (0.13)	133.74 (0.36)

S, 性別(オス); *BD*, 出生日; *W*, 母ウマの体重; *IC*, 血縁関係; *D*, 母ウマの影響; *Y*, 出生年; *A*, 母ウマの年齢; *S*, 父ウマの影響; , 残差; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$

表2-2. 生時体高および各月齢における体高推定値（第1章のモデル6を用いて）に対する母ウマの影響, 父ウマの影響, 各環境要因の分析結果

月齢	固定効果の推定値 (SE)				ランダム効果の推定値 (全分散に対する比)				
	<i>S</i>	<i>BD</i>	<i>W</i>	<i>IC</i>	<i>D</i>	<i>Y</i>	<i>A</i>	<i>S</i>	
0	0.44 (0.25)	-0.00 (0.01)	0.02 (0.01)	-12.22 (9.05)	2.91 (0.24)	0.36 (0.03)	0.76 (0.06)	1.44 (0.12)	6.61 (0.55)
1	0.27 (0.14)	-0.03 *** (0.01)	0.02 ** (0.01)	-6.73 (5.22)	1.58 (0.28)	0.15 (0.03)	0.51 (0.09)	1.18 (0.21)	2.11 (0.38)
2	0.30 (0.15)	-0.04 *** (0.01)	0.02 ** (0.01)	-6.71 (5.61)	1.69 (0.27)	0.21 (0.03)	0.49 (0.08)	1.50 (0.24)	2.45 (0.39)
3	0.31 (0.16)	-0.04 *** (0.01)	0.03 ** (0.01)	-6.50 (5.92)	1.78 (0.25)	0.24 (0.03)	0.48 (0.07)	1.74 (0.25)	2.73 (0.39)
4	0.31 (0.17)	-0.04 *** (0.01)	0.03 ** (0.01)	-6.28 (6.00)	1.83 (0.25)	0.24 (0.03)	0.48 (0.07)	1.89 (0.26)	2.81 (0.39)
8	0.37 * (0.16)	-0.05 *** (0.01)	0.02 ** (0.01)	-5.41 (5.94)	2.03 (0.25)	0.38 (0.05)	0.44 (0.05)	2.46 (0.31)	2.73 (0.34)
9	0.44 * (0.17)	-0.05 *** (0.01)	0.02 ** (0.01)	-5.19 (6.22)	2.12 (0.24)	0.57 (0.07)	0.38 (0.04)	2.71 (0.31)	3.00 (0.34)
10	0.51 ** (0.18)	-0.05 *** (0.01)	0.03 * (0.01)	-4.98 (6.60)	2.18 (0.23)	0.80 (0.08)	0.31 (0.03)	2.95 (0.31)	3.40 (0.35)
11	0.60 ** (0.20)	-0.05 *** (0.01)	0.03 ** (0.01)	-4.80 (7.06)	2.22 (0.21)	1.05 (0.10)	0.22 (0.02)	3.20 (0.30)	3.92 (0.37)
12	0.69 ** (0.21)	-0.06 *** (0.01)	0.04 *** (0.01)	-4.63 (7.69)	2.23 (0.19)	1.30 (0.11)	0.12 (0.01)	3.47 (0.29)	4.73 (0.40)

S, 性別(オス); *BD*, 出生日; *W*, 母ウマの体重; *IC*, 血縁関係; *D*, 母ウマの影響; *Y*, 出生年; *A*, 母ウマの年齢; *S*, 父ウマの影響; , 残差; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$

表2-3. 生時胸囲および各月齢における胸囲推定値（第I章のモデル6を用いて）に対する母ウマの影響, 父ウマの影響, 各環境要因の分析結果

月齢	固定効果の推定値 (SE)				ランダム効果の推定値 (全分散に対する比)				
	<i>S</i>	<i>BD</i>	<i>W</i>	<i>IC</i>	<i>D</i>	<i>Y</i>	<i>A</i>	<i>S</i>	
0	-0.27 (0.25)	0.00 (0.01)	0.01 (0.01)	7.17 (9.01)	4.70 (0.32)	0.87 (0.06)	1.62 (0.11)	1.24 (0.08)	6.33 (0.43)
1	-0.31 (0.17)	-0.03 *** (0.01)	0.03 *** (0.01)	0.00 (6.01)	2.65 (0.34)	0.47 (0.06)	0.73 (0.09)	1.11 (0.14)	2.77 (0.36)
2	-0.50 * (0.21)	-0.04 *** (0.01)	0.04 *** (0.01)	-1.02 (7.74)	4.14 (0.33)	0.72 (0.06)	0.95 (0.08)	2.13 (0.17)	4.61 (0.37)
3	-0.62 * (0.24)	-0.06 *** (0.01)	0.04 *** (0.01)	-2.25 (8.86)	5.11 (0.31)	1.02 (0.06)	1.12 (0.07)	3.03 (0.19)	6.05 (0.37)
4	-0.69 * (0.26)	-0.07 *** (0.01)	0.04 *** (0.01)	-3.56 (9.41)	5.45 (0.31)	1.35 (0.07)	1.21 (0.07)	3.63 (0.20)	6.83 (0.37)
8	-0.35 (0.26)	-0.12 *** (0.01)	0.04 ** (0.01)	-8.41 (9.36)	4.28 (0.22)	3.76 (0.19)	1.01 (0.05)	3.80 (0.19)	6.82 (0.35)
9	-0.15 (0.26)	-0.13 *** (0.01)	0.03 ** (0.01)	-9.56 (9.47)	4.10 (0.20)	4.61 (0.23)	0.90 (0.04)	3.80 (0.19)	7.00 (0.34)
10	0.02 (0.27)	-0.13 *** (0.01)	0.03 ** (0.01)	-10.25 (9.63)	4.02 (0.19)	5.28 (0.25)	0.75 (0.04)	3.78 (0.18)	7.27 (0.34)
11	0.17 (0.27)	-0.13 *** (0.01)	0.04 ** (0.01)	-10.39 (9.84)	4.10 (0.19)	5.59 (0.26)	0.59 (0.03)	3.69 (0.17)	7.61 (0.35)
12	0.27 (0.28)	-0.13 *** (0.01)	0.04 *** (0.01)	-9.81 (10.25)	4.52 (0.20)	5.44 (0.25)	0.40 (0.02)	3.54 (0.16)	8.30 (0.37)

S, 性別(オス); *BD*, 出生日; *W*, 母ウマの体重; *IC*, 血縁関係; *D*, 母ウマの影響; *Y*, 出生年; *A*, 母ウマの年齢; *S*, 父ウマの影響; , 残差; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$

表2-4. 生時管囲および各月齢における管囲推定値（第I章のモデル6を用いて）に対する母ウマの影響, 父ウマの影響, 各環境要因の分析結果

月齢	固定効果の推定値 (SE)				ランダム効果の推定値 (全分散に対する比)				
	<i>S</i>	<i>BD</i>	<i>W</i>	<i>IC</i>	<i>D</i>	<i>Y</i>	<i>A</i>	<i>S</i>	
0	0.181 *** (0.045)	-0.008 *** (0.002)	0.003 (0.002)	-0.672 (1.564)	0.032 (0.10)	0.018 (0.06)	0.005 (0.02)	0.062 (0.19)	0.213 (0.64)
1	0.224 *** (0.023)	-0.004 *** (0.001)	0.002 (0.001)	-0.672 (1.564)	0.039 (0.21)	0.015 (0.08)	0.006 (0.03)	0.075 (0.40)	0.054 (0.28)
2	0.260 *** (0.025)	-0.004 *** (0.001)	0.002 (0.001)	-0.686 (0.928)	0.056 (0.20)	0.029 (0.11)	0.008 (0.03)	0.115 (0.42)	0.066 (0.24)
3	0.284 *** (0.027)	-0.003 ** (0.001)	0.002 (0.001)	-0.782 (0.998)	0.066 (0.20)	0.039 (0.12)	0.009 (0.03)	0.138 (0.42)	0.076 (0.23)
4	0.297 *** (0.027)	-0.003 * (0.001)	0.002 (0.001)	-0.877 (1.026)	0.068 (0.20)	0.043 (0.13)	0.009 (0.02)	0.145 (0.42)	0.081 (0.23)
8	0.311 *** (0.028)	-0.012 *** (0.001)	0.002 (0.001)	-1.382 (1.010)	0.054 (0.18)	0.049 (0.16)	0.006 (0.02)	0.112 (0.37)	0.079 (0.26)
9	0.322 *** (0.029)	-0.012 *** (0.001)	0.001 (0.001)	-1.597 (1.039)	0.052 (0.17)	0.057 (0.18)	0.005 (0.02)	0.113 (0.36)	0.084 (0.27)
10	0.343 *** (0.030)	-0.011 *** (0.001)	0.002 (0.001)	-1.762 (1.090)	0.056 (0.16)	0.065 (0.19)	0.005 (0.01)	0.128 (0.37)	0.093 (0.27)
11	0.377 *** (0.032)	-0.010 *** (0.001)	0.002 (0.001)	-1.896 (1.174)	0.069 (0.16)	0.076 (0.18)	0.005 (0.01)	0.164 (0.39)	0.108 (0.26)
12	0.427 *** (0.037)	-0.010 *** (0.002)	0.003 (0.002)	-1.987 (1.339)	0.095 (0.17)	0.096 (0.17)	0.006 (0.01)	0.238 (0.41)	0.140 (0.24)

S, 性別(オス); *BD*, 出生日; *W*, 母ウマの体重; *IC*, 血縁関係; *D*, 母ウマの影響; *Y*, 出生年; *A*, 母ウマの年齢; *S*, 父ウマの影響; , 残差; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$

第Ⅲ章 生後 40 日間における授乳行動および母子間距離 と子ウマの日増体量の関係

3.1 緒論

HKD の管理体制では、子ウマの身体測定を個体ごとあるいは特定の日齢で実施することは管理者にとって負担となる。また、測定時に生産者に危険が生じるリスクもある。ところで、HKD 子ウマは出生後母ウマと一緒に飼育され、離乳まで補助給餌は行われていない。そのため、子ウマの初期の成長は母ウマによる世話に依存する。また、Ⅱ章では、母性効果が子ウマの離乳前の体重、体高、胸囲に影響を与えていることが明らかとなった。よって、母ウマの世話における行動特性は HKD 子ウマの育成管理の中で子ウマの成長の指標になる可能性がある。

そこで本研究では、以下の仮説に基づき、母ウマの世話における行動特性として、授乳行動と母子間距離に着目し、それぞれと子ウマの日増体量の関係を分析した。これらを母ウマの世話における行動特性として採用した理由を次に説明する。

まず、授乳行動について、サラブレッド種の生後 1 週間において、授乳行動と子ウマの体重増加の間に負の相関関係があることが報告されている

(Ninomiya *et al.*, 2021)。生後 16 週間においても、授乳回数と子ウマの日増体量の間に正の相関関係があることが報告されている (Kusunose & Sawazaki, 1984a)。また、母子間のエネルギー葛藤仮説において、授乳を母ウマから終了させることはとても重要な意味を持ち (Bartošová *et al.*, 2011)、授乳行動が最も頻繁で最も長く発生する時期に観察される (Crowell-Davis, 1985)。したがって、この時期における母ウマ終了授乳行動と子ウマの成長の

間に正の相関関係がある可能性が予測される。一方で、授乳を子ウマから終了させることは子ウマが十分なミルクを摂取した可能性があり (Ninomiya *et al.*, 2021), その子ウマは母乳の摂取量に短時間および少ない回数で満足でき、高い吸乳能力を持つことを意味している可能性も考えられる。すなわち、子ウマ終了授乳行動と子ウマの成長の間に負の相関関係がある可能性が予測される。以上のことから本研究では子ウマ終了、母ウマ終了、または両方を含めた全授乳行動の3つに分け、分析した。

次に、母子間距離について、母ウマは子ウマが横臥位で休息する際、子ウマの横に立つという特徴がある (McGreevy, 2012)。その特徴を表す母子間距離は子ウマの成長とともに延長するとされる (Tyler, 1972)。また、生後3週齢から6ヵ月齢の間において、母子間距離は授乳間隔と正の相関関係があることが報告されている (Kusunose & Sawazaki, 1984b)。すなわち、生後3週後において、母子間距離が長ければ長いほど、授乳回数が少ない可能性がある。したがって、母子間距離も子ウマの成長の指標となる可能性が考えられる。なお、本研究の母子間距離は、子ウマが伏臥位あるいは横臥位休息中の値を採用した。なぜなら、上記の研究の母子間距離は、子ウマが活動した時のものであり、成長に伴う子ウマの遊戯行動の増加を表している可能性があるためであった (Kusunose & Sawazaki, 1984b)。また、個体間の親密さの指標として2馬身以内に近接する割合が設定されているため (Cameron *et al.*, 2009)、子ウマの伏臥位・横臥位休息中の母子間距離が2馬身以内の割合を算出することとした。

調査期間は生後40日間とした。なぜなら、子ウマは出生初日から草を口に入れる行動が観察され、その回数が日齢とともに増加し、生後5~6週齢まで1時間当たりの摂食時間が15.3分になる (Tyler, 1972) こと、また、母ウマの

乳量も分娩後約 1～3 か月でピークに達すること (Doreau & Boulot, 1989) が報告されており, その期間における子ウマの成長と生存は主に母乳の摂取量に依存することが推測される.

3.2 材料と方法

3.2.1 供試個体

静内研究牧場において 2019 年に出生した 22 頭の HKD 子ウマ (オスが 14 頭, メスが 8 頭) とその母ウマを調査対象とした. なお, 1 頭の子ウマが生後 10 日に原因不明で死んだため分析から除外した. 母ウマの年齢は 7～23 歳, 産歴数は 1～17 回であった.

3.2.2 管理方法および体重測定

子ウマは 2019 年 5 月 7 日から 6 月 21 日にかけて放牧地で出生した. 分娩後, 母子は別の放牧地に移され, そこで他の母子グループおよび子ウマのいない繁殖牝馬とともに群飼された. 給餌は, 調査期間 (2019 年 5 月 8 日～7 月 22 日) 中に行われず, 放牧地の牧草のみで飼養した. 移牧は, 放牧地の草量を考慮し約 1 か月間単位で行い, 調査期間中に 3 つの放牧地を利用した. 水と鉱塩は放牧地で自由に摂取できるようにした. 水は川水であった. また, 次年の繁殖のため, 2019 年 6 月 1 日から 7 月 1 日まで, 1 頭の種ウマを母子グループに放し, 放牧地で群飼し, 自然交配を実施した.

子ウマの体重は出生日に個別に測定し, それ以降は約 1 カ月ごとの間隔で全頭をまとめて同時に測定した.

3.2.3 行動観察

行動観察日は出生日を 0 日目とし, 生後 1 と 2 日目, 5 と 6 日目, 10 と 11 日目, 20 と 21 日目, 30 と 31 日目, 40 と 41 日目, と連続する 2 日間に設定した. なお, 天候が行動に影響する可能性を考慮し, 雨天時には観察を実施しな

った。この場合は観察日を設定日から前後1日ずらし、観察を行った。また、観察日1日あたりの観察対象個体を最大3頭とした。3頭を超える場合は観察日を設定日から前後1日ずらした場合もあった。

母子の行動は個体追跡法により直接観察で記録した。観察は各観察日の朝、昼、夕に1時間ずつ実施した。観察項目は授乳行動、母子間距離、母ウマの行動であった。授乳行動の定義は、子ウマの鼻が母の乳房に接触したら授乳開始、子ウマの鼻が母ウマの乳房から離れたら授乳終了とし、連続記録法により記録した。その際、母子どちらが授乳を終了させたかも記録した。子ウマが自ら乳房から離れた場合を子ウマ終了、母ウマが移動や足上げなどして授乳を終了させた場合を母ウマ終了とした。母子間距離は、母子の体の一番近い部分同士の間を瞬間サンプリング法で1分おきに記録した。母子間距離の記録の単位はmで、5mまでは0.5mごとに、6mから20mまでは1mごとに、それ以降の距離は20m以上として記録した。母ウマの行動は摂食、身繕い、移動、鉍塩の摂取、飲水、その他に分類し、母子間距離と同時に瞬間サンプリング法で1分おきに記録した。

3.2.4 分析方法

3.2.4.1 行動データの集計

授乳行動および母子間距離のデータは、連続する二つの観察日ごとに集計し、連続する二つの観察日の前の日のデータとして集計した。例えば、1と2日目の場合は1日目のデータ、4と5日目の場合は4日目のデータとして集計した。なお、1頭の観察日は生後5日目と7日目の連続しない2日間であったため、その個体を生後1週間の分析から除外した。授乳行動については、子ウマ終了、母ウマ終了、または両方を含めた全授乳行動の3つに分け、それぞれの1時間あたりの持続時間と回数を計算した。母子間距離については、HKD母ウマの1

馬身が約 2m であるため、子ウマの伏臥位あるいは横臥位休息中の母子間距離が 4m 以内の割合 (DPW4FR) を計算した。なお、生後 40 日間において、母子同時休息中の母子間距離が 4m 以内の割合の平均値は $98.94 \pm 2.21\%$ ($91.83 \sim 100\%$, $n=21$) であったため、母子が同時に休息した母子間距離を分析から除外した。

3.2.4.2 日増体量の算出

本研究において、子ウマの体重は出生日に個別に測定し、それ以降は約 1 カ月ごとの間隔で全頭をまとめて同時に測定した。そのため、子ウマの生後 1 週目や 10 日目などの特定の月齢における日増体量の算出は困難であった。そこで、子ウマの行動データを集計した月齢における日増体量を次のように計算した。なお、計算には、21 頭の離乳 (離乳月齢は 4.5~5.7) までの体重測定値 (1 頭当たり 6 個計 126 個) を用いた。

まず、これらの体重データを以下の 3 種の方程式を仮定した線形混合モデル (I 章のモデル 1~3) に当てはめ、モデルを比較し、体重変化の説明に最良な成長曲線を求めた。

$$\text{モデル 1: } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + e_{ij} \text{ (直線回帰) ,}$$

$$\text{モデル 2: } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + Y_{20} \text{月齢}_{ij}^2 + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + u_{2j} \text{月齢}_{ij}^2 + e_{ij} \text{ (2次式回帰) ,}$$

$$\text{モデル 3: } Y_{ij} = Y_{00} + Y_{10} \text{月齢}_{ij} + Y_{20} \text{月齢}_{ij}^2 + Y_{30} \text{月齢}_{ij}^3 + u_{0j} + u_{1j} \text{月齢}_{ij} + u_{2j} \text{月齢}_{ij}^2 + u_{3j} \text{月齢}_{ij}^3 + e_{ij} \text{ (3次式回帰) ,}$$

ここで、 Y_{ij} は子ウマ j の月齢 i における体重測定値を示した。 Y_{00} は切片であり、出生日におけるすべての子ウマの体重の平均値を示した。 Y_{10} , Y_{20} , Y_{30} は回帰係数であり、月齢に関する線形、2 次、3 次効果によるすべての子ウマの体

重の平均変化を示した。 u_{0j} , u_{1j} , u_{2j} , u_{3j} , e_{ij} は誤差項であり、以下の正規分布 (N) に従う。 $e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2)$, $u_j = [u_{0j}, u_{1j}, \dots, u_{kj}]^T \sim N(0, \Omega_u)$,

$$\text{ここで, } \Omega_u = \begin{bmatrix} \sigma_{u_0}^2 & \sigma_{u_{01}} & \dots & \sigma_{u_{0k}} \\ \sigma_{u_{01}} & \sigma_{u_1}^2 & \dots & \sigma_{u_{1k}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{u_{0k}} & \sigma_{u_{1k}} & \dots & \sigma_{u_k}^2 \end{bmatrix} \quad (k = 0, 1, 2, 3).$$

なお、体重測定日における月齢について、誕生日を 0 カ月齢とし、その後の月齢は誕生日からの経過日数を 30 で割って算出した。

各個体の出生から離乳までの成長曲線は R version 4.0.4 (Team, R. C., 2021) の線形混合モデル推定関数 `lmer` を用いて推定した。モデルの比較は AIC と BIC によって行った。

次に、各日齢（行動データの集計した日齢）の日増体量は、最適成長曲線として求められた方程式を月齢について一階微分した後 30 で割って算出した。例えば、最も望ましいモデルの方程式が 3 次式回帰式である場合、子ウマ j の月齢 i における日増体量は以下の方程式を用いて算出した。

$$\text{方程式 1: 日増体量}_{ij} = [(\beta_0 + \beta_1 j) + \beta_2 (\text{日齢}_{ij}) + \beta_3 (\text{日齢}_{ij})^2] / 30,$$

3.2.4.3 日増体量と各授乳行動および DPW4FR の相関関係の分析

3.2.4.1 と 3.2.4.2 で算出したデータを用い、生後 40 日間の期間を生後 1 週間と生後 10~40 日に分けて、日増体量と各授乳行動および DPW4FR の相関関係を次のように分析した。

まず、各個体の各期間における日増体量、各授乳行動の持続時間と回数、DPW4FR の平均値は以下の線形混合モデル (R version 4.0.4) 推定関数 `lmer` を用いて推定した。

$$\text{モデル 4: } Y_{ij} = (\beta_0 + \beta_1 j) + \beta_2 (\text{日齢}_{ij} - \overline{\text{日齢}}) + \beta_3 (\text{性別}_j - \overline{\text{性別}}) + e_{ij},$$

このモデルは説明変数（共変量：日齢，性別）の影響を統制した上で，個体ごとの効果を推定した．ここで， Y_{ij} は子ウマ j の日齢 i における各授乳行動の持続時間と回数，DPW4FR を示した． γ_{00} は調整済み全平均， γ_j （個体の効果）は子ウマ j の各項目の平均値の調整済み全平均（ γ_{00} ）からの乖離を示した． γ_1 は子ウマの日齢（3.2.4.1の方法で集計した観察日）に対する1次回帰係数， γ_2 は子ウマの性別に対する1次回帰係数（各項目の雄雌間差あるいはオスの効果）を示した． u_{0j} ， e_{ij} は誤差項であり，以下の正規分布（ N ）に従う． $u_{0j} \sim N(0, \sigma_{u_0}^2)$ ， $e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2)$ ．なお，本研究でメスを0，オスを1とした．また，説明変数（共変量：日齢，性別）の影響の統制について，子ウマの日齢に対して $(Age_{ij} - \overline{Age_{..}})$ ，性別に対して $(S_j - \overline{S})$ の処理を行い，共変量（説明変数）とした．

次に，関数 `ranef` を用いて， γ_{00} および u_{0j} から各個体の各期間における日増体量，各授乳行動の持続時間と回数，DPW4FR の平均値を計算した．

最後に，日増体量と各授乳行動および DPW4FR の相関関係について，スピアマンの順位相関係数を算出し，相関の有意差検定を行った．

3.3 結果

3.3.1 日増体量

子ウマの出生から離乳までの体重変化を表す成長曲線を推定した3つのモデルの推定値および情報量基準によるモデル比較の結果を表3—1に示した．3次式回帰モデルは，AIC と BIC が他のモデルと比較して低かったため，最良なモデルとして選択された．3次式回帰モデルの切片および各回帰係数はいずれも統計学的に有意であった（ $p < 0.001$ ）．方程式1から算出した子ウマの生後40日間の日増体量の変化を図3—1に示した．

3.3.2 日増体量と各授乳行動および DPW4FR の相関関係

生後 40 日間の日齢に応じて観察された各授乳行動の持続時間および回数と DPW4FR を図 3—2～3—5 に示した。また、生後 1 週間と生後 10～40 日の各期間における子ウマの日増体量、各授乳行動の平均持続時間と回数、DPW4FR の平均値の分析結果を表 3—2 および表 3—3 に示した。

生後 1 週間において、全授乳持続時間は長くなればなるほど日増体量が小さくなる傾向が見られた（相関係数 = -0.43 , $p=0.058$, 図 3—6）。子ウマ終了授乳持続時間と日増体量の間には有意な負の相関関係が認められた（相関係数 = -0.49 , $p=0.028$, 図 3—7）。また、子ウマ終了授乳回数と日増体量の間にも有意な負の相関関係が認められた（相関係数 = -0.53 , $p=0.017$, 図 3—7）。他の項目と日増体量の間には有意な相関関係が認められなかった。生後 10～40 日間において、DPW4FR と日増体量の間には有意な負の相関関係が認められた（相関係数 = -0.47 , $p=0.031$, 図 3—6）。他の項目と日増体量の間には有意な相関関係が認められなかった。

3.4 考察

本研究では、子ウマの出生から離乳までの体重変化に適合する成長曲線の最良なモデルとして 3 次式回帰式が選択された。3 次式回帰モデルによる成長曲線の推定は、サラブレット種でも報告されている (Morel *et al.*, 2007)。本研究で選択されたモデルから子ウマの日増体量を推定し、授乳行動と母子間距離との相関を分析した。

授乳行動については、生後 1 週間において、全授乳持続時間は長くなればなるほど日増体量が小さくなる傾向が見られ、子ウマ終了授乳持続時間および回数は日増体量と負の相関関係を示した。この期間におけるその他の授乳行動お

よび生後 10～40 日における全授乳行動と日増体量との相関関係は見られなかった。先行研究において、Cameron (1998) は、授乳行動が子個体ウマの母乳摂取量を正確に表していない可能性を指摘し、実際にウマでも、授乳行動が子ウマの体重増加の指標にならないことが報告されている (Cameron *et al.*, 1999 ; Ninomiya *et al.*, 2021)。授乳行動と子ウマの体重増加に関係が見られない理由として、母ウマの泌乳能力、子ウマの吸乳能力、母ウマの産歴などが交絡要因となっていることが指摘されている (Cameron, 1998)。そのうち、子ウマの吸乳能力について、その変化は授乳行動に影響を与える要因の一つであり (Cameron, 1998)、成長とともに上達することが示唆されている (Carson & Wood-Gush, 1983)。また、子ウマの母乳の摂取量は生後 1 週間以降に増加することも報告されている (Ofteidal *et al.*, 1983)。本研究においても、各授乳行動の平均持続時間と回数は生後 1 週間で高く (Y_{00} , 表 3—2)、生後 10～40 日で低かった (Y_{00} , 表 3—3)。生後 10～40 日においても日齢の増加に伴い有意に減少した (Y_{10} , 表 3—3)。これは、子ウマは短時間かつ同回数の摂取で十分な量の母乳を摂取している可能性を示唆している。また、生後 1 週間の子ウマ終了授乳行動に関する結果は、本研究の予測と一致し、日増体量が大きい子ウマは吸乳能力が高く、母乳の摂取量に短時間および少ない回数で満足しているかもしれない。おそらく、生後 1 週間以内では、吸乳能力の低い子ウマほど、吸乳に時間かかるうえ、少量の母乳しか摂取できなかった。したがって、子ウマ終了授乳行動と日増体量の間に負の相関関係がみられた可能性が考えられた。そして、それ以降は子ウマの吸乳能力が上達したことにより、その関係は見られなくなったのかもしれない (Ninomiya *et al.*, 2021)。生後 1 週間における授乳行動と日増体量の関係に関するもう一つの可能性として母ウマの泌乳能力が挙げられる (Cameron, 1998)。ウマにおいて、母ウマの乳量は分娩後約 1～3 か月でピークに達する

(Doreau & Boulot, 1989) . したがって、生後 1 週間以降、母ウマの泌乳能力は上達すると予測され、泌乳能力の低い母ウマの子ウマが少量の母乳しか摂取できず、吸乳に時間がかかった可能性が考えられる.

母子間距離については、生後 1 週間において日増体量との相関関係は認められなかった. この理由として、この期間の DPW4FR の平均値は 92.08%であり、子ウマが伏臥位あるいは横臥位休息中に母ウマはほとんど子ウマの横にいたこと、そのバラつきも小さかった ($\sigma_{u_0}^2$, 表 3—2) ことが原因と考えられる. 一方、生後 10 から 40 日の間では、DPW4FR と日増体量の間には有意な負の相関関係が認められた. なお、この期間における、子ウマが伏臥位あるいは横臥位休息中の母ウマの行動の記録から各行動の平均時間割合を算出したところ、98.23%が摂食、0.73%身繕い、0.86%が移動、0.16%が鉍塩の摂取、0.02%が飲水であった. すなわち、日増体量の大きい子ウマの母ウマは、子ウマが伏臥位あるいは横臥位休息中に子ウマから離れて摂食していたと言える. 母子間距離は、子ウマの成長とともに長くなることが報告されている (Tyler, 1972) . 本研究においても、生後 40 日間において DPW4FR は日齢の増加に伴い有意に減少した (Y_{10} , 表 3—2, 3—3) . すなわち、同じ期間で分析したとしても、子ウマの日増体量が大きい場合、子ウマが成長している分、その母子組の母子間距離が長くなるのかもしれない. その理由に関しては更に調査する必要があると考えられた.

本研究では、生後 1 週間において、全授乳持続時間は長くなればなるほど日増体量が小さくなる傾向が見られ、子ウマ終了授乳持続時間および回数は日増体量と負の相関関係を示した. 母ウマ終了授乳行動は日増体量と相関関係を示さなかった. また生後 10~40 日間において、DPW4FR と日増体量の間には有意な負の相関関係が認められた. すなわち、これらの結果から、母ウマの世話における行動特性は母ウマの投資量の指標として評価することが困難であると考

えられる。しかし、子ウマの日増体量と負の相関関係を示した生後 1 週間の子ウマ終了授乳行動および生後 10～40 日間の DPW4FR は HKD 子ウマ育成管理において、子ウマの成長を評価する指標になると考えられる。例えば、ビデオカメラを用いて子ウマから終了する授乳行動の回数および持続時間を記録し、それらを用いて子ウマの成長を評価すること、GPS および加速度センサーにより母子の行動および母子間距離を記録し、それらを用いて子ウマの成長を評価すること、が複数の観点から子ウマの発育を評価するには有利である。

表3-1. 21頭のHKD子ウマの出生から離乳までの体重データに当てはめた3つのモデルの分析結果

	直線回帰 推定値 (SE)	2次回帰式 推定値 (SE)	3次回帰式 推定値 (SE)
固定効果			
	42.44(1.40) ***	37.17(1.05) ***	35.02(0.86) ***
	24.24(0.49) ***	32.54(0.18) ***	41.90(1.86) ***
		-1.65(0.18) ***	-6.58(0.72) ***
			0.63(0.08) ***
ランダム効果			
	19.70	9.37	7.63
	7.23	12.44	15.40
		-1.46	-3.60
			0.30
	2.65	16.52	42.06
		-1.94	-12.22
			1.07
		0.24	4.02
			-0.36
			0.03
	45.64	19.48	9.36
AIC	901.45	823.87	779.50
BIC	918.47	852.23	822.05

は切片であり，出生日におけるすべての子ウマの体重の平均値を示した， $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3$ は回帰係数であり，月齢に関する線形，2次，3次効果によるすべての子ウマの体重の平均変化を示した。 $u_{0j}, u_{1j}, u_{2j}, u_{3j}, e_{ij}$ は誤差項であり，以下の正規分布 (N) に従う。

$$e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2), \quad u_j = [u_{0j}, u_{1j}, \dots, u_{kj}]^T \sim N(0, \Omega_u), \quad \Omega_u = \begin{bmatrix} \sigma_{u_0}^2 & \sigma_{u_{01}} & \dots & \sigma_{u_{0k}} \\ \sigma_{u_{01}} & \sigma_{u_1}^2 & \dots & \sigma_{u_{1k}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{u_{0k}} & \sigma_{u_{1k}} & \dots & \sigma_{u_k}^2 \end{bmatrix} \quad (k = 0, 1, 2, 3)$$

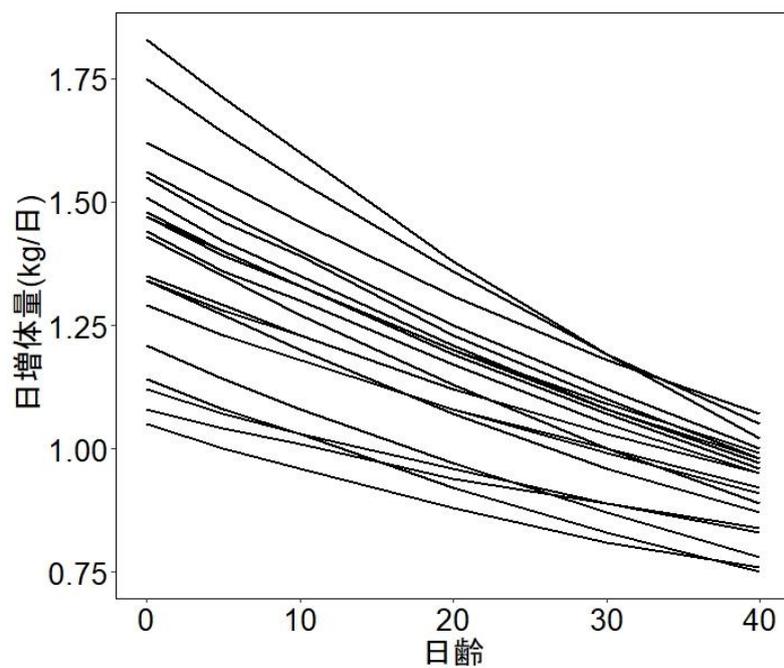


図 3—1. 方程式 1 から算出した 21 頭の HKD 子ウマの生後 40 日間の日増体量
の変化

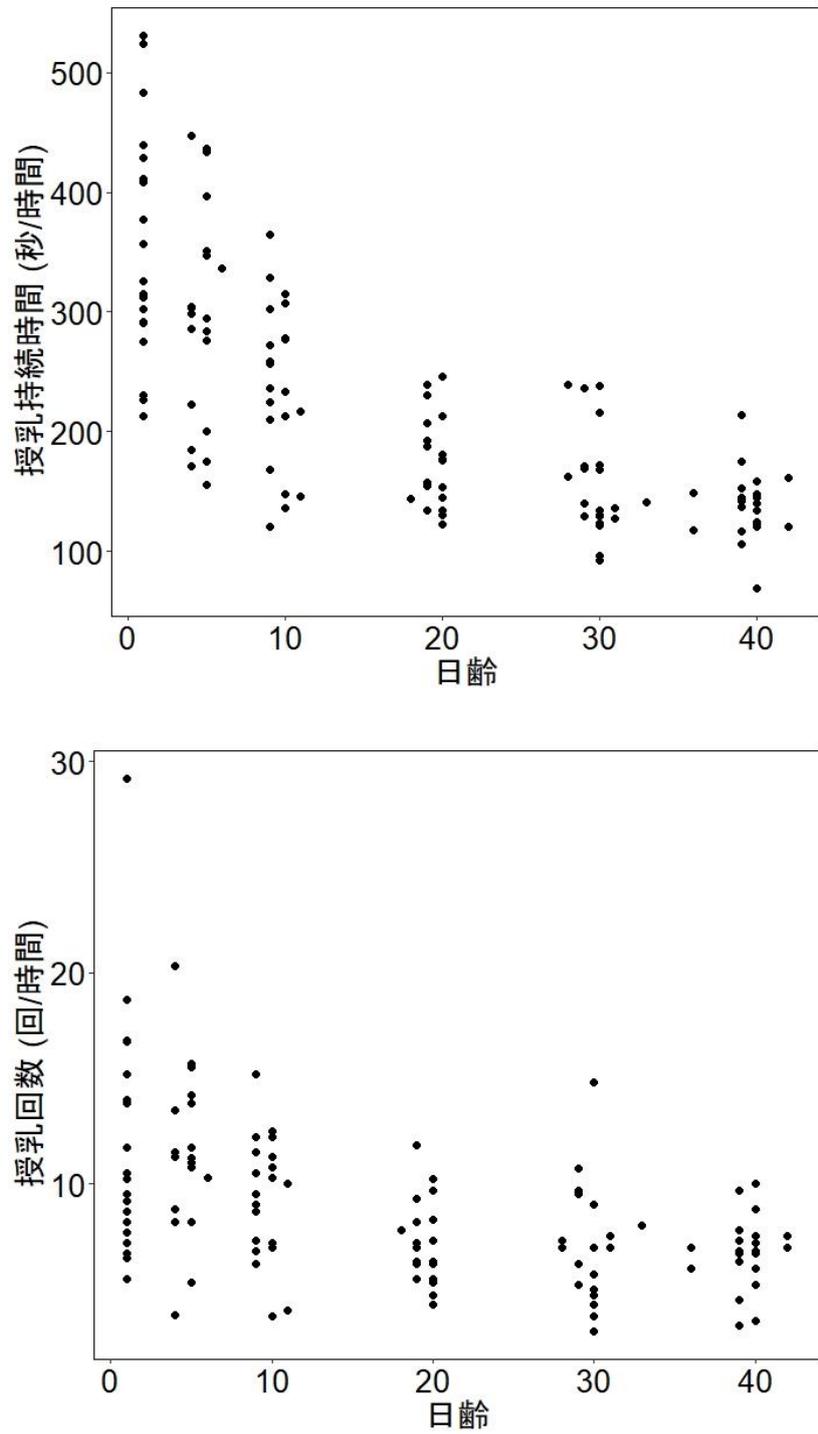


図 3—2. 子ウマの日齢に応じて観察された 1 時間当たりの授乳持続時間（上の図）と回数（下の図）.（生後 1 週間， $n = 20$ ；生後 10～40 日， $n = 21$ ）

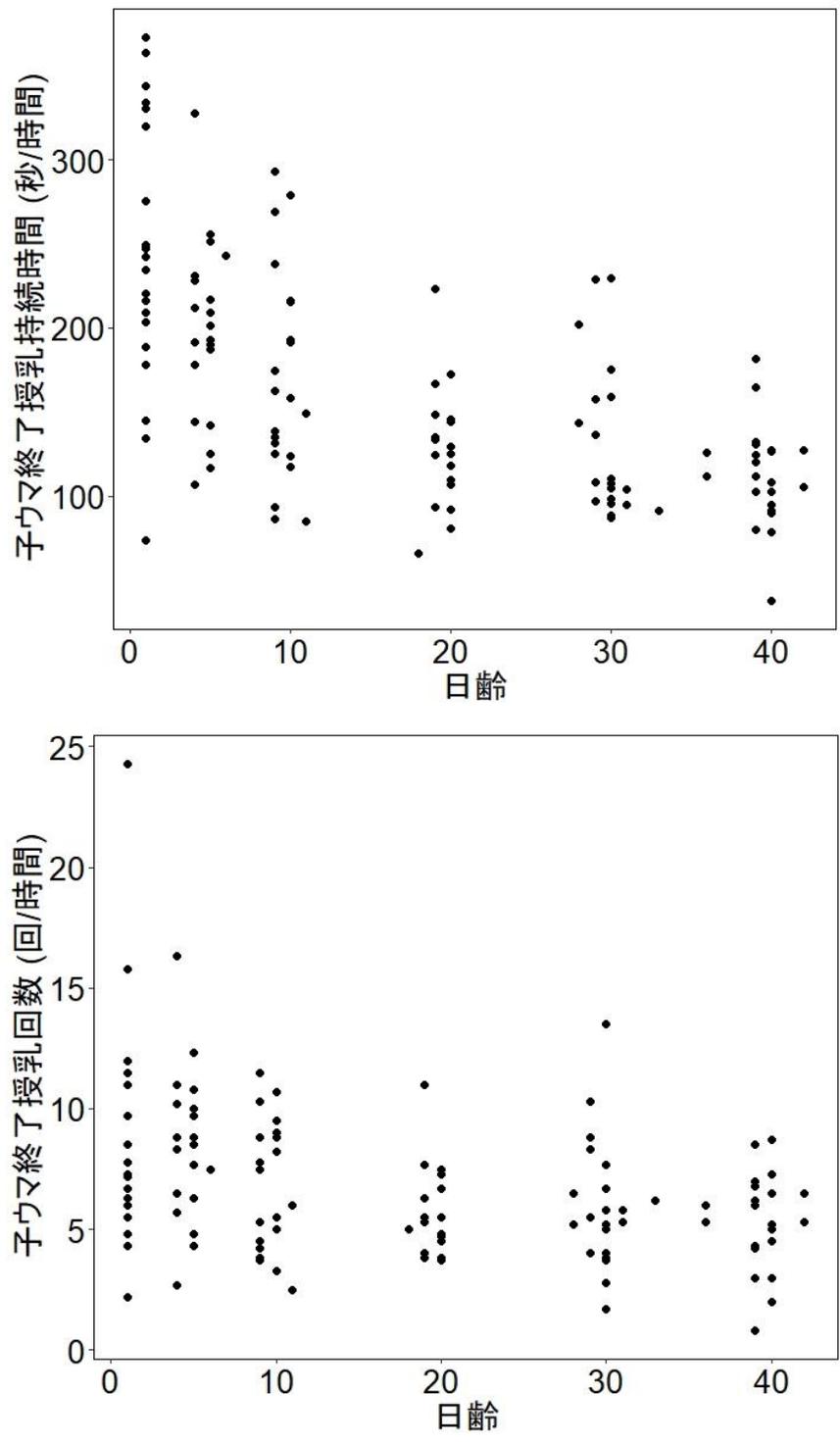


図 3—3. 子ウマの日齢に応じて観察された 1 時間当たりの子ウマ終了授乳持続時間 (上の図) と回数 (下の図). (生後 1 週間, $n = 20$; 生後 10~40 日, $n = 21$)

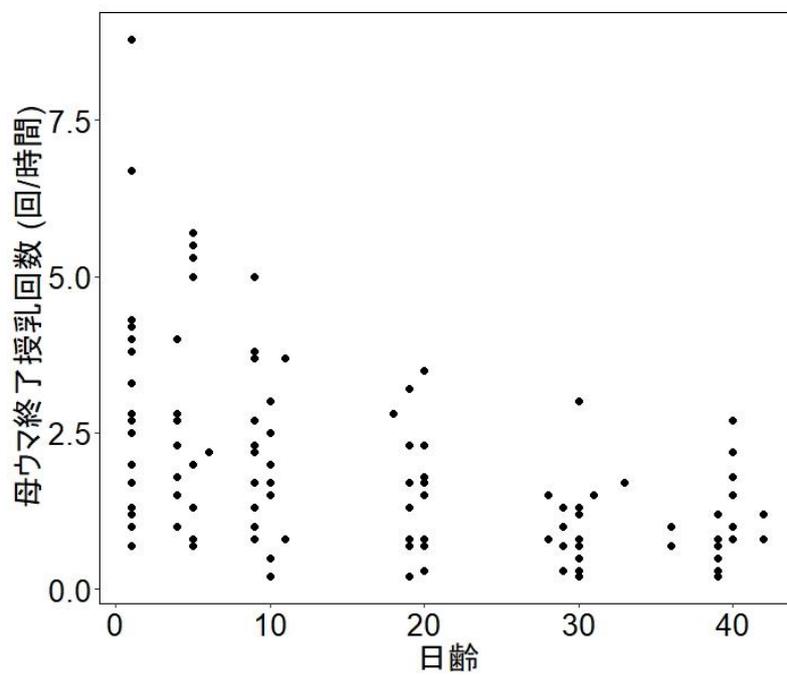
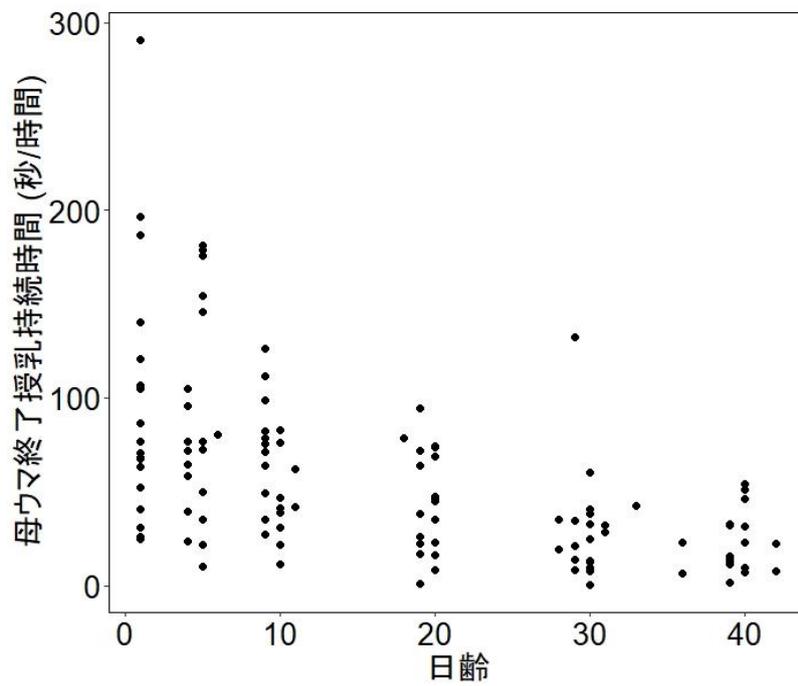


図 3—4. 子ウマの日齢に応じて観察された 1 時間当たりの母ウマ終了授乳持続時間 (上の図) と回数 (下の図). (生後 1 週間, $n = 20$; 生後 10~40 日, $n = 21$)

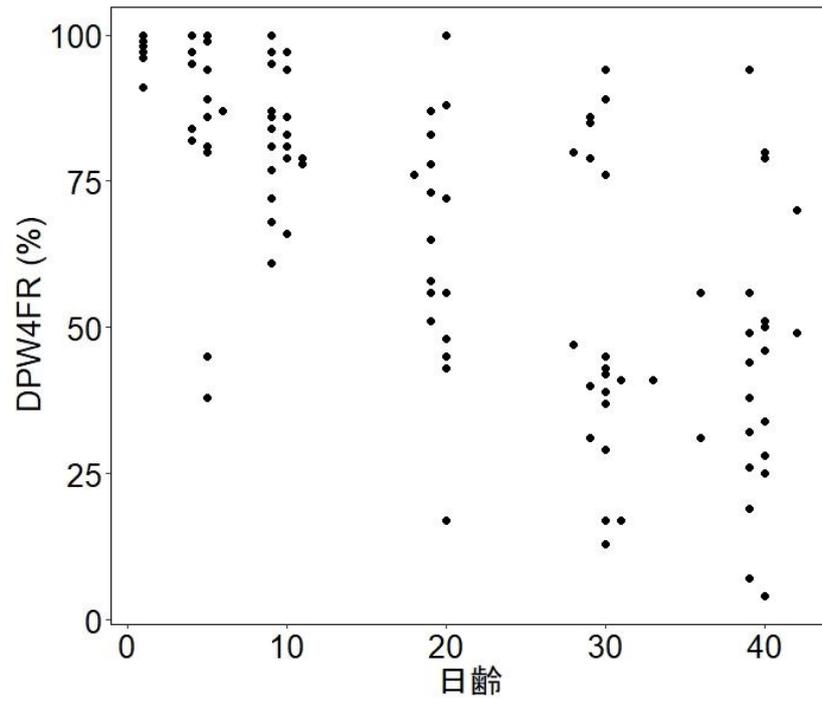


図 3—5. 子ウマの日齢に応じて観察された子の伏臥位・横臥位休息中の母子間距離が 4m 以内の割合 (DPW4FR). (生後 1 週間, n = 20 ; 生後 10~40 日, n = 21)

表3-2. 線形混合モデルによって推定された生後1週間における日増体量, 各授乳行動の持続時間および回数, 子ウマの伏臥位・横臥位休息中の母子間距離が4m以内の割合 (DPW4FR) の平均値 (n = 20).

行動と日増体量					
授乳持続時間	321.52 ^{***} (17.47)	-13.00 [*] (6.16)	-8.64 (35.67)	3484.00	5237.00
授乳回数	11.66 ^{***} (0.92)	0.005 (0.27)	0.88 (1.87)	11.95	9.80
子ウマ終了授乳持続時間	220.90 ^{***} (12.11)	-12.38 [*] (4.71)	18.95 (24.72)	1403.00	3058.00
子ウマ終了授乳回数	8.55 ^{***} (0.76)	-0.04 (0.23)	1.35 (1.55)	8.05	7.01
母ウマ終了授乳持続時間	91.37 ^{***} (10.44)	-2.03 (3.98)	-29.18 (21.31)	1084.00	2190.00
母ウマ終了授乳回数	2.73 ^{***} (0.36)	-0.005 (0.12)	-0.54 (0.74)	1.66	1.96
DPW4FR (%)	92.08 ^{***} (1.93)	-3.71 ^{***} (0.91)	0.90 (3.95)	17.41	114.87
日増体量 (kg/日)	1.37 ^{***} (0.04)	-0.01 ^{***} (0.001)	0.12 (0.08)	0.03	0.00

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$

は調整済み全平均, は子ウマの日齢に対する1次回帰係数, は子ウマの性別に対する1次回帰係数(オスの効果)を示した. u_{0j} と e_{ij} は誤差項であり, 以下の正規分布 (N) に従う.

$$u_{0j} \sim N(0, \sigma_{u_0}^2), \quad e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2).$$

表3—3. 線形混合モデルによって推定された生後10~40日における日増体量, 各授乳行動の持続時間および回数, 子ウマの伏臥位・横臥位休息中の母子間距離が4m以内の割合 (DPW4FR) の平均値 (n = 21).

行動と日増体量					
授乳持続時間	176.96 ^{***} (6.26)	-3.28 ^{***} (0.42)	4.69 (12.92)	357.50	1834.60
授乳回数	7.62 ^{***} (0.35)	-0.08 ^{***} (0.02)	0.63 (0.72)	1.60	3.85
子ウマ終了授乳持続時間	135.20 ^{***} (6.19)	-1.85 ^{***} (0.39)	7.60 (12.78)	401.00	1594.00
子ウマ終了授乳回数	5.97 ^{***} (0.37)	-0.04 [*] (0.01)	0.53 (0.76)	2.05	3.11
母ウマ終了授乳持続時間	39.09 ^{***} (3.57)	-1.27 ^{***} (0.21)	-6.33 (7.36)	144.00	485.60
母ウマ終了授乳回数	1.42 ^{***} (0.11)	-0.04 ^{***} (0.01)	-0.00 (0.24)	0.10	0.73
DPW4FR (%)	61.15 ^{***} (2.66)	-1.35 ^{***} (0.19)	-5.33 (5.50)	56.01	367.37
日増体量 (kg/日)	1.08 ^{***} (0.03)	-0.01 ^{***} (0.00)	0.07 (0.05)	0.01	0.00

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$

は調整済み全平均, は子ウマの日齢に対する1次回帰係数, は子ウマの性別に対する1次回帰係数 (オスの効果) を示した. u_{0j} と e_{ij} は誤差項であり, 以下の正規分布 (N) に従う.

$$u_{0j} \sim N(0, \sigma_{u_0}^2), e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2).$$

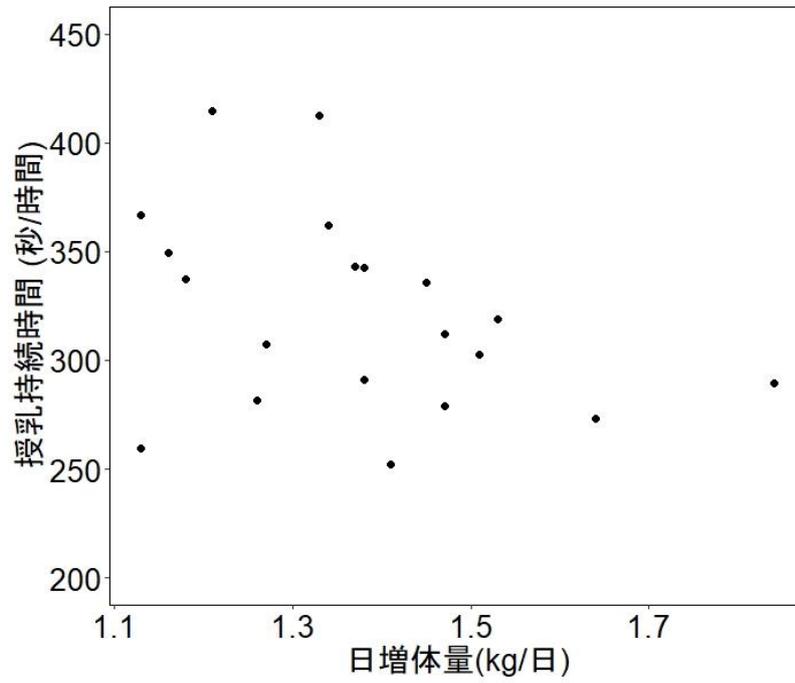


図 3—6. 生後 1 週間 (n = 20) における授乳持続時間と日増体量の関係 (相関係数は-0.43, $p = 0.058$)

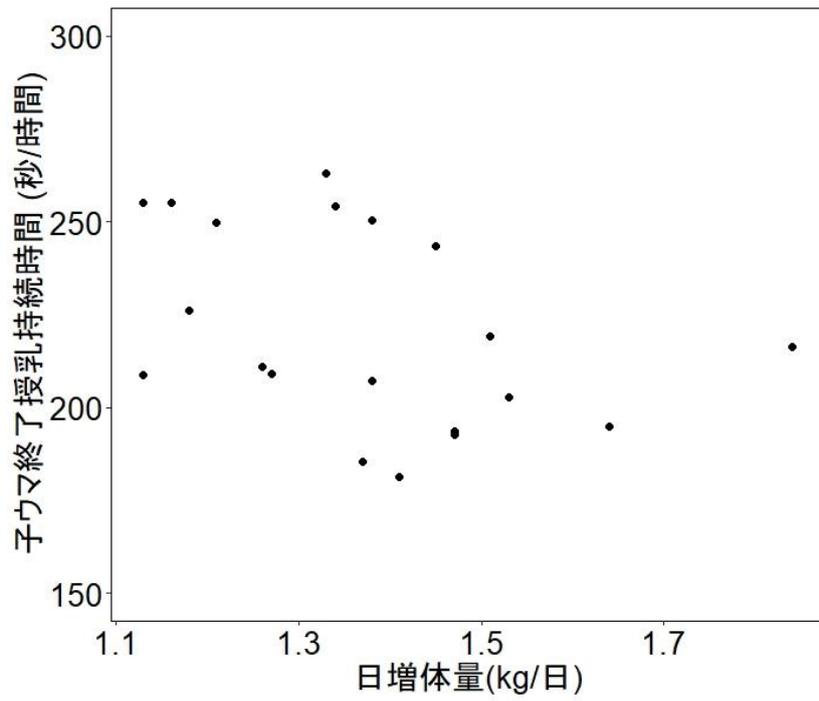


図 3—7. 生後 1 週間 (n = 20) における子ウマ終了授乳持続時間と日増体量の
 関係 (相関係数は-0.49, $p = 0.028$)

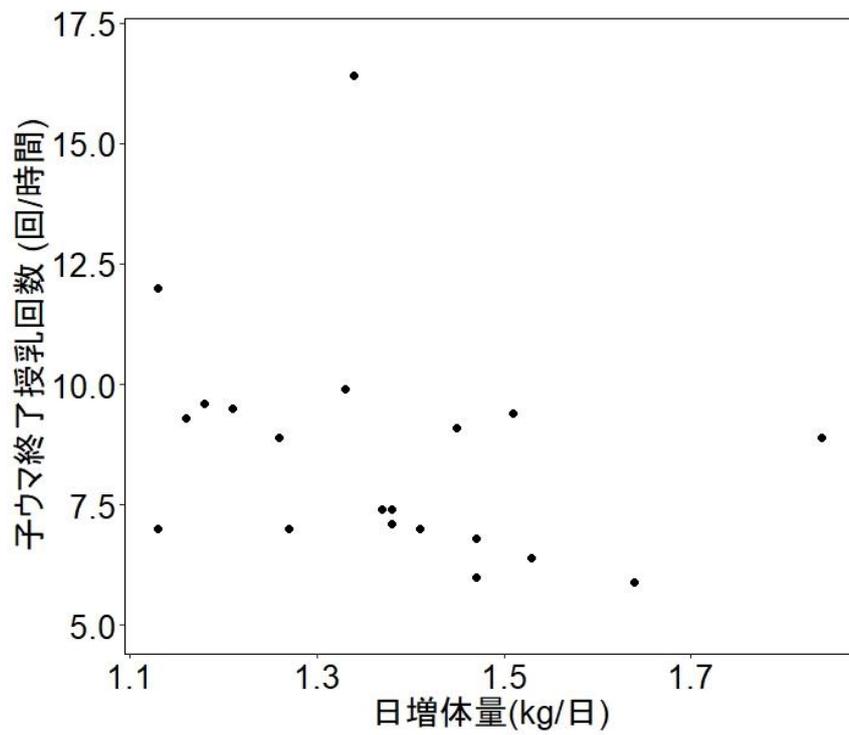


図 3—8. 生後 1 週間 (n = 20) における子ウマ終了授乳回数と日増体量の関係
(相関係数は-0.53, $p = 0.017$)

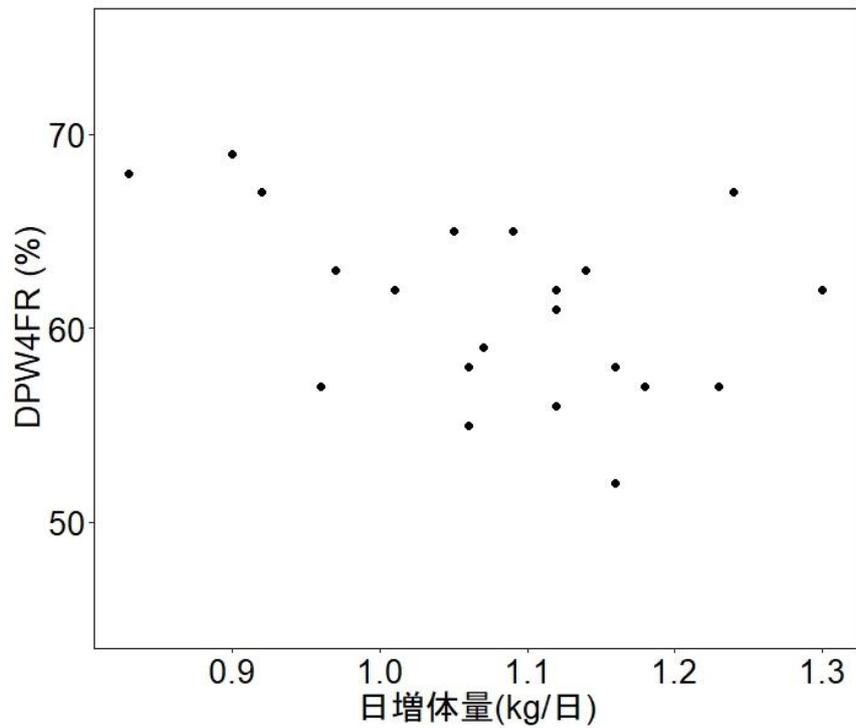


図 3—9. 生後 10～40 日 (n = 21) における子の伏臥位・横臥位休息中の母子間距離が 4m 以内の割合 (DPW4FR) と日増体量の関係 (相関係数は-0.47, $p = 0.031$)

総括

日本国内には 8 種の在来馬が残存し、その飼養頭数は減少の一途をたどっている。その原因として、計画的な生産が行えていないことや用途が見出せないことなどが挙げられる。一方、日本在来馬は文化史の面でも保存の意義は大きく、遺伝・育種学的な分野を中心とした近代科学の立場から言っても、その意義は大きい。さらに日本在来馬の一種である北海道和種馬（HKD）では、スポーツ流鏑馬、ホースセラピー、森林管理、初心者でも可能なホーストレッキング用馬などの新たな需要が生まれている。このことは今後も HKD の飼養頭数を維持するために HKD を計画的に生産するだけでなく、その新たな用途に対応した育成も行う必要があることを示唆している。しかし、HKD は一年中屋外で主に放牧飼養されることが多く、加えて森林内の下草であるササ類を利用した林開放牧を行うことが特徴的である。そのため、HKD 子ウマの育成には本品種の管理体制に適する飼育基準、育種における改良情報、非侵襲的な発育の評価方法などを確かめたうえで、HKD 子ウマの計画的な生産、育成を実施することが求められる。そこで本研究では、HKD の保存や生産における育成計画に役立てるため、子ウマの成長過程および成長に影響を及ぼす要因を明らかにすることを目的とした。さらに、母ウマの世話における行動特性が子ウマの成長の指標となるか検討した。

先ず I 章では、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター静内研究牧場における過去 28 年間の HKD 子ウマ 517 頭分の出生直後から 1 年間の体重、体高、胸囲、管囲の記録データを用い、複数の線形および非線形混合モデルに当てはめ、その成長曲線を推定した。そして、最も望ましい成長曲線の方程式を用いて、子ウマの生後 1 年間の成長過程について調べた。その結果、3 次式折れ線回

帰式はすべての身体測定項目において最も望ましいモデルとして選択された。これにより、子ウマごとの生後 1 年の体重および体尺における成長曲線を推定できた。また、HKD 子ウマの体重および体尺は出生から急速に増加し、離乳時点からは停滞するという特徴があることを明らかにした。本研究の方法は、モデルに当てはめることによって子ウマごとの生後 1 年間の特定の月齢における体重および体尺を推定でき、個体ごとの定期的な体重測定が困難な HKD 子ウマの詳細な成長過程を評価するのに有効であると考えられた。

次にⅡ章では、Ⅰ章で得られた子ウマの生後 1 年間の体重と体尺の推定値を用いて、それらに対する母ウマおよび父ウマの影響と環境要因について調べるとともに、母ウマの哺育能力に関する育種価の可能性について検討した。その結果、母ウマおよび父ウマの影響（それぞれの分散成分の割合）は子ウマの生後 1 年間の全月齢（0～4, 8～12 カ月齢）における体重および体尺で認められた。そのうち、体重および胸囲に対する母性効果は、生後 1 年間のいずれの月齢においても認められた。また、体高に対する母性効果も生後 0, 1, 2 カ月齢において認められた。したがって、子ウマの生後初期の成長記録を利用して母ウマを選抜することは、HKD お育種改良に効果的であると考えられる。その他にも、母ウマの年齢の影響は離乳前の体重、体高、胸囲、母ウマの体重の影響は体重、体高、胸囲においてほとんどの月齢で認められた。また、体重、体高、管囲において、オスがメスより大きい、全ての測定項目は、早生まれで大きく、遅生まれで小さい傾向が認められた。これらの要因を補正して、適切な育成管理を行えば HKD の成長率を改善することが期待できる。

最後にⅢ章において、子ウマの成長と生存が主に母乳の摂取量に依存する生後初期（本研究では生後 40 日間）の授乳行動および母子間距離の実態を調査し、子ウマの成長との関連性を調べた。さらに、これらの母ウマの世話における行動

特性が子ウマの発育を評価する行動学的指標となるか検討した。その結果、生後 1 週間において、全授乳持続時間は長くなればなるほど日増体量が小さくなる傾向が見られ、子ウマ終了授乳持続時間および回数は日増体量と負の相関関係を示した、また生後 10~40 日間において、DPW4FR と日増体量の間には有意な負の相関関係が認められた。すなわち、これらの行動特性は HKD 子ウマ育成管理において、複数の観点から子ウマの発育を評価するには有利であると考えられた。

本研究の結果、HKD の特徴的な体型と同時に特有の管理体制の影響も併せて、本品種の子ウマの生後 1 年間の成長過程を詳細に評価できた。また、母ウマの哺育能力である母性効果は HKD 子ウマの離乳前の成長だけでなく、離乳後の成長にも影響を及ぼしていることが明らかとなった。HKD 子ウマは北海道の寒冷地で伝統的に粗放な管理がなされており、周年屋外飼育が主体であるため、子ウマの成長は遅く、個体間のバラつきも大きい。この理由として、HKD の交配時期や離乳などの飼養管理における環境要因が原因となっている事に加え、母ウマの影響が大きいことが分かった。これらの結果は、HKD の新たな用途に対応した育成を行う際、子ウマの飼育基準の作成と育種改良に必要な情報として提供できると考えられた。特に、HKD の飼養頭数や集団の遺伝的多様性の減少が進んでいる現在、子ウマの生後 1 年間の体重および体尺の記録を利用してその母性効果を確認し、その情報をもとに母ウマを選抜することは、HKD における育種改良のために有用であると考えられる。一方、母ウマの世話における行動特性について、子ウマから終了する授乳行動および母子間距離は子ウマの日増体量と相関関係を示した。すなわち、これらの行動特性は子ウマの管理体制において、子ウマの成長をモニタリングするための行動指標になることが期待される。例えば、ビデオカメラを用いて子ウマから終了する授乳行動の回数および持

続時間を記録し、それらを用いて子ウマの成長を評価すること、GPS および加速度センサーにより母子の行動および母子間距離を記録し、それらを用いて子ウマの成長を評価すること、が複数の観点から子ウマの発育を評価するには有利である。

現在、日本在来馬の保存には文化史や遺伝的多様性に着目することが多い。HKD ではさらに、新たな用途を見出すなどの社会的試行も行っている。これらの活動は在来馬の保存に有効かもしれない。しかし、在来馬の現在の役割だけではなく、今後は在来馬の家畜としての本来役割である産肉性や産乳性などに着目すること、すなわち馬肉の普及、馬乳による乳製品および医薬品などの試みが必要であると考えられる。これらを前提として、本研究においても、今後の課題として、父ウマの頭数を増やして分析を行い、子ウマ自身の発育能力の遺伝率を推定する必要がある。また、行動指標においても更なる行動データを集計した上で、成長に伴う授乳行動および母子間距離の基準値などを作成すること、他の行動指標を探索すること、が必要であると考えられる。このように、日本在来馬を保存するには、まだまだ努力が必要であると考えられる。最後に、本研究の結果は最も基礎的な知見として在来馬の保存や育成に貢献できることを期待している。

英文要約

Japanese native horses are divided into eight breeds, and their numbers are decreasing, owing to a lack of use and planned breeding. In recent years, new uses for the Hokkaido native horse (HKD), one of eight Japanese native breeds, have emerged, such as in sports such as yabusame, equine assisted therapy, forest management, and beginner rider training. This means that HKD foals will need to be bred for new uses in the future. For that, we need to carry out planned production and breeding on the basis of determining the feeding standards, improving breeding information and noninvasive development evaluation methods that are suitable for the management system of HKD. The objective of this study was to clarify the growth process and factors that affect the growth of foals in order to be useful for the breeding plan in the conservation and production of HKD. In addition, it was also examined that the possibility that behavioral characteristics in mothering care can be a behavioral indicator that can evaluate the foal development noninvasively.

In chapter 1, we used the data on the weight (BW), height at withers (HW), heart girth (HG), and cannon circumference (CC) of 517 foals at the Shizunai Livestock Farm, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, Japan during the first year of life to complete the following: 1) obtain an optimal growth curve by comparing six linear mixed models, 2) calculate the body weight and body measurements of each foal for each month using the equation of the optimal growth curve. The segmented polynomial

third regression equation, which assumed the growth of the foal as a polynomial third curve and segmented by weaning time, was selected as the best model for all the measurements. In addition, we estimated the growth curves of each foal in its first year of life, and calculate BW and body measurements of each foal at a given age using the best model equations to evaluate their growth process in more detail.

In chapter 2, we used the estimates of body weight and body measurements of HKD foals in the first year of life estimated in chapter 1, to analyze the effect of mare and sire, and the effect of the environmental factors on BW and body measurements of the foals in each month. We also examined the possibility of the breeding value of maternal effect. The effects of mare and sire were observed on the body weight and body measurements of the foal at all ages (0–4, 8–12 months) during the first year of life. However, a higher effect of the mare on BW and HG at all months of age, and HW at 0–2 months of age was observed than of the sire. In addition, we also observed that the effect of mare's age (the proportion of variance component) on BW, HW, HG was observed before weaning, foals born to heavier mares during the suckling period tend to have greater BW, HW, and HG at 1–12 months of age.

In chapter 3, we analyzed the relationship between each suckling behavior and foal daily gain during the early growth period (40 days after birth in this study) in which the growth and survival of the foal mainly depend on the mare milk. Furthermore, we analyzed the relationship between the distance percentage between the foal and its mare within 2 horse body lengths while the foal was recumbent, and the daily gain of the HKD foal during the same

period. In the first week after birth, longer durations of suckling corresponded to smaller daily gains, and the durations and frequencies of suckling terminated by the foal were negatively correlated with daily gains. In the 10–40 days after birth, the percentage of distance between the foal and its mare within 4 m while the foal was recumbent was negatively correlated with daily gains.

In this study, we evaluated the growth process of HKD foals in the first year after birth in detail with the unique body shape and the unique management system of HKD. In addition, we demonstrated the maternal effect on the growth of HKD foals not only before weaning, but also after weaning. Finally, we also demonstrated that suckling behavior terminated by the foal in first week after birth and distance between mare and its foal in 10–40 days after birth are behavioral indicators to evaluate the development of the foal. These results can provide important information for determining feeding standards and improving breeding of HKD for new uses. As a future study, it is necessary to collect more behavioral data, formulate the standard values of suckling behavior and the distance between mare and its foal with foal growth, and explore other behavioral indicators. In addition, in order to the improving breeding of HKD, the number of sires should be further increased in the future to estimate the heritability of the foal's developmental ability.

謝辞

本研究の遂行および論文作成にあたり、終始にわたりご指導を賜り、多大なるご尽力とご助言をいただきました、岐阜大学応用生物科学部の二宮 茂 准教授に深謝いたします。また、本研究に対して多くの有益な御助言と本稿の御査読を頂きました、岐阜大学応用生物科学部の松村秀一 教授、静岡大学農学部 of 笹浪知宏 教授に深謝いたします。

本研究を行うにあたり、貴重なデータの提供、行動観察、実験中の日常生活などで多大なるご協力とご支援を頂きました、国立大学法人北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション静内研究牧場の河合正人 准教授を始めとする静内研究牧場の職員の皆様に心より厚く御礼申し上げます。また、行動観察にあたり、ご協力を頂きました、北海道大学農学院生命フロンティアコース修士課程の卒業生の牛 媛南氏、北海道大学環境科学院耕地圏科学コース修士課程の楊 康民氏、東海大学農学部動物行動学研究室の卒業生の大神 ひなこ氏に厚く御礼申し上げます。

最後に、日常生活と勉強の議論を通じて多くの助言や激励を頂きました、岐阜大学応用生物科学部動物管理学研究室の卒業生の皆様、現研究室学生の皆様に感謝の意を表します。また、陰ながら見守ってくださった家族と友人の皆様に、感謝の意を表します。

令和 3 年 12 月 6 日

HURICHA

引用文献

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transaction on Automatic Control*, *19*(6), 716–723.
- Apter, R. C., & Householder, D. D. (1996). Weaning and weaning management of foals: A review and some recommendations. *Journal of Equine Veterinary Science*, *16*(10), 428–435.
- Bartošová, J., Komárková, M., Dubcová, J., Bartoš, L., & Pluháček, J. (2011). Concurrent lactation and pregnancy: pregnant domestic horse mares do not increase mother offspring conflict during intensive lactation. *PLoS One* *6*, e22068.
- Bos, H., & van der Mey, G. J. W. (1980). Length of gestation periods of horses and ponies belonging to different breeds. *Livestock Production Science*, *7*(2), 181–187.
- Brama, P. A. J., TeKoppele, J. M., Bank, R. A., Barneveld, A. & van Weeren, P. R. (2002). Biochemical development of subchondral bone from birth until age eleven months and the influence of physical activity. *Equine Veterinary Journal*, *34*, 143–149.
- Brown-Douglas, C. G., & Pagan, J. D. (2009). Body weight, wither height and growth rates in Thoroughbreds raised in America, England, Australia, New Zealand and India. *Advances in equine nutrition IV*, 213–220. (Ed JD Pagan) (Nottingham University Press: Nottingham, UK).
- Cameron, E. Z., Setsaas, T. H., & Linklater, W. L. (2009). Social bonds

- between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(33), 13850–13853.
- Cameron, E. Z. (1998). Is suckling behaviour a useful predictor of milk intake? A review. *Animal Behaviour*, *56*, 521–532.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Minot, E. O. (2008). Maternal investment results in better foal condition through increased play behaviour in horses. *Animal Behaviour*, *76*, 1511–1518.
- Cameron, E. Z., Stafford, K. J., Linklater, W. L., & Veltman, C. J. (1999). Suckling behaviour does not measure milk intake in horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour*, *57*, 673–678.
- Carson, K., & Wood-Gush, D. G. M. (1983). Behaviour of thoroughbred foals during nursing. *Equine Veterinary Journal*, *15*, 257–262.
- Cherdchutham, W., Meershoek, L. S., van Weeren, P. R., & Barneveld, A. (2001). Effects of exercise on biomechanical properties of the superficial digital flexor tendon in foals. *American Journal of Veterinary Research*, *62*, 1859–1864.
- Crowell-Davis, S. L. (1985). Nursing behaviour and maternal aggression among *Welsh ponies (Equus caballus)*. *Applied Animal Behaviour Science*, *14*, 11–25.
- Cunningham, K., & Fowler, S. H. (1961). A Study of Growth and Development in the Quarter Horse. Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College Agricultural Experiment Station, Louisiana, USA.

- Doreau, M., & Boulot, S. (1989). Recent knowledge on mare milk production: a review. *Livestock Production Science*, *22*, 213–235.
- Fradinho, M. J., Bessa, R. J. B., Ferreira-Dias, G., & Caldeira, R. M. (2016). Growth and development of the Lusitano horse managed on grazing systems. *Livestock Science*, *186*, 22–28.
- 八戸芳夫. (1982). 北海道和種馬の保存問題. *日本畜産学会北海道支部会報*, *24*, 19–26.
- Hintz, R. L., Hintz, H. F., & Van Vleck L. D. (1978). Estimation of heritabilities for weight, height and front cannon bone circumference of Thoroughbreds. *Journal of Animal Science*, *47*, 1243–1245.
- Hintz, H. F., Hintz, R. L., & Van Vleck, L. D. (1979). Growth rate of thoroughbreds, effect of age of dam, year and month of birth, and sex of foal. *Journal of animal science*, *48*(3), 480–487.
- 祝前博明, 国枝哲夫, 野村哲郎, 万年英之. (2017). 動物遺伝育種学 初版 p. 90–131, 朝倉書店. 東京.
- Kakoi, H., Tozaki, T. and Gawahara, H. (2007). Molecular analysis using mitochondrial DNA and microsatellites to infer the formation process of Japanese native horse populations. *Biochem. Genet*, *45*, 375–395.
- Kavazis, A. N., & Ott, E. A. (2003). Growth Rates in Thoroughbred Horses Raised in Florida. *Journal of Equine Veterinary Science*, *23*(8), 353–357.
- Kawai, M., Yasue, T., Ogawa, K., Kondo, S., Okubo, M., & Asahida, Y. (1997). The growth of Hokkaido native horses kept outdoors all year round from birth to 100 months of age. *北海道大学農学部牧場研究報告*, *16*, 11–17.

- Kocher, A., & Burton Staniar, W. (2013). The pattern of thoroughbred growth is affected by a foal's birthdate. *Livestock Science*, 154(1–3), 204–214.
- 近藤誠司. (2008). 流鏝馬と流鏝馬競技. *Hippophile* 35, 6–14.
- 近藤誠司. (2012). 北海道和種馬 その成立と現在. *Hippophile* 48, 13–23.
- 近藤誠司. (2016). ウマの科学 近藤誠司 (編) 家畜の科学 6 初版 p. 38–39. 朝倉書店, 東京.
- 近藤誠司と田中美穂. (2011). ホースセラピー, 特に RDA Japan の活動を中心に. *畜産の研究*, 65 (1), 23–28.
- Kusunose, R., & Sawazaki, H. (1984a). The behavioral development of Thoroughbred foals and the relationship between dams and foals. *Japanese Journal of Zootechnical Science*, 55, 263–271.
- Kusunose, R., & Sawazaki, H. (1984b). Individual differences in the behavior of thoroughbred dams and their foal. *Japanese Journal of Zootechnical Science*, 55, 272–278.
- 増田 豊, 久保喜広, 山下大輔, 柏村文郎, 鈴木三義. (2014). 農用馬の体重ならびに体尺測定値に関する異なる成長段階における遺伝的パラメータの推定. *日本畜産学会報*, 85 (1), 1–12.
- Matsuura, A., Ohta, E., Ueda, K., Nakatsuji, H., & Kondo, S. (2008). Influence of equine conformation on rider oscillation and evaluation of horses for therapeutic riding. *Journal of Equine Science*, 19, 9–18.
- McGreevy, P. (2012). *Equine behavior: a guide for veterinarians and equine scientist* (2nd ed.). Nottingham: Saunders Ltd.
- Meyer, K. (1992). Variance components due to direct and maternal effects for

- growth traits of Australian beef cattle. *Livestock Production Science*, 31, 179–204.
- 宮上 博. (2006). 日本列島の馬とドサンコの起源. *Hippophile* 23, 28–33.
- Morel, P. C. H., Bokor, Á., Rogers, C.W., & Firth, E. C. (2007). Growth curves from birth to weaning for thoroughbred foals raised on pasture. *New Zealand Veterinary Journal*, 55(6), 319–325.
- Mrode, R. A. (2014). *Linear models for the prediction of animal breeding values* (3rd ed.). CABI.
- 日本馬事協会. (2019). *馬の統計: 日本在来馬の飼養頭数の推移*. 公益社団法人日本馬事協会, 東京.
- Ninomiya, S., Mita, T., Nagamune, S., Shimizu, C., Fukano, Y., & Sato, F. (2021). Negative correlation of suckling behaviour and foal weight gain during the first week after birth. *Applied Animal Behaviour Science*, 234, 2021, 105200.
- Nozawa, K., Shotake, T., Ito, S., & Kawamoto, Y. (1998). Phylogenetic relationships among Japanese native and alien horses estimated by protein polymorphisms. *Journal of Equine Science*, 9(2), 53–69.
- Oftedal, O.T., Hintz, H.F., & Schryver, H.F. (1983). Lactation in the horse: milk composition and intake by foals. *The Journal of Nutrition*, 113, 2096–2106.
- Onoda, T., Yamamoto, R., Sawamura, K., Murase, H., Nambo, Y., Inoue, Y., Matsui, A., Miyake, T., & Hirai, N. (2014). An approach of estimating individual growth curves for young Thoroughbred horses based on their

- birthdays (Open Access). *Journal of Equine Science*, 25(2), 29–35.
- Onogi, A., Shirai, K., & Amano, T. (2017). Investigation of genetic diversity and inbreeding in a Japanese native horse breed for suggestions on its conservation. *Animal Science Journal*, 88, 1902–1910.
- Pagan, J. D., Brown-Douglas, C. G., & Caddel, S. (2009). Body weight and condition of Kentucky Thoroughbred mares and their foals as influenced by month of foaling, season and gender. *Advances in equine nutrition IV*, 137–145. (Ed. JD Pagan) (Nottingham University Press: Nottingham, UK)
- Pagan, J. D., Jackson, S. G., & Caddel, S. (1996). A summary of growth rates of thoroughbreds in Kentucky (Open Access). *Pferdeheilkunde*, 12(3), 285–289.
- R Core Team. (2021). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rogers, C. W., Gee, E. K., & Faram, T. L. (2004). The effect of two different weaning procedures on the growth of pasture-reared Thoroughbred foals in New Zealand. *New Zealand Veterinary Journal*, 52(6), 401–403.
- Rooney, J. R. (1984). Weather factors and the growth of young thoroughbred horses. *Journal of Equine Veterinary Science*, 4(3), 106–107.
- Rossdale, P. D. (1967). Clinical studies on the newborn thoroughbred foal. I. Perinatal behaviour. *British Veterinary Journal*, 123, 470–481.
- Safari, E., Fogarty, N. M., & Gilmour, A. R. (2005). A review of genetic parameter estimates for wool, growth, meat and reproduction traits in sheep. *Livestock Production Science*, 92, 271–289.

- Schwarz, G. (1978), Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*, *6*(2), 461–464.
- Shingu, Y., Kondo, S., & Hata, H. (2010). Differences in grazing behavior of horses and cattle at the feeding station scale on woodland pasture. *Animal Science Journal*, *81*, 384–392.
- Souza, F. A. C., Fernandes, T. J., de Moura, R. S., Meirelles, S. L. C., Ribeiro, R. A., Cunha, F. O. & Muniz, J. A. (2017). Nonlinear modeling growth body weight of Mangalarga Marchador horses. *Ciência Rural*, *v.47*, e20160636.
- Staniar, W. B., Kronfeld, D. S., Treiber, K. H., Splan, R. K., & Harris, P. A. (2004). Growth rate consists of baseline and systematic deviation components in Thoroughbreds. *Journal of Animal Science*, *82*(4), 1007–1015.
- Takasu, M., Ishihara, N., Tozaki, T., Kakoi, H., Maeda, M. & Mukoyama, H. 2014. Genetic diversity of maternal lineage in the endangered Kiso horse based on polymorphism of the mitochondrial DNA D-loop region. *The Journal of Veterinary Medical Science*, *76*, 1451–1456.
- Tezuka, A., Takasu, M., Tozaki, T., & Nagano, A. J. (2019). Genetic analysis of Taishu horses on and off Tsushima Island: Implications for conservation. *Journal of Equine Science*, *30*(2), 33–40
- Tozaki, T., Kikuchi, M., Kakoi, H., Hirota, K., Nagat, S., Yamashita, D., Ohnuma, T., Takasu, M., Kobayashi, I., Hobo, S., Manglai, D., & Petersen, J. L. (2019). Genetic diversity and relationships among native Japanese horsebreeds, the Japanese Thoroughbred and horses outside

- of Japan using genome-wide SNP data. *Animal Genetics*, 50, 449–459.
- Tyler, S. J. (1972). The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5, 87–196.
- Warren, L. K., Lawrence, L. M., Parker, A. L., Barnes, T., & Griffin, A. S. (1998). The effect of weaning age on foal growth and radiographic bone density. *Journal of Equine Veterinary Science*, 18(5), 335–340.
- Willham, R. L. (1972). The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *Journal of Animal Science*, 35(6), 1288–1293.
- Wilsher, S., & Allen, W. R. (2003). The effects of maternal age and parity on placental and fetal development in the mare. *Equine Veterinary Journal*, 35(5), 476–483.
- Wright, S. (1922). Coefficients of inbreeding and relationships. *American Neptune*, 56(645), 330–339.
- 山本 修, 朝井 洋, 楠瀬 良. (1993). サラブレッド種子馬の発育に対する性別, 生まれ月, 産次, 母馬の体重および牧場の影響. *日本畜産学会報*, 64, 491–498.