

## 学 術

# 分娩後乳牛の卵巢動態 ～初回排卵と卵巢機能の偏り～

日下 裕美

北里大学獣医臨床繁殖学研究室

## はじめに

家畜繁殖管理分野における超音波画像診断技術の応用と高精度なホルモン測定方法の進歩によって、1980年代以降、ウシの卵巢動態に関する研究は飛躍的に発展した<sup>1-3)</sup>。正常な卵巢周期については、主には効率的な発情同期化法の開発を目的として、集中的に研究が行われてきた<sup>4)</sup>。一方で、分娩後の卵巢機能再開のプロセスについては研究が少ない。2004年に坂口らによって、分娩直後から3回目排卵にいたるまでの卵胞ウェーブを追跡した調査が実施され、分娩後の2回目排卵までは1ウェーブでの排卵が多く、2回目排卵以降はほとんどの乳牛が正常な卵巢周期を取り戻すことが示された<sup>5)</sup>。この正常な卵巢周期を獲得する過程で、乳牛においては卵胞嚢腫、黄体機能不全など、いわゆる異常と定義される卵巢疾患が発生することは広く一般に知られている<sup>6)</sup>。しかしながら、上記以外の卵巢動態については知見が少なく、生産性や繁殖性との関係を調査した報告は乏しい。我々は乳牛の生産および繁殖管理に寄与すべく、さまざまな視点から分娩後の卵巢動態の研究を進めてきた。本稿では、これまでの研究で得られた知見の中でも、特に分娩後の初回排卵と分娩後早期における卵巢機能の偏りについて、既報も交えながら紹介する。

## 分娩後の初回排卵

1990から2000年代にかけて、乳牛の分娩後の初回排卵のタイミングが遅くなっていることが問題視さ

れはじめた。乳牛においては、分娩から最初の排卵までの平均間隔は、1960年代には約2週間程度であったが<sup>7,8)</sup>、その後1970から1990年代には3週間に延長した<sup>9,10)</sup>。2000年代では、さらに10日延長し、米国(ミネソタ州)と日本(北海道)における平均間隔は、それぞれ $43 \pm 5$ 日と $31 \pm 2$ 日と報告されている<sup>5,11)</sup>。

このような背景から、分娩後の卵巢機能再開が早ければ早いほど次受胎に向けた繁殖性は良くなると考えられるようになった。この主張を裏付けるように、既報において、分娩後21日以内の初回排卵が正常な卵巢機能とその後の繁殖能力回復の指標となる可能性が示唆された<sup>9,12,13)</sup>。一方で、SmithとWallace(1998)は、分娩後早期の黄体活動の再開は経産乳牛の次妊娠に良い影響をもたらさないことを示した<sup>14)</sup>。この研究では、分娩後21日以内に初回排卵し、分娩後6週以降に人工授精された経産乳牛は、空胎日数が延長し、受胎率が低く、1頭当たりの授精回数が多かった。約500分娩について調査した我々の研究においては、分娩後26日目の超音波画像診断による黄体の有無によって早期排卵群と非早期排卵群の受胎性を比較した場合、2群間の繁殖性に差は見られなかった<sup>15)</sup>。

これらの結果から、分娩後の卵巢活動の再開が次受胎成立に向けて無くてはならないものであるが、その遅速、特に分娩後の早期排卵が乳牛の繁殖性にポジティブな影響を与えているかどうかについては議論の余地がある。分娩後早期の排卵は、黄体活動の早期再開を意味するが、これによる血中プロゲステロン濃度上昇は、子宮内環境の清浄化を妨げる

可能性が指摘されている<sup>16)</sup>。卵巣だけではなく子宮の正常な機能回復の側面からみても、分娩後の早すぎる時期の排卵がその後の受胎性にいい影響のみを与えるとは断定しがたい。

### 分娩後早期の排卵はさまざまな要因の影響を受ける

乳牛の分娩後早期の排卵はさまざまな要因の影響を受けることが知られており、それらを考慮した上で早期排卵と繁殖性の関係を考える必要がある。一般に、分娩季節は卵巣機能に影響を与える要因として重要である。ウシの原種は季節繁殖動物であったため、家畜化された周年繁殖のウシにおいても、環境温度と日照時間という2つの気候要因に応じて卵巣動態が変化する<sup>17)</sup>。Hansen and Hauser (1984) は、季節の主要な気候要因として特に日照時間に着目し、分娩後の初産牛に補助照明を曝露し日照時間を延長することで分娩後から初回排卵までの間隔が短縮されることを示した<sup>18)</sup>。また乳牛においては、分娩後の卵巣機能の再開に影響を与える要因として、エネルギーバランスが重要であることが示されている<sup>19)</sup>。分娩後の乳牛は、泌乳に必要な栄養要求量を満たす十分な飼料を摂取できないため、しばし負のエネルギー状態に陥ることがあり<sup>20)</sup>、これは排卵に悪影響

を及ぼす。Beam (1995) は、負のエネルギー状態に陥った乳牛の主席卵胞では、LHサージによって排卵を引き起こすことができる血中エストラジオール濃度を確立するために、より多くの時間を必要とすることを示した<sup>21)</sup>。さらに、産次は卵巣機能の再開と強く関連する可能性が考えられるが、その影響は一定ではない<sup>5, 14, 22, 23)</sup>。

先に示した約500の分娩データについて、上記に示した早期排卵の出現に影響を及ぼす要因を比較したところ、分娩後の早期排卵は、分娩季節・産次・ボディコンディションスコア(BCS)と関連がみられた<sup>16)</sup>(表1)。すなわち、夏分娩の個体は秋・冬・春分娩の個体より、3産目の個体は初産牛より、そしてBCSが $\geq 2.5$ の個体はそれ以下の個体より多く早期排卵が観察された。特に図1に示す通り、排卵の季節性は顕著であり、このことは先にも示した通り季節繁殖動物としての名残と考えられる。さらに、これらの早期排卵に影響を与える要因とともに早期排卵の有無が繁殖性に影響を与えるかどうかを解析したところ、早期排卵は分娩後200・300日までの受胎率とは関連が見られなかった。これらの結果から、分娩後早期の初回排卵の出現のみで、その後の繁殖能力を推測することは難しいといえる。

表1 早期排卵に影響を与える要因

要因	カテゴリー	% (n)	オッズ比	P値
分娩季節 <sup>a</sup>	夏	70.6 (96/136)	Reference	
	秋	48.7 (58/119)	0.3368	< 0.01
	冬	39.2 (56/143)	0.2284	< 0.01
	春	47.2 (68/144)	0.3161	< 0.01
産次	1	46.8 (95/203)	Reference	
	2	51.8 (73/141)	1.3334	0.23
	3	59.6 (62/104)	1.8466	0.02
	$\geq 4$	51.1 (48/94)	1.3963	0.24
BCS <sup>b</sup>	<2.50	37.2 (29/78)	Reference	
	2.50-3.00	53.3 (225/422)	2.7892	< 0.01
	>3.00	57.1 (24/42)	3.4255	< 0.01

a 冬; 1-3月, 春; 4-6月, 夏; 7-9月, 秋; 10-12月.

b BCS;< 2.50, 2.50 to 3.00, and > 3.00.

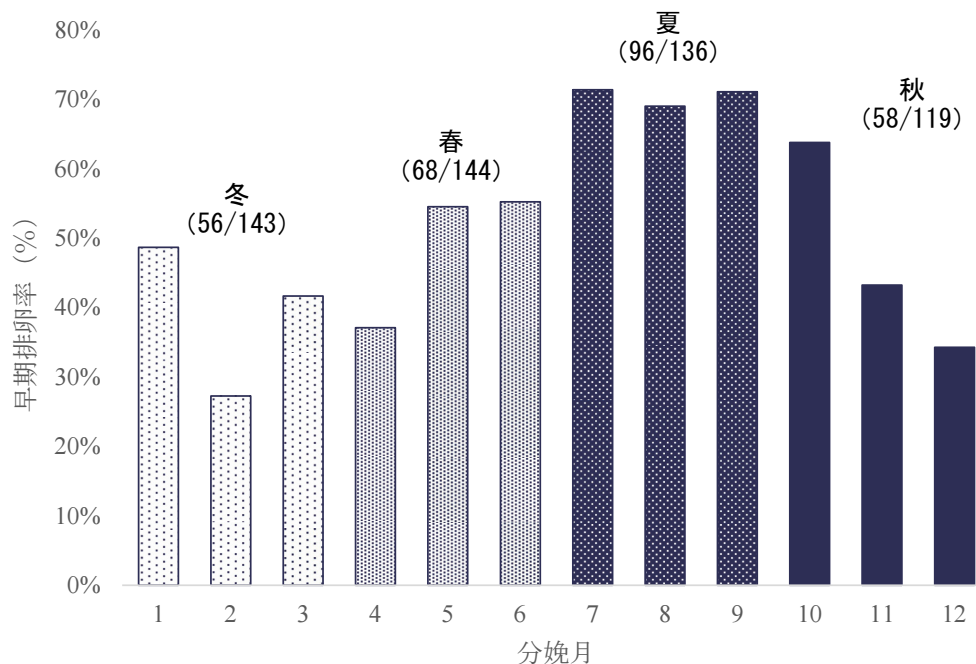


図1 分娩月ごとの早期排卵率の分布  
冬；1－3月，春；4－6月，夏；7－9月，秋；10－12月

### 卵巢機能の偏り

分娩後の排卵は前妊娠子宮角と反対側の卵巢に偏る。古くは直腸検査によって分娩後最初の排卵の92%が前妊娠側と反対の卵巢で生じることが報告され、その後の超音波検査を用いた報告においても70～82%の主席卵胞が反対側の卵巢で選抜され、排卵に至ることが示されている<sup>7,24)</sup>。この卵巢機能の偏りは1960年代の報告では分娩後15日までに消失していたが、1999年の報告では分娩後20～30日まで持続していることが示されており<sup>7,24)</sup>、分娩後の卵巢機能の乱れが指摘されている現代の乳牛においては、この偏りが繁殖性に悪影響を及ぼす可能性が指摘されてきた。

我々は現代の乳牛において、分娩後早期の卵巢機能の偏りがどのように正常に回復するのかを調査するために、乳牛30頭を供試し、分娩直後から3回目排卵までの卵巢動態を調べた。直径が5～8mmの主席性を獲得する前の卵胞数は、前妊娠側と反対側の卵巢間で相違はなかったが、8mmを超える主席卵胞数については、2回目の排卵までは前妊娠側卵巢では反対側卵巢と比較して有意に少なく(25vs.75%)、それ以降は偏りが見られなかった<sup>25)</sup>。排卵数につい

ても、1および2回目の排卵までは同程度の偏りが見られ、3回目の排卵では偏りは消失していた。乳牛では分娩後2回目の排卵後に正常な卵胞ウェーブを持つ卵巢周期を取り戻すことが示されているが<sup>5)</sup>、卵巢機能の偏りについても同様のタイミングで解消されることがわかった。

### 分娩後の卵巢機能が偏るのはなぜか？

前妊娠側の卵巢における卵胞形成と排卵の抑制は、妊娠黄体の存在(物理的な黄体の存在)あるいは前妊娠子宮角からの局所的な抑制効果(子宮内部の炎症)の影響によると考えられている<sup>7,24,26,27)</sup>。特に妊娠黄体を除去した場合においても、卵巢機能の偏りが生じることも報告されていることから、分娩後の子宮修復から影響が強いと考えられている。この分娩後早期の卵巢機能の違いは、結果として繁殖性に影響を及ぼす可能性があり、前妊娠子宮角と同側の卵巢の活動が低い場合は、分娩間隔が延長し、妊娠率が低下することが報告されている<sup>28,29)</sup>。

先に示した乳牛30頭について、分娩後1と2回目の排卵の両方が前妊娠側と反対の卵巢に偏った個体とそれ以外について、繁殖成績を比較したところ有

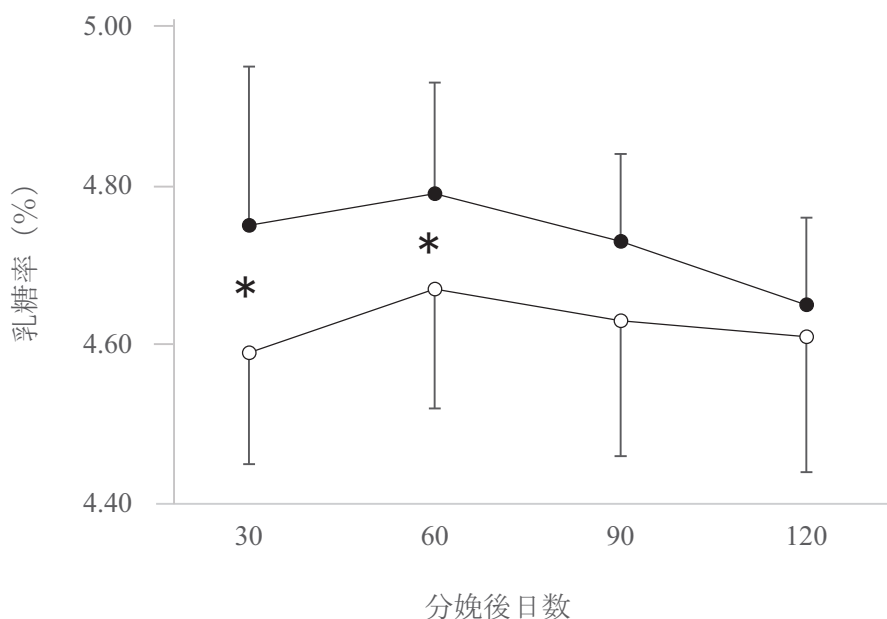


図2 分娩後4ヵ月間の乳糖率の変化

○：分娩後1と2回目の排卵がいずれも前妊娠側卵巢に偏った群 (n=17),

■：○以外 (n=13)

\*, 有意差あり ( $P < 0.05$ )

意な差は見られなかったが、前者では後者と比較して分娩後30と60日時点での乳糖率が有意に低い結果が得られた(図2)。近年の研究では、エネルギー状態の指標としての乳成分データの有用性が示されている<sup>30,31)</sup>。乳糖の合成は乳腺に供給されるグルコースに依存しており、ほぼ完全に血漿グルコースから合成されるため、その濃度は乳牛のエネルギー状態を反映していると考えられている。既報においても、この卵巢機能の偏りがジャージー種と比較してホルスタイン種で多く観察されている。現代の高泌乳化した乳牛におけるエネルギー状態の悪化が、この卵巢機能の偏りにまでも深く関連する可能性が示唆された<sup>24)</sup>。

## おわりに

乳牛の分娩後の卵胞発育や排卵は様々な要因から影響をうけるが、特に分娩後は泌乳開始に伴うエネルギー状態の悪化の影響が大きい。また、卵巢機能回復と子宮修復の過程は相互に関わり合いながら正常な機能に戻る。これまで、乳牛における分娩後の繁殖機能回復に関する研究は、卵巢機能の再開、そ

れに伴う発情回帰、そして子宮修復のそれぞれが個別に議論され、繁殖性への影響を検討されることが多かった。しかしながら、今後はそれらの相互関係を明らかにする研究によって分娩後の繁殖機能回復の統合的理解を深めることで、最適な生産および繁殖管理を提案することが可能になるのではないかと考える。

## 参考文献

- 1) Pierson RA, Ginther OJ. Follicular populations during the estrous cycle in heifers. II. Influence of right and left sides and intraovarian effect of the corpus luteum. *Anim Reprod Sci*, 14, 177-186 (1987)
- 2) Savio JD, Boland MP, Hynes N, Roche JF. Resumption of follicular activity in the early post-partum period of dairy cows. *J Reprod Fertil*, 88, 569-579 (1990)
- 3) Sirois J, Fortune JE. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in heifers monitored by real-time ultrasonography. *Biol Reprod*, 39, 308-317 (1988)
- 4) Ireland JJ, Mihm M, Austin E, Diskin MG, Roche JF. Historical perspective of turnover of dominant follicles during the bovine estrous cycle: Key concepts, studies, advancements, and terms. *J Dairy Sci*. 83, 1648-1658 (2000)
- 5) Sakaguchi M, Sasamoto Y, Suzuki T, Takahashi Y, Yamada Y.

- Postpartum ovarian follicular dynamics and estrous activity in lactating dairy cows. *J Dairy Sci*, 87, 2114–2121 (2004)
- 6) Lucy MC. Mechanisms linking nutrition and reproduction in postpartum cows. *Reprod*, 61 (Suppl.), 415–427 (2003)
  - 7) Marion GB, Gier HT. Factors affecting bovine ovarian activity after parturition. *J Anim Sci*, 27, 1621–1626 (1968)
  - 8) Morrow D, Roberts S, McEntee K, Gray H. Postpartum ovarian activity and uterine involution in dairy cattle. *J Am Vet Med Assoc*, 149, 1596–1609 (1966)
  - 9) Darwash AO, Lammung GE, Woolliams JA. The phenotypic association between the interval to post-partum ovulation and traditional measures of fertility in dairy cattle. *Anim Sci*, 65, 9–16 (1997a)
  - 10) Fonseca FA, Britt JH, McDaniel BT, Wilk JC, Rakes AH. Reproductive traits of Holsteins and Jerseys. Effects of age, milk yield, and clinical abnormalities on involution of cervix and uterus, ovulation, estrous cycles, detection of estrus, conception rate, and days open. *J Dairy Sci*, 66, 1128–1147 (1983)
  - 11) Lucy MC. ADSA foundation scholar award reproductive loss in high-producing dairy cattle: Where will it end? *J Dairy Sci*, 84, 1277–1293 (2001)
  - 12) Galvão KN, Frajblat M, Butler WR, Brittin SB, Guard CL, Gilbert RO. Effect of early postpartum ovulation on fertility in dairy cows. *Reprod Domest Anim*, 45, 207–211 (2010)
  - 13) Kawashima C, Kaneko E, Amaya Montoya C, Matsui M, Yamagishi N, Matsunaga N, Ishii M, Kida K, Miyake Y, Miyamoto A. Relationship between the first ovulation within three weeks postpartum and subsequent ovarian cycles and fertility in high producing dairy cows. *J Reprod Dev*, 52, 479–486 (2006)
  - 14) Smith MCA, Wallace JM. Influence of early post partum ovulation on the re-establishment of pregnancy in multiparous and primiparous dairy cattle. *Reprod Fertil Dev*, 10, 207–216 (1998)
  - 15) Sakaguchi M, Kusaka H, Yamazaki T. Seasonality in resumption of ovarian activity and reproductive performance of postpartum Holstein cows. *J Reprod Dev*, 69, 25–31 (2023)
  - 16) Lewis GS. Symposium: Health problems of the postpartum cow: Uterine health and disorders. *J Dairy Sci*, 80, 984–994 (1997)
  - 17) Tucker HA. Seasonality in cattle. *Theriogenology*, 17, 53–59 (1982)
  - 18) Hansen PJ, Hauser ER. Photoperiodic alteration of postpartum reproductive function on suckled cows. *Theriogenology*, 22, 1–14 (1984)
  - 19) Beam SW, Butler WR. Energy balance and ovarian follicle development prior to the first ovulation postpartum in dairy cows receiving three levels of dietary fat. *Biol Reprod*, 56, 133–142 (1997)
  - 20) Bauman DE, Bruce Currie W. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: A review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *J Dairy Sci*, 63, 1514–1529 (1980)
  - 21) Beam SW. Follicular development in postpartum cattle: Effects of energy balance and dietary lipid. Ph.D. Diss. Cornell Univ. Ithaca, NY. (1995)
  - 22) Lucy MC, Staples CR, Thatcher WW, Erickson PS, Cleale RM, Firkins JL, Clark JH, Murphy MR, Brodie BO. Influence of diet composition, dry-matter intake, milk production and energy balance on time of post-partum ovulation and fertility in dairy cows. *Anim Prod*, 54, 323–331 (1992)
  - 23) Tanaka T, Arai M, Ohtani S, Uemura S, Kuroiwa T, Kim S, Kamomae H. Influence of parity on follicular dynamics and resumption of ovarian cycle in postpartum dairy cows. *Anim Reprod Sci*, 108, 134–143 (2008)
  - 24) Nation DP, Burke CR, Rhodes FM, Macmillan KL. The inter-ovarian distribution of dominant follicles is influenced by the location of the corpus luteum of pregnancy. *Anim Reprod Sci*, 56, 169–176 (1999)
  - 25) Kusaka H, Miura H, Kikuchi M, Sakaguchi M. Relationship between the side of pregnancy and side of subsequent ovarian activity during the early postpartum period in lactating dairy cows. *J Reprod Dev*, 64, 7–14 (2018)
  - 26) Foote WD, Peterson DW. Relationships between side of pregnancy and side of subsequent ovarian activities in beef and dairy cattle. *J Reprod Fertil*, 16, 415–421 (1968)
  - 27) Saiduddin S, Riesen JW, Tyler WJ, Casida LE. Some carry-over effects of pregnancy on post-partum ovarian function in the cow. *J Dairy Sci*, 50, 1846–1847 (1967)
  - 28) Bridges PJ, Taft R, Lewis PE, Wagner WR, Inskeep EK. Effect of the previously gravid uterine horn and postpartum interval on follicular diameter and conception rate in beef cows treated with estradiol benzoate and progesterone. *J Anim Sci*, 78, 2172–2176 (2000)
  - 29) Sheldon IM, Noakes DE, Dobson H. The influence of ovarian activity and uterine involution determined by ultrasonography on subsequent reproductive performance of dairy cows. *Theriogenology*, 54, 409–419 (2000)
  - 30) Morton JM, Auldust MJ, Douglas ML, Macmillan KL. Associations between milk protein concentration, milk yield, and reproductive performance in dairy cows. *J Dairy Sci*, 99, 10033–10043 (2016)
  - 31) Reksen O, Havrevoll Ø, Gröhn YT, Bolstad T, Waldmann A, Ropstad E. Relationships among body condition score, milk constituents, and postpartum luteal function in Norwegian dairy cows. *J Dairy Sci*, 85, 1406–1415 (2002)