

総説

反芻家畜胎子の栄養と成長

西田武弘

帯広畜産大学

〒080-8555 帯広市稲田町西2線11番地

Tel: 0155-49-5455

E-mail: nishtake@obihiro.ac.jp

【要約】

胎子の養分代謝について理解を深めることは、妊娠末期における精密な飼養管理に資することとなり、健康な子牛を得るとともに、母牛の泌乳および繁殖成績に好影響を及ぼすものと考えられる。胎子の成長速度は、妊娠初期は小さいが、妊娠末期約3カ月間に急激に増大する。胎子の成長やエネルギー代謝に必要な栄養素は、主としてグルコースとアミノ酸で供給されている。子宮および胎盤の組織（胎盤、子宮内膜、子宮筋層）は、妊娠末期には妊娠子宮全体の重量の20%程度を占めているに過ぎないが、牛やめん羊では、それらの組織は子宮に取り込んだ酸素の35～50%、およびグルコースの65%を消費しているが、母牛の摂取した代謝エネルギーが胎子によって利用される効率は著しく低い。胎子への養分供給を制御する要因と考えられるものとして、子宮および臍帯動静脈の血流量があげられる。牛の妊娠子宮への血流量は、妊娠137日に比べて250日では4.5倍に、臍帯の血流量は21倍になっている。母体から胎子へのグルコースの輸送は、反芻動物では促進拡散によって行われるので、母体と胎子の血中のグルコース濃度の差および胎盤での輸送能力が非常に重要な役割をもっている。そのため、母体の側の血中グルコース濃度が減少すると、濃度差が減少して、結果的に妊娠子宮への取り込み量が低下することになる。また、促進拡散を行う担体の量は胎盤の大きさに比例するので、胎盤の成長は重要である。胎盤性ラクトゲンは、動物およびヒトの特殊な内分泌細胞から妊娠中に分泌されるペプチドホルモンである。妊娠中期頃より血中に出現し、分娩まで値は上昇を続け、分娩と共に消失する。このような分泌パターンから、乳腺の発育や胎子の発達を維持するために栄養分を分配することに潜在的に関与しているとも考えられている。このように、胎子の成長には母体の環境が大きく影響している。

キーワード：養分要求量、エネルギー、血流量、胎盤、胎盤性ラクトゲン

はじめに

妊娠末期は、経産牛では母体のボディコンディションを調整し、前泌乳次に消耗した消化器官や乳腺を回復させるとともに、胎子を順調に生育させることが必要である。また、最近では初産時の乳量も著しく増大しており、妊娠末期には、母牛、胎子および乳腺の成長に十分な

量の養分を供給するよう注意する必要がある。そのため、胎子の養分代謝について理解を深めることは、妊娠末期における精密な飼養管理に資することとなり、健康な子牛を得るとともに、母牛の泌乳および繁殖成績に好影響を及ぼすものと考えられる。なお、本総説は[20]の内容を一部修正・加筆したものである。

1. 胎子の栄養源

胎子の成長速度は、妊娠初期は小さいが、妊娠末期約3カ月間に急激に増大する(図1, [6])。胎子の成長やエネルギー代謝に必要な栄養素は、主としてグルコースとアミノ酸で供給されており、表1には、妊娠末期の牛における胎子成長に関するエネルギーと窒素の供給源と要求量が示してある [3]。飽食させたヤギの胎子のグルコースと乳酸塩の代謝を直接測定した結果、これらの栄養源の胎子の代謝に占める割合は、50～60%であったとの報告がある。反芻動物では、短鎖や長鎖の脂肪酸やケトン体は、胎盤をあまり通過できないため、酢酸は妊娠末

期の牛胎子のエネルギー源としては、およそ10～15%程度を占めるものと考えられている。残りの30～40%のエネルギー源は、アミノ酸であると考えられる。牛やヒツジの胎子におけるアミノ酸の正味取り込み量を求めた報告では、アミノ酸はエネルギー源として50%を占めていたと示している [22]。表1では、妊娠末期の牛の胎子では、取り込まれたアミノ酸の32% (12/38g/日) しか組織に蓄積されていない。このことは、正味要求量に対して、代謝アミノ酸量は3倍供給する必要があるということである。

妊娠末期の胎子への脂肪の蓄積量は非常に低い傾向にあり、このことは母体血中の長鎖脂肪

表1 妊娠末期の牛の胎子のエネルギーと窒素源および要求量

	エネルギー (kcal/日)	窒素 (g/日)
基質		
グルコースおよび乳酸塩	775	-
アミノ酸	1,306	38
酢酸	255	-
合計	2,336	38
要求量		
組織蓄積	605	12
心臓	1,605	-
尿素	125	23
合計	2,335	35

(妊娠250日のホルスタイン種で、胎子の体重を35kgとして試算, [3])

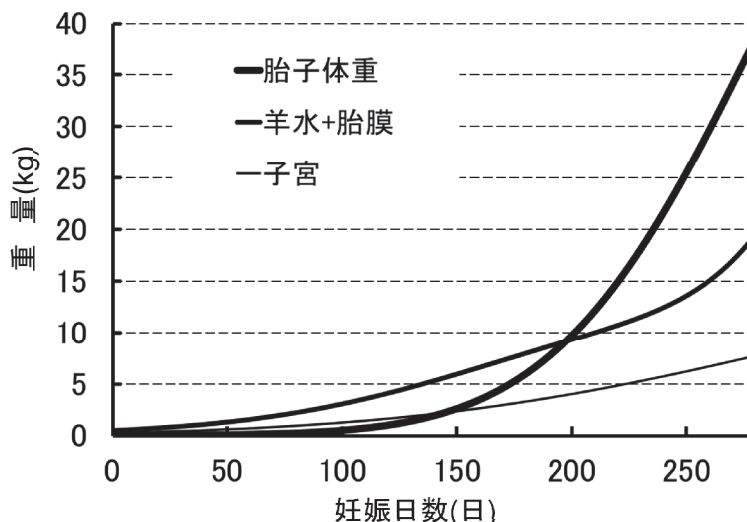


図1 牛の胎子、羊水、胎膜および子宮の重量と妊娠日数の関係 [6] より

酸が胎盤を通過できないためであると考えられる。また、妊娠末期の胎子の脂肪細胞における、脂肪酸合成能力がかなり低いためであるとも考えられる。

2. 胎盤と子宮の代謝

子宮および胎盤の組織（胎盤、子宮内膜、子宮筋層）は、妊娠末期には妊娠子宮全体の重量の20%程度を占めているに過ぎない。しかし、牛やヒツジでは、それらの組織は子宮に取り込んだ酸素の35～50%、およびグルコースの65%を消費していることが確認されている。子宮に取り込まれたグルコースは、その30～40%は乳酸塩に変換され、母体や胎子の血液中に放出される[22]。また、胎子胎盤に取り込まれたグルコースはフルクトースに変換され、胎子の血中に放出される。反芻動物の胎子血中のフルクトース濃度は高く、胎盤で盛んに生成されているが、代謝回転速度は遅く、エネルギー源としてはグルコースの1/5程度である[14]。

牛の胎盤は、妊娠230日頃まで成長していることが知られている[6]。子宮胎盤でのアミノ酸の代謝は活発に行われていることが報告されているが、この機序については、牛ではまだ解明されていない。

3. 胎子の養分要求量

(1) 妊娠時におけるエネルギーおよび蛋白要求量

Jakobsenら[11]は1957年、牛の胎子、子宮および胎盤等のエネルギー蓄積量を直接測定した結果、妊娠日数に対するそれらの合計エネルギーの蓄積曲線を示し、多くの研究者に引用されている。ホルスタイン種の妊娠時における胎子への蛋白蓄積量は、Bellら[4]の1995年の観察結果が参考になる。黒毛和種における妊娠時のエネルギーおよび蛋白蓄積量は、1983年に吉田ら[26]によって、妊娠日数を変数とした式が示されている。乳牛の妊娠時における代謝エネルギー要求量は、MoeとTyrrell[15]が1972年に97例の代謝試験の結果から、また、黒毛和種妊娠牛においては、岩崎ら[10]による1986年の代謝試験結果から、妊娠末期の1日あたりの代謝エネルギー要求量が求められて

いる。

(2) エネルギー利用効率

母牛の摂取した代謝エネルギーが胎子によって利用される効率は、乳牛で10.5% [15]、ヘレフォード種で14% [6]、黒毛和種で15% [10]との報告がある。これら胎子蓄積への代謝エネルギー利用効率の値は、維持への利用効率で70～80%、泌乳で60～70%、発育や肥育で40～60% [16]といわれていることと比較して著しく低くなっている。

4. 胎子の成長に影響する要因

(1) 血流量

胎子への養分供給を制御する要因と考えられるものとして、子宮および臍帯動脈の血流量があげられる。牛の妊娠子宮への血流量は、妊娠137日に比べて250日では4.5倍に、臍帯の血流量は21倍になっている[21]。妊娠末期のヒツジの給餌量を制限することによって、子宮を通過する血流量は、低栄養の場合32%減少し、その結果、子宮での酸素とグルコースの取り込み量はそれぞれ63%および66%低下する[2]。最近のヒツジにおける研究では、未経産の成長中の妊娠ヒツジにおいては、分娩前の栄養過多の場合においても、適切な栄養管理の妊娠ヒツジに比べて子宮動脈血流量が低下し、胎子の生時体重が減少するとの報告がされている[25]。

2001年にNishidaら[17]は、妊娠牛の腹部を起立位のまま切開し、触診で子宮動脈へ超音波血流量センサーを装着することによって、分娩前の乳牛における子宮動脈血流量を連続的に長期間測定できる手法を開発した。この手法を用いて、妊娠220、250および266日目のホルスタイン種経産妊娠牛の中子宮動脈血流量を測定した結果、それぞれ6.7、8.9および8.8ℓ/分であった。また、同手法を用いて、ホルスタイン種の経産妊娠牛の、妊娠226、248および269日（分娩前8週間）における佇立と横臥時における中子宮動脈血流量を測定した。その結果、中子宮動脈血流量は佇立と横臥時でそれぞれ8.0と8.8ℓ/分、9.9と11.1ℓ/分および8.1と9.7ℓ/分であり、いずれも横臥時の方が有意に増加した[18]。さらにホルスタイン種の

経産妊娠牛 4 頭の両側子宮動脈へ超音波血流計を装着し、妊娠約 226、248 および 269 日に血流量を測定した結果、妊角、非妊角側でそれぞれ 7.98 と 2.36 l / 分、8.88 と 2.88 l / 分、7.77 と 3.21 l / 分であった [19]。

(2) 品種

1991 年 Ferrell [5] は、シャロレー種とブラーマン種の牛を用いて、母体の品種の違いが胎子の成長に及ぼす影響について検討している。シャロレー種胎子の場合、妊娠 230 日での胎盤重量および子宮血流量は、母親がブラーマン種では、それぞれ 4.7kg、4.7 l / 分であり、母親がシャロレー種では、それぞれ 5.6kg および 9.2 l / 分と、いずれもシャロレー種の母親の方が大きい値を示している。また、妊娠 230 日では、母親の品種は胎子の体重には影響はなかったが、妊娠 270 日におけるシャロレー種胎子の体重は、母親がブラーマン種の場合は 33.9kg、シャロレー種の場合は 46.9kg と大きな差がみられ、胎子の成長には母体の環境が大きく影響しているとの結果を得ている。

(3) 母体の栄養状態

母体から胎子へのグルコースの輸送は、反芻動物では促進拡散によって行われるので、母体と胎子の血中のグルコース濃度の差および胎盤

での輸送能力が非常に重要な役割をもっている [24]。そのため、母体の側の血中グルコース濃度が減少すると、濃度差が減少して、結果的に妊娠子宮への取り込み量が低下することになる [9]。また、促進拡散を行う担体の量は胎盤の大きさに比例するので、胎盤の成長は重要である。妊娠後期になると、胎子の体重と胎盤の重量の正の相関が徐々に強くなり、栄養状態の良い多胎妊娠ヒツジの分娩直前になると、胎盤の重量の変動が胎子の体重の変動要因の約 90% を占めるようになる (図 2 [8])。

ところが、妊娠末期のヤギを 5 日間にわたって絶食させた場合でも、胎子へのアミノ酸取り込み量にはほとんど影響はない。これは、ほとんどのアミノ酸が能動輸送で取り込まれるために、母体の血中アミノ酸濃度に影響を受けないためであろうと考えられる。ただ、エネルギー不足の状態が長く続くと、グルコース不足を補うために、エネルギー源としてアミノ酸を利用するようになり、蛋白の合成や胎子組織の蓄積が犠牲となり、結果として、胎子の発育の遅れが起こることとなる [13]。胎子の骨格筋は、脳や心臓に比べて栄養分配の優先順位が低く、特に栄養不足の影響を受けやすい。出生後に筋線維の数は増加しないため、胎子の間の骨格筋の発達は重要である。母牛へのタンパク質補給が子牛の出生時体重を増加させ、胎子の筋肉の

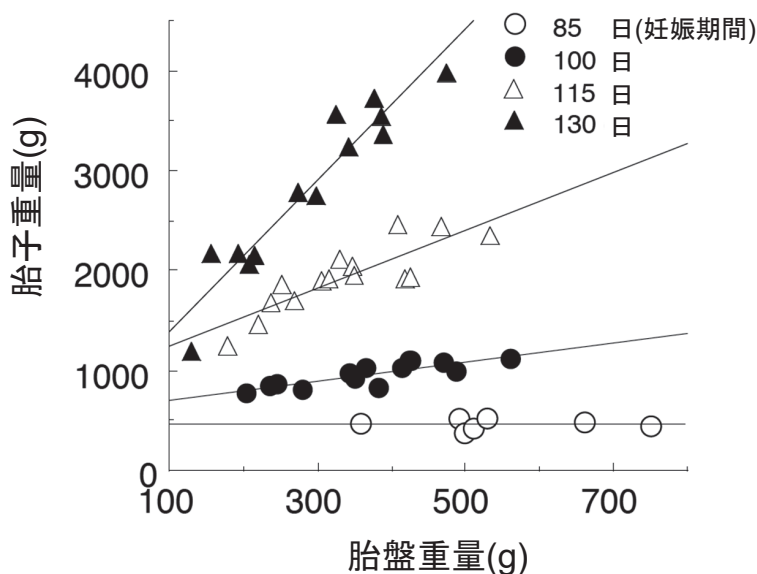


図2 ヒツジ妊娠期間中の胎盤重量と胎子重量の関係

妊娠85日目 (○, $R^2=0.00$)、100日目 (●, $R^2=0.70$)、115日目 (△, $R^2=0.73$)、130日目 (▲, $R^2=0.91$) の雌ヒツジにおける胎子重量と胎盤重量の関係 [8]。

成長を潜在的に変える可能性があることが示されている [7]。

(4) ホルモン

胎盤性ラクトゲン (Placental Lactogen; PL) は、動物およびヒトの特殊な内分泌細胞から妊娠中に分泌されるペプチドホルモンである。ヒツジやヤギ等では、妊娠中期頃より血中に出現し、分娩まで値は上昇を続け、分娩と共に消失する。このような分泌パターンから、乳腺の発育に大きな役割を演じているものとされているが、胎子の発達を維持するために栄養分を分配することに潜在的に関与しているとも考えられている [23]。妊娠ヒツジに維持量に制限、または自由に採食できるようにした実験を行った結果、妊娠末期には維持量給与区の方が母体の増体やボディコンディションスコアは低かった

が、胎盤性ラクトゲンやプロジェステロン濃度は高く (図3)、胎盤重量と子ヒツジの出生時体重が大きかった [12]。Bakerら [1] は、ヒツジの妊娠中に PL の減少を実験的に誘発し、PL レベルの大幅な減少が胎子の子宮内発育制限の発生率の上昇と関連している可能性を推測した。in vivo で PL の発現を変化させ、分娩直前 (妊娠 135 日) の PL の mRNA 発現を 50%、血中タンパク質濃度を 38% 低下させ、その結果、胎盤重量、胎子重量、胎子肝臓重量をそれぞれ 52%、32%、41% 低下させた。また、PL の減少は、胎子の肝組織におけるインスリン様成長因子 -1 (IGF1) および IGF2 の mRNA のレベルを有意に低下させた。さらに、臍帯動脈における胎児の IGF1 濃度は、対照群と比較して PL の減少によって顕著に低下した。このように、母体の栄養状態と胎子の発育

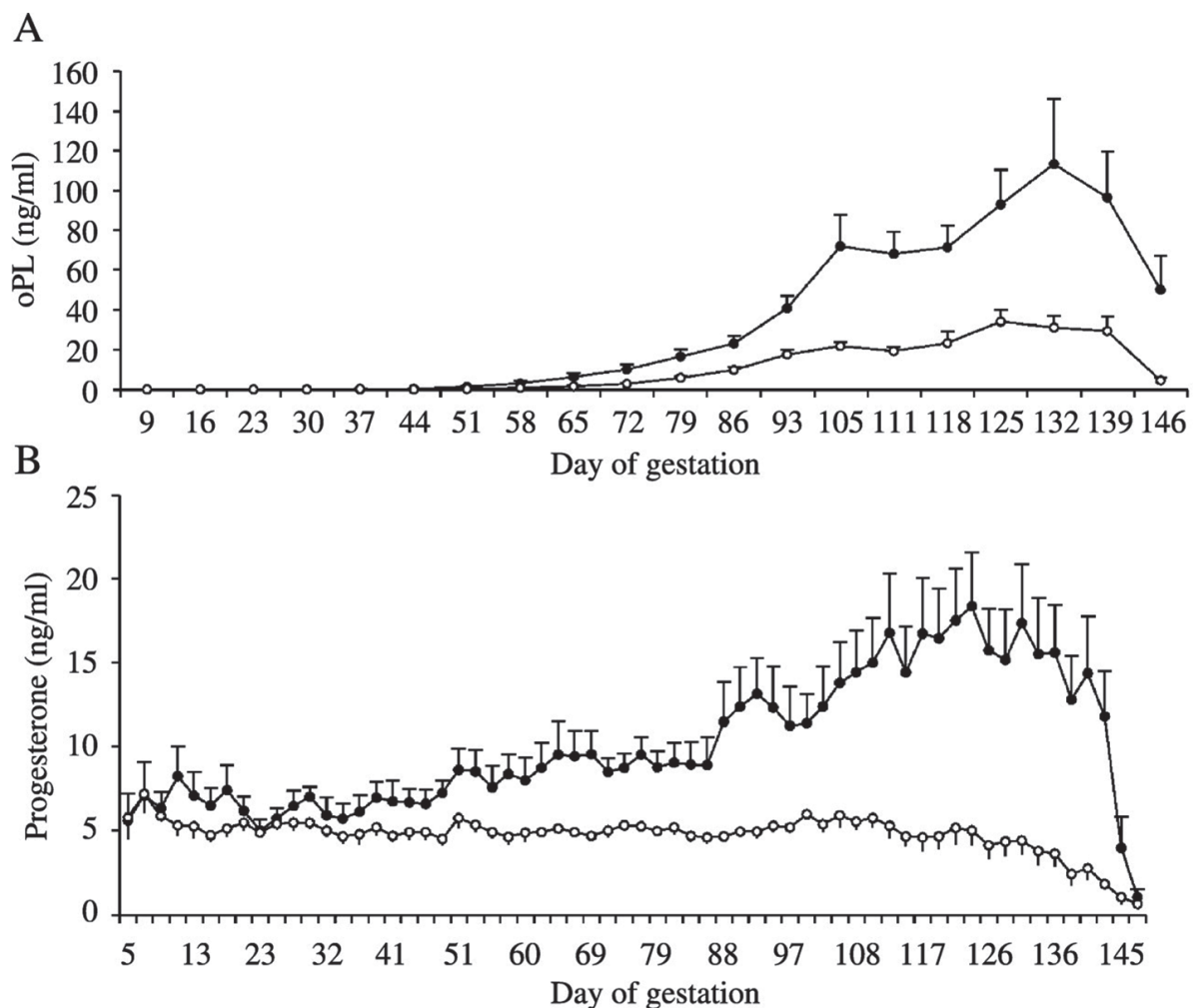


図3 ヒツジ妊娠期間中の胎盤性ラクトゲン (A) およびプロジェステロン (B) 濃度維持量給与 (●)、自由採食 (○)、[12] より

には単純な正の相関関係にあるのではなく、種々の調節機構が働いて低栄養状態に備えている可能性が考えられる。

引用文献

- [1] Baker, C.M., Goetzmann, L.N., Cantlon, J.D., Jeckel, K.M., Winger, Q.A., Anthony, R.V. 2016. Development of ovine chorionic somatomammotropin hormone-deficient pregnancies. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 310: R837-R846.
- [2] Bell, A. W. 1984. Factors controlling placental and foetal growth and their effects on future production. *Reproduction in sheep.* (D. R. Lindsay and D. T. Pearce, eds) . Cambridge University Press, Cambridge, New York, USA, 144-152.
- [3] Bell, A. W. 1995. Regulation of organic nutrient metabolism during transition from late pregnancy to early lactation. *J. Anim. Sci.* 73: 2804-2819.
- [4] Bell, A. W., Slepatis, R., Ehrhardt, R. A. 1995. Growth and accretion of energy and protein in the gravid uterus during late pregnancy in Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 78: 1954-1961.
- [5] Ferrell, C. L. 1991. Maternal and fetal influences on uterine and conceptus development in the cow 2. blood flow and nutrient flux. *J. Anim. Sci.* 69: 1954-1965.
- [6] Ferrell, C. L., Garrett, W. N., Hinman, N. 1976. Growth, development and composition of the udder and gravid uterus of beef heifers during pregnancy. *J. Anim. Sci.* 42: 1477-1489.
- [7] Funston R. N., Larson, D. M., Vonnahme, K. A. 2010. Effects of maternal nutrition on conceptus growth and offspring performance: Implications for beef cattle production. *J. Anim. Sci.* 88: E205-E215.
- [8] Greenwood, P. L., Slepatis, R. M., Bell, A. W. 2000. Influences on fetal and placental weights during mid to late gestation in prolific ewes well nourished throughout pregnancy. *Reprod. Fertil. Dev.* 12: 149-156.
- [9] Hay Jr., W. W., Sparks, J. W., Wilkening, R. B., Battaglia, F. C., Meschia, G. 1984. Fetal glucose uptake and utilization as functions of maternal glucose concentration. *Am. J. Physiol.* 246: E237-E242.
- [10] 岩崎和雄 . 1986. 黒毛和種牛の妊娠時におけるエネルギー代謝とエネルギー利用効率 . 畜試研報 . 45: 25-92.
- [11] Jakobsen, P. E., Sorensen, P. H., Larsen, H. 1957. Energy investigations as related to fetus formation in cattle. *Acta Agr. Scand.* 7: 103-112.
- [12] Lea R. G., Wooding, P., Stewart, I. Hannah, L. T., Morton, S., Wallace, K., Aitken, R. P., Milne, J. S., Regnault, T. R., Anthony, R. V., Wallace, J. M. 2007. The expression of ovine placental lactogen, StAR and progesterone-associated steroidogenic enzymes in placentae of overnourished growing adolescent ewes. *Reproduction.* 133: 785-796.
- [13] Lemons, J. A., Schreiner, R. L. 1983. Amino acid metabolism in the ovine fetus. *Am. J. Physiol.* 244: E459-E466.
- [14] Meznarich, H. K., Hay Jr., W. W., Sparks, J. W., Meschia, G., Battaglia, F. C. 1987. Fructose disposal and oxidation rates in the ovine fetus. *Q. J. Exp. Physiol.* 72: 617-625.
- [15] Moe, P. W., Tyrrell, H. F. 1972. Metabolizable energy requirements of pregnant dairy cows. *J. Dairy Sci.* 55: 480-483.
- [16] Moe, P. W., Tyrrell, H. F. 1973. The rationale of various energy systems for ruminants. *J. Anim. Sci.* 37: 183-189.
- [17] Nishida, T., Ando, S. Islam, R. M., Ishida, M., Nagao, Y. 2001. Establishment of a simple method for measurement of chronic blood flow in uterine artery of pregnant cows. *J. Dairy Sci.* 84: 1621-1626.
- [18] Nishida, T., Hosoda, K., Matsuyama, H., Ishida, M. 2004. Effect of lying behavior on uterine blood flow in cows during the third trimester of gestation. *J. Dairy Sci.* 87: 2388-2392.
- [19] Nishida, T., Hosoda, K., Matsuyama, H., Ishida, M. 2006. Collateral uterine blood flow in Holstein cows during the third trimester of pregnancy, *J. Reprod. Dev.*, 52: 663-668.
- [20] 西田武弘 . 2021. 第1章 1-4 胎子の栄養と成長 . 新しい子牛の科学 胎生期から初産分娩まで . 家畜感染症学会編 . 緑書房 , 東京 , pp 40-43.
- [21] Reynolds, L. P., Joel S Caton, J. S., Redmer, D. A., Grazul-Bilska, A. T., Vonnahme, K. A., Borowicz, P. P., Luther, J. S., Wallace, J. M., Wu, G., Spencer, T. E. 2006. Evidence for altered placental blood flow and vascularity in compromised pregnancies. *J. Physiol. (Lond).* 572(Pt 1): 51-58.
- [22] Reynolds, L. P., Ferrell, C. L., Robertson, D. A., Ford, S. P. 1986. Metabolism of the gravid uterus, foetus and utero-placenta at several stages of gestation in cows. *J. Agric. Sci., Camb.* 106: 437-444.
- [23] Takahashi, T., Hayashi, K., Hosoe, M. 2013. Biology of the Placental Proteins in Domestic Ruminants: Expression, Proposed Roles and Practical Applications. *JARQ* 47: 43-51.

- [24] Tao, S., Dahl, G. E. 2013. Heat stress effects during late gestation on dry cows and their calves. *J. Dairy Sci.* 96: 4079-4093.
- [25] Wallace, J. M., Milne, J. S., Matsuzaki, M., Aitken, R. P. 2008. Serial measurement of uterine blood flow from mid to late gestation in growth next term restricted pregnancies induced by overnourishing adolescent sheep dams. *Placenta.* 29: 718-724.
- [26] 吉田正三郎, 西村宏一, 常石英作, 西田朗. 1983. 黒毛和種の妊娠中の胎児及び生殖器の発育と養分蓄積に関する研究. *東北農試研報.* 68: 87-94.

Nutrition and Growth of Ruminant Fetus

Takehiro Nishida

Department of Life and Food Sciences,
Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine,
Obihiro, Hokkaido 080-8555, Japan
Tel: +81-155-49-5455
E-mail: nishtake@obihiro.ac.jp

[Abstract]

A better understanding of the nutrient metabolism of the fetus will contribute to precise feeding management at the end of pregnancy, resulting in healthy calves and having a positive effect on milk production and reproductive performance of the cows. The growth rate of the fetus is small at the beginning of pregnancy, but increases rapidly during the last 3 months of pregnancy. The nutrients requirement for fetal growth and energy metabolism are supplied mainly by glucose and amino acids. The uterine and placental tissues (placenta, endometrium, and myometrium) account for only about 20% of the total weight of the pregnant uterus at the end of pregnancy, but in cattle and sheep, they consume 35-50% of the oxygen and 65% of the glucose taken into the uterus. Blood flow in the uterus and umbilical arteriovenous system is a possible regulator of nutrient supply to the fetus. Blood flow to the pregnant uterus of cows was 4.5 times greater at 250 days than at 137 days gestation, and blood flow to the umbilical cord was 21 times greater. Since the transport of glucose from the dam to the fetus takes place by accelerated diffusion in ruminants, the difference in the concentration of glucose in the blood of the dam and fetus and the transport capacity of the placenta play a very important role. Therefore, if the concentration of glucose in the blood of the dam decreases, the difference in concentration will decrease, resulting in a decrease in the amount of glucose taken into the pregnant uterus. In addition, the growth of the placenta is important because the amount of carriers for facilitated diffusion is proportional to the size of the placenta. Placental lactogen is a peptide hormone secreted during pregnancy by specialized endocrine cells in animals and humans. It appears in the blood from mid-pregnancy and remains elevated until delivery, when it disappears. The secretion pattern suggests that it is potentially involved in the distribution of nutrients to maintain mammary gland development and fetal development. Thus, the maternal environment has a great influence on the growth of the fetus.

Keywords: Nutrient requirement, Energy, Blood flow, Placenta, Placental lactogen