連載 第7回

牛の卵胞：卵胞ウェーブ

ジェネティクス北海道　顧問　髙橋（たかはし） 芳幸（よしゆき）

昭和50年　北海道大学大学院獣医学研究科修士課程修了、
　　農林省畜産局採用（農林技官）
昭和51年　農林省日高種畜牧場勤務
昭和58年　北海道大学獣医学部・助教授
昭和61年　獣医学博士（北海道大学）
平成10年　北海道大学大学院獣医学研究科・教授
平成24年　北海道大学特任教授、名誉教授
平成25年　現職

成牛の卵巣の中には数千～数万個の卵胞が存在するが、肉眼あるいは超音波検査で確認できるものは卵胞内に液体を貯めた直径1～3mm以上の胞状卵胞に限られる（図１）。そこで今回は、この胞状卵胞の発育、とくに波のような発育（卵胞ウェーブ）とそれに関連することがらについて書きます。

胞状卵胞の概要

胞状卵胞の数は、左右の卵巣を合わせて平均20～30個であるが、個体、年齢、健康状態などによって違いがある。また、卵胞は発育、成熟あるいは死滅（退行）を繰返しているため、生殖周期、発情周期の時期によって大きさの異なる卵胞がみられる。胞状卵胞が成熟すると直径16～24mmの成熟卵胞になり、成熟卵胞が排卵すると黄体にかわる（図１）。

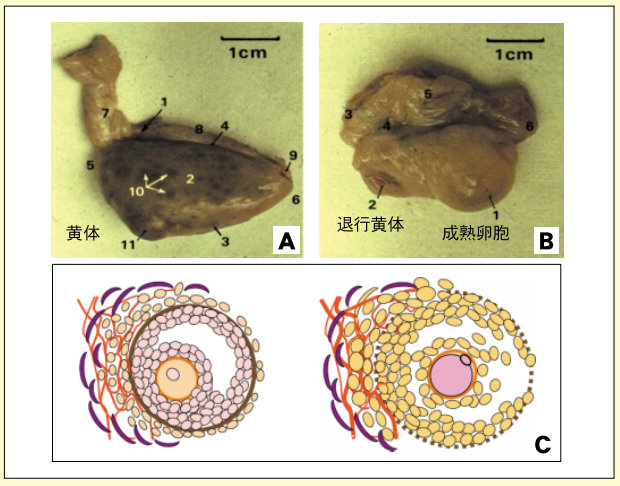

図1　牛の卵巣と胞状卵胞の模式図
（A）牛の卵巣表面にみられる多数の胞状卵胞（白矢印）、（B）成熟卵胞　［Pavaux、C（1982）に加筆］、（C）卵胞内には卵子（卵母細胞）の発育を支える多数の顆粒層細胞があり、基底膜の外側は卵胞膜細胞、平滑筋、血管網が存在する。排卵時には顆粒層細胞（卵丘細胞）に囲まれた卵子が卵胞外に放出され、顆粒層細胞と卵胞膜細胞は黄体細胞になる。

発情周期中にみられる胞状卵胞の発育

発情周期中（発情と発情の間）に観察される胞状卵胞は、図2のように波のような発育（卵胞ウェーブ）を示す。

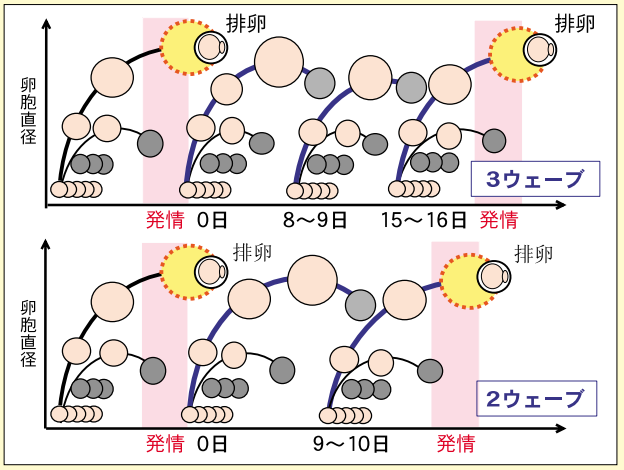

図2　発情周期における卵胞発育
発情と発情の間には、3回（上）あるいは2回（下）の波のような卵胞の発育（卵胞ウェーブ）がみられる。1回目のウェーブは排卵日（0日）、2回目のウェーブは2ウェーブでは排卵の9～10日後、3ウェーブでは2回目のウェーブが8～9日後、3回目のウェーブが15～16日後にみられる。

胞状卵胞の発育を超音波検査で追跡すると、排卵日に平均20～30個の小さな胞状卵胞（直径3～4mm）が観察される（卵胞動員）。その2～3日後には、動員された卵胞の中から1個の卵胞（主席卵胞）が選抜され、8～10mmに発育、他の卵胞は閉鎖・退行（死滅）する。

選抜された主席卵胞も黄体存在下では退行して、再び多数の小胞状卵胞が発育、次のウェーブが始まる。次のウェーブの主席卵胞が黄体の退行する時期に選抜されると、成熟卵胞に成長して発情・排卵にいたる。

通常、発情周期中には2回あるいは3回のウェーブ（2ウェーブあるいは3ウェーブ）がみられるので、2回目あるいは3回目のウェーブの主席卵胞が成熟・排卵することになる。未経産牛の卵胞ウェーブを半年間隔で検査すると、約70%の牛は初回検査時のウェーブ・パターン（2ウェーブあるいは3ウェーブ）を繰り返すものが多い（約70%）と報告されている。

性成熟過程における胞状卵胞の発育

卵胞ウェーブは、生後2～3週間の子牛でも観察され、性成熟過程の進行とともに主席卵胞は徐々に大きくなる。性成熟をむかえると主席卵胞は成熟・排卵して発情周期が始まる（図3）。

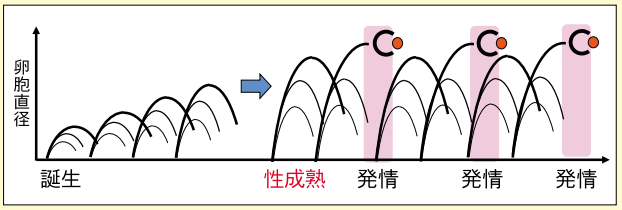

図3 性成熟過程における卵胞の発育
子牛が誕生してから性成熟をむかえ、周期的な発情がみられるまでの卵胞ウェーブの主席卵胞とその他の卵胞の発育のようすを示した。

妊娠中の胞状卵胞の発育

妊娠中でも卵胞ウェーブは継続発現するが、黄体が存在するので主席卵胞は退行する。そのため、卵胞ウェーブは7～10日間隔で繰り返され、妊娠90～120日以降は主席卵胞の直径が徐々に小さくなるが、分娩の3週間前までは観察されている(図4)。

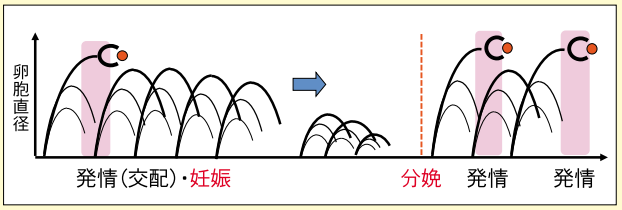

図4 妊娠中および分娩前後の卵胞発育
妊娠期と分娩前後の卵胞ウェーブにおける主席卵胞とその他の卵胞の発育のようすを示した。

分娩後の卵胞ウェーブ

分娩後3～5日には胞状卵胞の発育に必要とされる多量のホルモン(卵胞刺激ホルモン:FSH)が分泌され、卵胞ウェーブが再開し、7～10日には最初の主席卵胞が観察される(図4)。健康な乳用牛では分娩後14～20日に初回の排卵がみられる。いっぽう、肉用牛では授乳刺激が強い間は主席卵胞が成熟せずに退行するため、約30日間は授乳性の無発情・無排卵が続く。

なお、分娩後の卵胞ウェーブにおける主席卵胞の成熟・排卵あるいは閉鎖退行は、飼料・栄養摂取、エネルギー充足(エネルギーバランス)などにより左右される。

黄体期および妊娠期の発情発現

妊娠中の卵胞ウェーブの主席卵胞が発情時の成熟卵胞のように多量の発情ホルモンを生産・分泌すると発情徴候が現れ(図5)、妊娠牛の3～7%でスタンディングが観察されている。発情の二次徴候を含めると少なくとも10%前後、牛群によっては15%以上の妊娠牛が発情徴候を示すといわれている。

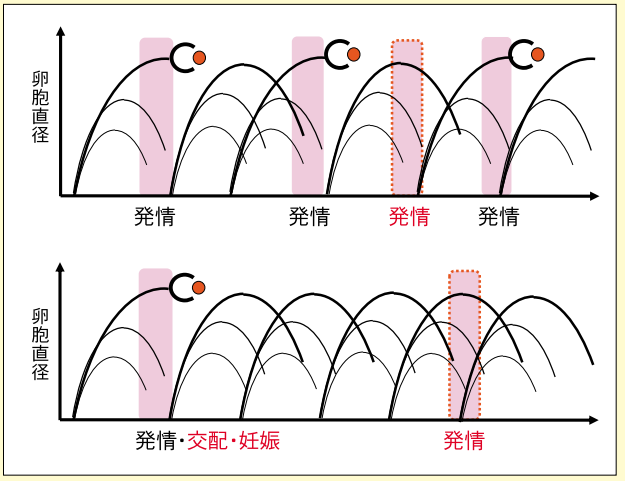

図5 黄体期および妊娠期の発情発現
発情周期(上)あるいは妊娠期(下)の卵胞ウェーブの主席卵胞とその他の卵胞の発育および発情発現時期を図示した。

また、黄体期でも初回ウェーブの主席卵胞が大きくなる時期(発情の10日目前後)にスタンディングがみられることもある(図5)。

人工授精の15%以上が血中の黄体ホルモン濃度が高い時期(黄体期あるいは妊娠期)に実施されていたという報告が国内・国外でみられる。したがって、授精歴のある牛に再度人工授精を行う場合は、発情・授精記録とともに、卵胞動態、黄体・妊娠の有無などの確認が欠かせない。

卵胞ウェーブで動員される卵胞数の個体差

卵胞ウェーブで動員される小さな胞状卵胞の数は、牛によって5～50個以上の差異があり、それぞれの牛の卵胞数は、いつもほぼ一定である。すなわち、直径3mm以上の卵胞の数が少ない牛は常に10個程度、卵胞数の多い牛では常に30個以上の卵胞が動員されている。

したがって、超音波ガイド経腟採卵(OPU)などにより体外受精用の卵子を採取する場合、胞状卵胞の少ない雌牛からは多数の卵子を採取することができない。また、卵胞ウェーブで動員される卵胞の数が少ない雌牛に過剰排卵処置を加えても、排卵数と回収される胚の数には限度がある。さらに、牛による胞状卵胞数の違いは、卵巣内の原始卵胞数の違いによるものであり、原始卵胞数の少ない雌牛は、分娩後の初回排卵時期が遅く、初回授精受胎率や一定期間内の妊娠率が低いことも示唆されている。