

ホルスタイン種去勢育成牛への TMR 給与が发育性および骨格筋发育関連遺伝子の発現に及ぼす影響

稲田 淳*・浅田研一・磯崎良寛

育成牛に対するTMR給与とその栄養水準の違いが、骨格筋成長を中心とした发育性に及ぼす影響を明らかにするために、ホルスタイン種去勢育成牛17頭を用い試験を実施した。試験区はTMR区 (TDN71%, CP17%, NDF35%), TMR区と同じ栄養水準で濃厚飼料と粗飼料を分離給与する分離区, TMRの栄養水準を高めた高TMR区 (TDN74%, CP19%, NDF31%) の3区を設定した。TMR区における粗飼料摂取量は分離区より有意に多く ($P<0.05$)、試験全期間通算のNDF摂取量は他の試験区より有意に多かった ($P<0.05$)。分離区の腹囲は試験終了時において他の試験区より有意に小さく ($P<0.05$)、第一胃内容液pHは他の試験区より有意に低い値を示した ($P<0.05$)。血漿中IGF-I濃度は全ての試験区で上昇しながら推移したが、各試験区間に顕著な差異は認められなかった。胸最長筋におけるTMR区のIGF-I receptor発現量は分離区より低い傾向があり ($P<0.10$)、分離区のMyostatin発現量は高TMR区より有意に低く ($P<0.05$)、TMR区より低い傾向があった ($P<0.10$)。これらのことから、ホルスタイン種去勢育成牛に対するTMR給与は、分離給与と比較して、高い粗飼料摂取量を安定的に維持できることが明らかになった。また、給与法の違いは胸最長筋におけるIGF-I receptorとMyostatinの発現量に影響を及ぼすことから、TMR給与が骨格筋成長に影響を及ぼす可能性が示唆された。さらに、TMRの栄養水準をあげても、发育性、血漿中IGF-I濃度、胸最長筋における筋成長関連因子の発現状況に影響を及ぼさないことが明らかになった。

[キーワード: ホルスタイン種去勢育成牛, TMR, 发育性, 骨格筋]

Effects of Feeding TMR on Growth Performance and Expression of Myogenic Regulatory Genes of Holstein steers during the Rearing Stage. INADA Sunao, Kenichi ASADA and Yoshihiro ISOZAKI (Fukuoka Agricultural Research Center, Chikushino, Fukuoka 818-8549, Japan) *Bull. Fukuoka Agric. Res. Cent.* 30: 1-6 (2011)

The purpose of this study was to investigate the effect of feeding total mixed rations (TMR) during the rearing stage (157-268days age) on the growth performance and expression of myogenic regulatory genes (IGF-I, IGF-I receptor and myostatin) in the skeletal muscle of Holstein steers. Seventeen steers were selected for this study. Five were fed TMR (TDN:71%, CP:17%) based on the general nutritional level in Japan (Group A), six were fed a concentrate and roughage diet, which had the same nutritional levels the diet fed to Group A (Group B), and the remaining six were fed a high nutritional level TMR (TDN:74%; CP:19%)(Group C). In Group A, the NDFI was higher than in other two groups and the abdominal circumference was larger than in Group B. In Group B, the pH of the rumen juice at the end of the experiment was lower than in the other two groups, and the mRNA expression of myostatin in the skeletal muscle was significantly lower than in Group C and tended to be lower than in Group A. These results suggested that feeding TMR helps to maintain a high roughage intake and steady rumen condition during the rearing stage and the myogenic levels might be controlled by a change in the mRNA expression of myostatin in the skeletal muscle.

[Key words : Holstein steers, rearing stage, TMR, growth performance, skeletal muscle]

緒 言

肉用牛の育成期飼養管理に関しては、十分な粗飼料摂取量の確保により、フレームサイズの发育を最大限に促進し、皮下脂肪、内臓脂肪等の余剰な沈着を抑制しつつ肉質を向上させることが重要である。Schoonmakerら (2003, 2004) は、交雑種 (アンガス種×シンメンタル種) 去勢牛の育成期 (119~218日齢時) に濃厚飼料を不断給餌することで、日増体量に優れ、皮下への脂肪蓄積が亢進されることを報告した。また、育成期において粗飼料を多給した場合、皮下脂肪の蓄積が抑制され、枝肉の赤肉割合は増加するが、飼料摂取量、日増体量および脂肪交雑度が低下することも報告されている (Plegge 1987, Hicksら 1990, Murphy and Loerch 1994, Myersら 1999, Schoonmakerら 2002)。これらの報告は、育成期における

濃厚および粗飼料の給与条件の違いが、その後の发育性および殺時の肉質に影響を及ぼすことを示唆している。

摂取飼料中の粗濃比を一定に維持し、摂取量を向上させる技術の一つとして、TMR (Total Mixed Rations) 給与が有効であり、乳牛を中心に普及している (泉ら 2001)。しかし、肉用牛の育成期では、濃厚飼料と粗飼料の分離給与が一般的であり、TMR給与が育成牛の发育性に及ぼす影響についての知見も少ない。TMR給与およびその栄養水準の違いが、育成牛の骨格筋成長に及ぼす影響を明らかにすることは、ホルスタイン種の特徴である高い发育性の維持と産肉量の確保のために重要である。育成牛の栄養摂取と发育性に大きく関与する内分泌物質として、血漿中のインスリン様成長因子-I (IGF-I) がある。血漿中のIGF-Iは、骨格筋で生産されるIGF-Iとその受容体および筋分化抑制因

* 連絡責任者
(企画情報部: s-inada@farc.pref.fukuoka.jp)

子であるMyostatinの発現と密接に関連しながら、骨格筋成長をコントロールしていると考えられる。そこで、本研究では栄養水準の異なるTMRを給与した場合と分離給与した場合のホルスタイン種去勢育成牛の骨格筋成長を中心とした発育性と血漿中IGF-I濃度変化および骨格筋成長関連遺伝子（IGF-I、IGF-I受容体（IGF-I receptor）、Myostatin）の発現状況について調査した。

材料および方法

1 供試牛および飼料給与

ホルスタイン種去勢育成牛17頭（平均体重：156.8 kg，平均日齢：129.8日齢）を供試し，2004年 8月 5日から2004年11月24日までの 112日間育成試験を実施した。試験区には，慣行的な栄養水準のTMRを給与するTMR区に 5頭，細断乾草（ブルーグラス）を粗飼料，それ以外の単味飼料をTMR区と同様の構成比で混合したものを濃厚飼料として，それぞれ分離給与する分離区に 6頭，高栄養TMRを給与する高TMR区に 6頭をそれぞれ配置した。第1表に各試験区における給与飼料配合割合および栄養水準を示した。全試験牛は個体ごとに繋留舎飼いし，試験飼料を不断給餌させ，舐塩および飲水は自由とした。

第 1 表 各試験区における給与飼料配合割合および栄養水準

項 目	T M R 区	分離区		高 T M R 区
		濃厚飼料	粗飼料	
配合割合（乾物％）				
アルファルファミール	3.0	3.6	0.0	3.0
ブルーグラス乾草	18.3	0.0	100.0	15.2
圧ベントウモロコシ	17.3	21.2	0.0	24.5
皮付き圧ベン大麦	7.2	8.9	0.0	7.2
脱脂大豆粕	8.9	10.8	0.0	14.2
一般フスマ	20.1	24.6	0.0	13.8
ビール粕飼料	23.6	28.9	0.0	20.4
炭酸カルシウム	1.7	2.0	0.0	1.7
栄養水準（％） ¹⁾				
D M ²⁾	74.3	71.3	91.3	75.8
T D N ³⁾	71.0	76.1	53.0	74.0
C P ⁴⁾	17.0	18.9	8.4	18.5
N D F ⁵⁾	35.3	29.7	60.0	30.7

1) 栄養水準は，各配合単味飼料の分析値および日本標準飼料成分表における消化率より算出。

2) D M：乾物。

3) T D N：可消化養分総量。

4) C P：粗タンパク質。

5) N D F：中性デタージェント繊維。

2 調査項目

(1) 飼料摂取量および発育状況 試験期間における各試験区の栄養摂取量および試験終了時の発育状況を調査した。栄養摂取量は，各試験牛における毎日の給与量および残飼量を計測することにより，各期間ごとの一日当たりの栄養（可消化養分総量：TDN，粗タンパク質：CP，中性デタージェント繊維：NDF）摂取量を算出した。発育状況については，試験終了時に体重および体測尺値（体長，体高，十字部高，胸囲，腹囲）をそれぞれ測定した。

(2) 第一胃内容液性状 試験終了時における試験牛の第一胃内容液中 pH，アンモニア態窒素および主要揮発性脂肪酸として酢酸とプロピオン酸濃度を調査した。第一胃内容液は経口カテーテル法により採取した。採取日の 13：00 に全試験牛の給与飼料を取り除いた後，採取時刻の 15：00 まで試験牛は飲水および舐塩のみとした。採取した第一胃内容液は直ちに pH を測定（DPH-1，ATAGO）した後，2 重ガーゼで濾過し，遠心分離（3,000rpm，30min）により得られた上澄み液について，アンモニア態窒素濃度をケルダール法（Broderick and Kang 1980）により，揮発性脂肪酸濃度をガスクロマトグラフ（GC-15A，SHIMADZU）により測定した（Vanzant and Cochran 1994）。

(3) 血漿中インスリン様成長因子-I（IGF-I）濃度 試験期間中の各試験区における血漿中インスリン様成長因子-I（IGF-I）濃度変化状況を調査した。約 28 日ごとに頸静脈より真空採血管で血液を採取し，ただちに遠心分離（3,000rpm，4℃，20min）により血漿を分離した後，測定まで -40℃で凍結保存した。血漿中 IGF-I 濃度の測定は外部分析機関（株式会社 SRL）において，結合蛋白を除去した後，ヒト IGF-I マウスモノクローナル抗体をビーズ固相とトレーサーに使用した RIA 固相法（IGF-I（Somatomedin-C）IRMA“Daiichi”）により測定した。

(4) 骨格筋成長関連遺伝子の発現定量解析 試験終了時にバイオプシー法により胸最長筋サンプルを採取した。生体からの筋材料の採取（バイオプシー）は，ニードルバイオプシー（カーディナルヘルス製，14 G）によって実施した。バイオプシーの前処理として，切開部位の剃毛，鎮静剤投与後に局所麻酔を事前に施した。ニードルバイオプシーは，第一腰椎から頭方に向かい，胸最長筋の筋線維の走行に沿って挿入し，第 12 胸椎に相当する部位から幅 2mm 程度の筋材料を採取した。採取した骨格筋サンプル（幅 2mm，全長約 80mm）は速やかに液体窒素中にて急速凍結させ，RT-PCR 解析を実施するまで -80℃で冷凍保存した。total RNA 抽出，逆転写反応による cDNA 合成，RT-PCR 解析およびプライマー設計（第 2 表）は，既報（Inada ら 2010）と同様の手法により実施した。また，内部標準遺伝子として，Ribosomal Protein L7（RPL7）を採用し，標的遺伝子の発現定量と併せて行うことで，鋳型量および逆転写効率の補正を行った。

3 統計処理

調査結果は各試験区の平均値で示した。統計処理は，処理区を要因とする一元配置分散分析を行った。その後，処理区間において有意差が認められた際は，さらに Bonferroni 検定により有意差の検定を行った。

結 果

1 栄養摂取量および発育状況

試験前期，後期および全期間通算における各試験区の一日あたりの乾物摂取量（DMI），可消化養分総量摂取量（TDNI），粗タンパク質摂取量（CPI）および中性デタージェント繊維摂取量（NDFI）を第 3 表に示した。また，試験終了時における体重と体測尺値（体長，体高，十時部高，胸囲，腹囲）を第 4 表に

示した。試験飼料の総DMIについて試験区間に有意な差は認められなかったものの、試験前後期および全期間通算でのTMR区における粗飼料（ブルーグラス乾草）のDMIは分離区より有意に多かった（ $P<0.05$ ）。試験後期における高TMR区のTDNIおよびCPIは分離区より多い傾向が認められた（ $P<0.10$ ）。試験前後期におけるTMR区のNDFIは、高TMR区より有意に多く（ $P<0.05$ ）、全期間通算でのTMR区のNDFIは他の試験区より有意に多かった（ $P<0.05$ ）。

試験終了時における体重は、高TMR区が分離区より重くなる傾向が認められた（ $P<0.10$ ）。試験終了時における体長、体高、十字部高および胸囲について各試験区間に有意な差異は認められなかったが、腹囲は分離区が他の試験区より有意に小さい値を示した（ $P<0.05$ ）。

2 第一胃内容液性状

試験終了時における各試験区の第一胃内容液中pH、アンモニア態窒素濃度および主要揮発性脂肪酸濃度を第5表に示した。第一胃内容液のpHは、分離区で他の試験区より有意に低い値を示した（ $P<0.05$ ）。アンモニア態窒素濃度に試験区間で有意な差異は認められなかった。調査した揮発性脂肪酸のうちプロピオン酸濃度について高TMR区がTMR区より有意に高かったものの（ $P<0.05$ ）、酢酸および総揮発性脂肪酸濃度について、試験区間に有意な差異は認められなかった。

3 血漿中インスリン様成長因子-I (IGF-I) 濃度変化

試験期間中における各試験区の血漿中インスリン様成長因子-I (IGF-I) 濃度の推移を第1図に示した。試験期間中を通じて、全ての試験区で成長にともない血漿中IGF-I濃度は上昇しながら推移した。また、各試験区間において血漿中IGF-I濃度に有意な差異は認められなかったものの、試験中間時（185日齢時）において高TMR区の血漿中IGF-I濃度が分離区より高くなる傾向が認められた（ $P<0.10$ ）。

4 胸最長筋における骨格筋成長関連遺伝子の発現量

試験終了時にバイオプシー法により採取した胸最長筋における骨格筋成長関連遺伝子（IGF-I、IGF-I receptorおよびMyostatin）のm-RNA発現量を第2図に示した。IGF-I発現量に試験区間で有意な差異は認められなかったものの、IGF-I receptorの発現量は、分離区がTMR区より高い傾向を示した（ $P<0.10$ ）。また、Myostatinの発現量は、分離区が高TMR区より有意に低い値を示し（ $P<0.05$ ）、TMR区より低い傾向を示した（ $P<0.10$ ）。

考 察

1 TMR給与効果

育成牛に対するTMRの給与が、飼料摂取量、发育

第2表 骨格筋成長関連遺伝子に対するRT-PCRプライマー塩基配列

遺伝子名	forward	reverse	増幅サイズ (bp)
IGF-I	5' -TCTGAGGAGGCTGGAGATGT- 3'	5' -CAACACCCATGCATTGTGG- 3'	476
IGF-I receptor	5' -GCAGATGACATTCCTGGGCC- 3'	5' -GCTGCGCTGAAATACTCCG- 3'	461
Myostatin	5' -TGTGCAATCCTGAGACTCATC- 3'	5' -GGAGACATCTTTGTAGGAGTACAG- 3'	540
RPL7 ¹⁾	5' -GCAGAACCCAAATTGGCGTTTGTGCATCAG- 3'	5' -GAAGACAATTTGAAGGGCCACAGGAAGT- 3'	392

1) RPL7: 内部標準 (Ribosomal protein L7)

第3表 試験前後期および全期間通算における各試験区の飼料摂取量

項 目 (kg)	前期 (130-185日齢)			後期 (186-241日齢)			全期間通算		
	TMR区	分離区	高TMR区	TMR区	分離区	高TMR区	TMR区	分離区	高TMR区
DMI ¹⁾	5.77	5.60	5.77	7.75	7.41	7.73	6.76	6.50	6.75
粗飼料DMI ²⁾	(1.06 ^a)	(0.79 ^b)	(0.88)	(1.42 ^A)	(0.99 ^B)	(1.18)	(1.23 ^A)	(0.89 ^B)	(1.02)
TDNI ³⁾	4.10	4.14	4.27	5.51	5.33 [†]	5.72 [†]	4.80	4.74	5.00
CPI ⁴⁾	0.98	1.04	1.07	1.32	1.30 [†]	1.43 [†]	1.15	1.17	1.25
NDFI ⁵⁾	2.04 ^a	1.90	1.77 ^b	2.74 ^a	2.50	2.30 ^b	2.39 ^a	2.19 ^b	2.07 ^b

1) DMI: 乾物摂取量。

2) 粗飼料DMI: DMIの内、粗飼料（ブルーグラス乾草）のDMI。分離区は実測値、その他の試験区はDMIに粗飼料混合割合を乗じて算出。

3) TDNI: 可消化養分総量摂取量。

4) CPI: 粗タンパク質摂取量。

5) NDFI: 中性デタージェント繊維摂取量。

6) 同時期、同項目内において大文字、小文字異符号間で試験区間にそれぞれ有意差有り (A-B: $P<0.01$, a-b: $P<0.05$)。

7) 同時期、同項目内において†符号間に試験区間で異なる傾向有り (†-†: $P<0.10$)。

性および骨格筋成長関連因子の発現に及ぼす影響を明らかにするために、TMR区と分離区について比較検討した。TMR区の粗飼料DMIとNDFIは分離区より有意に高く、育成期に十分量の粗飼料を摂取させるためにTMR給与は有効である。第一胃内容液性状についてTMR区のpHが分離区より有意に高い値を示したことは、粗飼料摂取量増加が反芻回数と唾液分泌量に影響を及ぼした結果と考えられた。この粗飼料DMIおよびNDFI増加は第一胃容積の拡充をもたらした。試験終了時においてTMR区の腹囲が分離区より大きな値を示した要因と考えられた。

インスリン様成長因子-I (IGF-I) はインスリンと配列が高度に類似したポリペプチドであり、主に肝臓において成長ホルモンによる刺激で分泌され、血液により動物体内を循環する。特に筋細胞の成長は血液中IGF-Iの影響を強く受ける (Cohenら 1991)。Matsuzakiら (2001) は、育成期 (5-8月齢) におけるホルスタイン種去勢牛の血漿中IGF-I濃度は、タンパク質を中心とした摂取エネルギー量の増加にともない上昇することを明らかにした。これらのことから、本研究においてTMR区と分離区の血漿中IGF-I濃度推移に差異は認められなかったことは、CPIが同等であったためと考えられる。

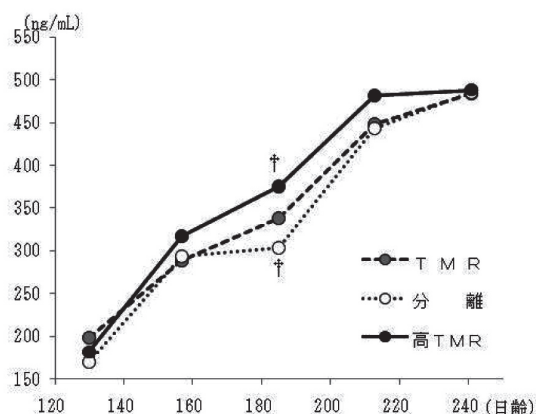
一般に骨格筋を構成する筋細胞あるいは筋線維の分化には、筋分化誘導能を有する筋分化制御因子群 (Myogenic Regulatory Factors: MRFs) が関

与している (Wrightら 1989, Hinterbergerら 1991, Weintraub 1993, Megeney and Rudicki 1995)。MRFsは筋芽細胞の増殖と分化、筋管と筋線維の形成を制御し、筋肉の主要な成長因子であるIGF-Iとともに骨格筋の成長を促進する。逆に、筋芽細胞増殖の抑制的調節因子としてMyostatinがある。Inadaら (2010) は、2-5月齢時の交雑種去勢牛の胸最長筋について、IGF-Iの発現量は成長、摂取栄養条件による影響を受けないことを報告している。このことは、本研究における試験終了時のIGF-I発現量に試験区間で差異が認められなかった結果と一致した。また、TMR区のIGF-I receptorの発現量が分離区より低い傾向を示したことから、TMR給与が骨格筋へのIGF-I取り込みに何らかの影響を及ぼす可能性が示唆された。馬場ら (2003) は、育成期 (5-7月齢時) に濃厚飼料を多給した場合と放牧飼養の黒毛和種胸最長筋におけるMyostatin発現量を調査した結果、濃厚飼料を多給した試験牛においてMyostatinの発現量が高く、この要因として内因性増殖抑制物質chalcones (McPherronら 1997) による調整機構の存在を報告している。つまり、濃厚飼料の多給が、骨格筋において筋分化促進の方向にMRFsの発現を加速する一方、これに拮抗した作用としてMyostatinの発現が上昇すると推察している。本研究においてTMR区のMyostatin発現量が分離区より高い傾向を示したことは、TMR給与による粗飼料摂取量の向上が、骨格筋における筋分化促進を加速し、これに拮抗した作用としてMyostatinの発現が上昇したと考えられた。

高TMR区と分離区との比較は、直接的にTMR給与効果を示すものではない。しかし、飼料摂取量が向上する育成後期における両区のTDNIおよびCPIの差が、試験終了時における体重と腹囲、さらに試験中間時の血漿中IGF-I濃度に影響を及ぼしたと考えられた。また、高TMR区の胸最長筋におけるMyostatin発現の上昇に関しても、前述した筋分化促進に対する拮抗作用が要因と推察された。

2 TMR栄養水準の影響

育成牛に対する栄養水準が異なるTMRの給与が、



第1図 試験期間中における各試験区の血漿中IGF-I濃度推移

1) 同日齢時点において†符号間に試験区間で異なる傾向有り (†-†: P<0.10)。

第4表 試験終了時における各試験区の体重および体測尺値

項目	TMR区	分離区	高TMR区
体重 (kg)	299.1	292.3 [†]	303.6 [†]
体測尺値 (cm)			
体長	125.3	130.6	129.5
体高	120.9	121.7	120.6
十字部高	126.2	126.9	124.2
胸囲	153.6	152.2	154.0
腹囲	186.8 ^a	182.2 ^b	188.3 ^a

- 1) 同項目内において小文字異符号間で試験区間に有意差有り (a-b: P<0.05)。
- 2) 同項目内において†符号間に試験区間で異なる傾向有り (†-†: P<0.10)。

第5表 試験終了時における各試験区的第一胃内容液性状

項目	TMR区	分離区	高TMR区
pH	6.8 ^A	6.5 ^{Ba}	6.7 ^b
アンモニア態窒素 (mg/dL)	8.8	10.4	9.1
揮発性脂肪酸 (mM/L)			
酢酸	32.5	33.9	33.7
プロピオン酸	11.5 ^a	12.6	14.5 ^b
総揮発性脂肪酸 ¹⁾	58.5	62.0	63.0

- 1) 総揮発性脂肪酸: 酢酸, プロピオン酸, 酪酸, イソ酪酸, 吉草酸, イソ吉草酸の合計。
- 2) 同項目内において大文字, 小文字異符号間で試験区間にそれぞれ有意差有り (A-B: P<0.01, a-b: P<0.05)。

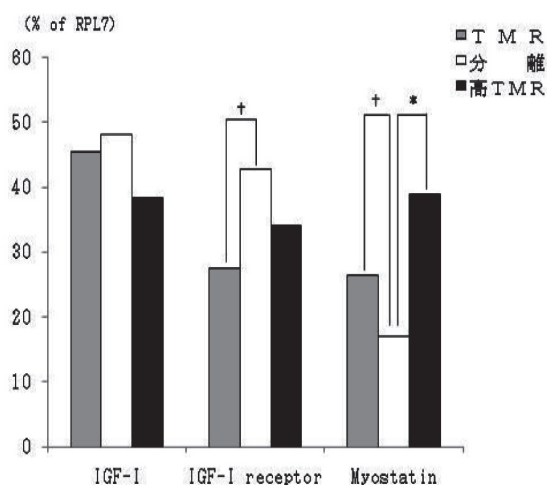
飼料摂取量、发育性および骨格筋成長関連因子に及ぼす影響を明らかにするために、TMR区と高TMR区について比較検討した。TMRのTDNとCP含量を高TMR区の水準まで高めても（TDN：3.0%増、CP：1.5%増）、DMI、TDNIおよびCPIに顕著な影響は認められなかった。しかし、NDF含量は高TMR区がTMR区よりも4.6%低いことで、試験区間のNDFIに有意な差が認められた。試験前期の高TMR区におけるDMIの標準偏差は±0.61であり、TMR区の±0.38より高い値を示し、高TMR区での個体差が顕著であった（データ非表示）。このことが、DMIが同等であった試験区間で、TDNIとCPIに有意な差異が認められなかった要因と考えられた。つまり、高TMR区の水準までTDNとCP含量を高めた場合、特に初期成長段階である育成前期において第一胃内環境と栄養代謝に急激な変化が生じ、その変化への適応能力の個体差がDMIに影響を及ぼしたと推察された。また、第一胃内の揮発性脂肪酸濃度では、高TMR区におけるプロピオン酸濃度が上昇しており、濃厚飼料由来の易分解性炭水化物の摂取量が増加した影響と考えられた。本研究において設定したTMR栄養水準の差異は、发育性、血漿中IGF-I濃度推移および試験終了時の骨格筋成長関連因子の発現量に顕著な影響を及ぼさなかった。今後、TMR栄養水準の影響をより明確にするためには、さらに極端な栄養水準の設定と育成期を通した第一胃内環境の変化を詳細に調査する必要がある。

以上の結果から、ホルスタイン種去勢育成牛に対するTMR（TDN：71%、CP：17%、NDF：35%）の不断給餌は、濃厚飼料と粗飼料を分離して不断給餌した場合と比較して、高い粗飼料摂取量を安定的に維持できることが明らかになった。さらに、胸最長筋におけるIGF-I receptorおよびMyostatinの発現量に影響を及ぼすことから、高い粗飼料摂取量の安定的な維持が骨格筋成長に影響を及ぼす可能性が示唆された。また、TMRの栄養水準を高く設定（TDN：74%、CP：19%、NDF：31%）し、不断給餌しても、増体性、血漿中IGF-I濃度、筋成長関連因子の発現状況には影響を及ぼさないことが明らかになった。今後、育成期

のTMR給与が肥育期の发育性、出荷時における肉質性状および経済性に及ぼす影響について明確にすることが重要である。

引用文献

- 馬場明子, 文田登美子, 衛藤哲次, 渡邊 潤, 後藤貴文 (2003) 給与飼料の違いが黒毛和種骨格筋のマイオスタチンmRNA発現に及ぼす影響.九州大学農学部附属農場研究報告11: 11-14.
- Broderick GA, Kang JA. (1980) Automated simultaneous determination of ammonia and total amino acids in ruminal fluid and in vitro media. J. Dairy Sci. 63: 64-75.
- Cohen P, Peehl DM, Lamson G, Rosenfeld RG. (1991) "Insulin-like growth factors (IGFs), IGF receptors, and IGF-binding proteins in primary cultures of prostate epithelial". J. Clin. Endocrinol. Metab. 73: 401-407.
- Hicks RB, Owens FN, Gill DR, Martin JJ, Strasia CA. (1990) Effects of controlled feed intake in performance and carcass characteristics of feedlot steers and heifers. J. Anim. Sci. 68: 233-244.
- Hinterberger TJ, Sassoon DA, Rhodes SJ, Konieczny SF. (1991) Expression of the muscle regulatory factor MRF4 during somite and skeletal myofiber development. Developmental Biology 147: 144-156.
- Inada S, Ebara F, Asaoka S, Asada K, Isozaki Y, Saito A, Sugiyama T, Gotoh T. (2010) Intensified Nursing Dramatically Accelerates Growth Performance and the Size of the Body Frame in Japanese Black and Holstein Crossbred Steers. J. Anim. Vet. Adv. 9: 1037-1047.
- 泉 賢一・吉原慶子・田代ゆうこ・野 英二 (2001) 高栄養濃度の混合飼料（TMR）給与が低泌乳初産牛の採食量、産乳成績およびルーメン内発酵様相に及ぼす影響.酪農学園大学研究報告26: 63-70.
- Matsuzaki M, Sato T, Shiba N, Hara S, Tsuneishi E, Yamaguchi T. (2001) Effects of restricted concentrate feeding during the early growing phase on growth performance, carcass characteristics and the somatotrophic axis in Holstein steers. Anim. Sci. J. 72: 483-493.
- McPherron AC, Lee SJ. (1997) Double muscling in cattle due to mutations in the myostatin gene. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 94: 12457-12461.
- Megeney LA, Rudicki MA. (1995) Determination versus differentiation and the MyoD family of transcription factors. Biochem. Cell Biol. 73: 723-732.
- Murphy TA, Loerch SC. (1994) Effects of restricted feeding of growing steers on performance, carcass characteristics, and composition. J. Anim. Sci. 72: 2497-2507.
- Myers SE, Faulkner DB, Ireland FA, Berger LL,



第2図 各試験区の試験終了時における骨格筋成長関連遺伝子発現量

1) *:P<0.05, †:P<0.10

- Parrett DF. (1999) Production systems comparing early weaning to normal weaning with or without creep feeding for beef steers. *J. Anim. Sci.* 77 : 300-310.
- Plegge SD. (1987) Restricting intake of feedlot cattle. F. N. Owens, ed. *Oklahoma Agric. Exp. Sta.* 121 : 297-301.
- Schoonmaker JP, Loerch SC, Fluharty FL, Zerby HN, Turner TB. (2002) Effect of age at feedlot entry on performance and carcass characteristics of bulls and steers. *J. Anim. Sci.* 80 : 2247-2254.
- Schoonmaker JP, Cecava MJ, Faulkner DB, Fluharty FL, Zerby HN, Loerch SC. (2003) Effect of source of energy and rate of growth on performance, carcass characteristics, ruminal fermentation, and serum glucose and insulin of early-weaned steers. *J. Anim. Sci.* 81 : 843-855.
- Schoonmaker JP, Cecava MJ, Fluharty FL, Zerby HN, Loerch SC. (2004) Effect of source and amount of energy and rate of growth in the growing phase on performance and carcass characteristics of early-and normal-weaned steers. *J. Anim. Sci.* 82 : 273-282.
- Vanzant ES, Cochran RC. (1994) Performance and forage utilization by beef cattle receiving increasing amounts of alfalfa hay as a supplement to low-quality, tallgrass-prairie forage. *J. Anim. Sci.* 72 : 1059-1067.
- Weintraub H. (1993) The MyoD family and myogenesis : redundancy, networks, and thresholds. *Cell* 75 : 1241-1244.
- Wright WE, Sassoon DA, Lin VK. (1989) Myogenin, a factor regulating myogenesis, has a domain homologous to MyoD. *Cell* 56 : 607-617.