

食肉のおいしさと熟成

沖谷 明紘* 松石 昌典* 西村 敏英**

はじめに

食肉のおいしさを構成している要素は、調理前の外観に関するものと調理後口に入れて知覚されるものに大別される。前者には色、サシ、キメなどがあり、後者にはテクスチャー、味、香りがある。これらの各要素は動物の生体時に決められる部分と屠殺後の時間経過によって変動する部分から成り立っている。この変動は多くの場合、おいしさを向上させる形として現れるため、この現象を熟成とよんでいる。最近ではこのよい現象をもたらし屠殺後の貯蔵を、単なる保管のための貯蔵とは区別するため熟成とよぶことも多くなっている。

本稿では食肉のおいしさを構成している各要素が食肉成分の何によってもたらされているかを概説し、さらに各要素の熟成による変化の機序についてのこれまでの知見を詳述したい。

1. テクスチャーと熟成

食肉の望ましいテクスチャーとは、適度なやわらかさ(かたさ)、滑らかな口(舌)ざわりおよび豊かな多汁性である。

1) かたさ

食肉のかたさは筋肉を構成する筋原線維とそれ以外の成分に由来するものにわけられる。

i) 非筋原線維成分に由来するかたさ

a) 結合組織によるかたさ

食肉の大部分を占める正肉は骨格筋であり、その構造は図1のようである。細長い筋細胞(筋線維ともいう)が各々筋内膜に包まれ、それらが50~150本ごとに筋周膜で束ねられて筋束を形成している。多数の筋束がさらに筋上膜で束ねられたのが一つの骨格筋である。これらの膜は結合組織とよばれ、主にコラーゲン線維からなる網目構造体とそれらの間隙をうめているムコ多糖やタンパク質からできている。コラーゲン線維の量と質が食肉のかたさに大きく影響する。動物の加齢や運動に伴ってコラーゲン分子間に架橋結合が形成されて線維は丈夫になっていく。老動物やよく運動させて飼育した動物の筋肉がかたいのはそのためである。

筋肉の横断面に筋束がつくる模様がキメである。運動量が少く、大きな力を出す必要のない部位の筋肉や幼動物、雌、肥育された動物の筋肉では筋線維が細い(筋原線維の数が少ないからである)ため、筋束も小さくなるのでキメが細くなる。筋束が小さければ筋周膜もそれほど強固である必要がないので、一般にはキメの細かい食肉はやわらかいのであると説明されている。

これらの結合組織に由来するかたさは、生体時に決定

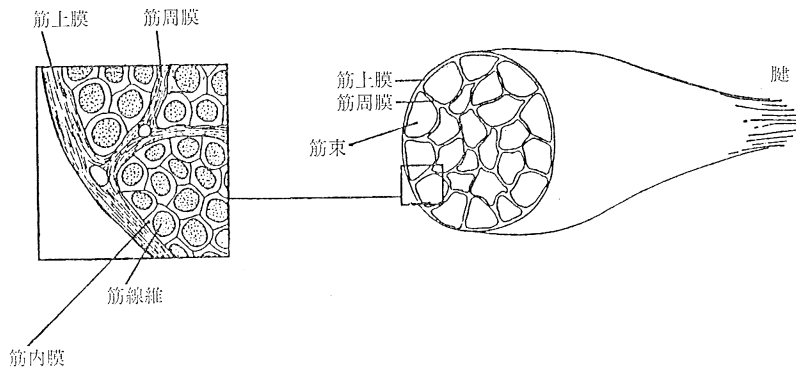


図1. 骨格筋の構造¹⁾

* 日本獣畜産大学畜産食品工学科

** 東京大学農学部農芸化学科

されるものであり、background toughness とはいわれ、後述の死後硬直に由来するかたさである rigor toughness (actomyosin toughness とはいう) とは区別される。

これまでの多くの研究結果は、牛の rigor toughness を完全に消去することができる 1°C での2週間位までの熟成ではコラーゲン分子の質的な変化はないとするものとあるとするものにわかれている²⁾。これは分析手段のちがいによるものである。したがって通常の2週間位の熟成での軟化現象にはどの程度結合組織が関与しているのかまだ結論はできない。他方、和牛では2~3ヶ月熟成させることがあり、またチルドビーフでも3ヶ月位たったものが食されることがある。このような長期間の熟成では結合組織の崩壊による軟化も無視できないほどであるかもしれない。筋細胞から漏出すると予想される酸性プロテアーゼのカテプシン B と L はコラーゲン分解能をもっていること²⁾、結合組織には微量のコラーゲナーゼが存在すること³⁾ などから、これらの酵素をその作用因子と推測する研究者達がいる。

b) 脂肪組織によるかたさ

筋肉の脂肪は筋肉間、筋束間、筋細胞間に沈着する。筋束間と筋細胞間に脂肪が均一に分散されていることを脂肪交雑が良好であるという。このように赤身部と交雑した脂肪をサシといい、これがよく入っている食肉を霜降り肉という（一般には脂肪交雑という現象そのものをサシと称している）。サシの脂肪は各膜内で肥大した脂肪細胞に存在する。この脂肪集団（脂肪組織という）は周囲の線維状のタンパク質がつくる構造体よりはやわらかいので、脂肪交雑が著しいほど食肉はやわらかい。またタンパク質は加熱すると不可逆的に凝固してさらにかたくなるが、脂肪は融解してやわらかくなり冷却後は元のかたさに戻るといううちがいも重要である。この脂肪は食肉に滑らかな口ざわりを与えるのにも大いに貢献している。しかし過度の脂肪交雑は無用と思われるが、どの程度で口に入れたときのおいしさを得るのに充分なのかを明らかにした報告はない。なお脂肪交雑は熟成によって影響されないのはその性質から当然のことである。

ii) 筋原線維に由来するかたさ

a) 死後硬直

筋細胞には各種のタンパク質からなる筋原線維がつまっている。筋原線維は多くのサルコメアが連なったもので、各サルコメアでは主にミオシンからなる A フィラメント (Af) とアクチン、トロポミオシン、トロポニンからなる I フィラメント (If) が図2のように交互に並んでいる。If は Z 線（円盤状である）に保持されている。Af は M 線（円盤状である）に保持され弾性

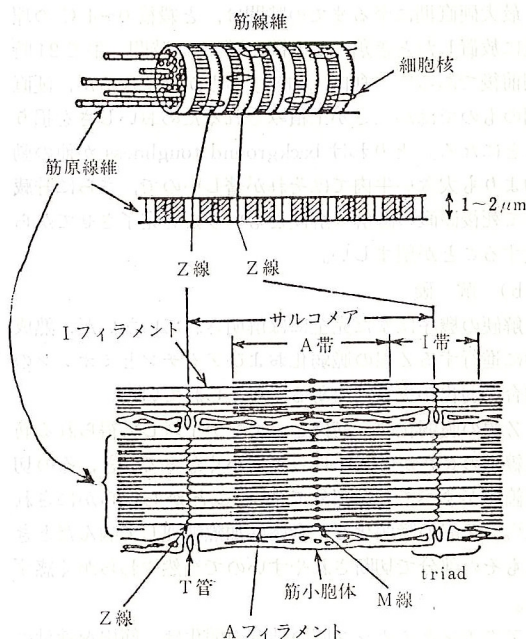


図2. 筋原線維の構造（コネクチンは図示していない）

タンパク質のコネクチンでZ線にも連結している。

屠殺直後の筋肉は弛緩状態にあり、外力で引張られると伸び、外力をはずせば元の長さに戻る。引張るとIfがAf間からZ線方向に滑り出てき、外力をはずすとゴム状のコネクチンの縮む力で元の位置に滑り込んでいくからである。このような性質を示すのは筋細胞内に約8mMのATPが存在し、かつミオシンとアクチンの結合が抑えられているからである。死後においてもATPは各種の酵素によって消費され続けるが、その補給はクレアチンリン酸と解糖によってなされる。

解糖で生成する乳酸でpHが低下すると解糖が抑制され、ATP濃度は低下しはじめる。pHとATP濃度が低下すると筋原線維をぐるりととりまいている筋小胞体から Ca^{2+} が漏出する。そして細胞液の 10^{-7}M の Ca^{2+} が 10^{-6}M に上昇すると Ca^{2+} はトロポニンに結合する。するとアクチンとミオシンが結合できるようになり高いATPアーゼ活性をもつアクトミオシンを形成する。アクトミオシンは残存するATPを分解し、発生したエネルギーを用いてAf間にIfを引きずり込むので筋肉は収縮する。そしてATPが消失すると引きずり込んだままの位置でAfとIfは結合した状態に固定される。この状態が死後硬直である。このときの筋肉は引張っても伸びないし、AfとIfの結合物も柔軟性に乏しいのでかたく感ずる。この硬直に由来するかたさを rigor toughness あるいは actomyosin toughness とよんでいる。

最大硬直期に至るまでの時間は、と殺後 0~4°C の環境に放置したとき鶏で 2 時間、豚で 12 時間、牛で 24 時間前後である⁴⁾。食肉は加熱するとかたくなるが、硬直期のものではかたさが上積みされるためおいしさを損うことになる。とりわけ background toughness が他の動物よりも大きい牛肉ではそれが著しいので、さらに貯蔵して死後硬直の融解（解硬ともいう）を完了させてから食することが望ましい。

b) 解 硬

解硬の機序はまだ完全には解明されていないが、熟成中に進行する Z 線の脆弱化およびアクチンとミオシンの結合の弱化が主要因であると考えられている。

Z 線の脆弱化は、筋肉をホモジナイズして得られる筋原線維の長さが熟成に伴って短かくなっていき、その切断箇所がすべて Z 線部分であることから明らかにされた⁵⁾。Z 線の脆弱化した食肉は加熱調理して噛んだときにもその部分で切断されやすいので当然やわらかく感ずる。

アクチンとミオシン間の結合の弱化は、筋肉を骨付のまま熟成すると硬直で一旦短くなった Z 線間の距離が再び延びてくことから推測されている^{5,6)}。両タンパク質間の結合が弱くなると、骨に固定された腱で筋肉の両端が引張られていれば If が Af 間から強制的に引きずり出されてくると考えられている。

アクチンとミオシン間の結合の弱化は硬直時に生成したアクトミオシンの柔軟性の回復を意味する。さらに If が Af と並列している状態よりも互いにずれた状態で加熱凝固したときの方がその会合体のつくるかたさは小さくなくなると考えられる。

Z 線の脆弱化とアクチン・ミオシン間結合力の弱化をもたらす直接の原因因子として、Ca イオン^{7~9)}とプロテアーゼがあげられている。

Hattori と Takahashi は筋細胞（筋束）を 10^{-4} M Ca^{2+} （これが Ca^{2+} の熟成中の細胞内濃度に相当する）に長時間浸しておくとそれをホモジナイズしたとき筋原線維が小片化しやすくなることを明らかにした¹⁰⁾。そして彼らは Ca^{2+} が後述するプロテアーゼ、カルパインを活性化して上記の現象を起こしているのではないことをそのインヒビターであるカルバスタチンを用いた実験で証明した¹¹⁾。さらに Takahashi らのグループは Ca^{2+} の作用で Z 線が脆弱化すると、そこから新規タンパク質であるパラトロポミオシンが遊離してきて¹²⁾、これが If 全体に再結合しアクチンとミオシン間の結合力を弱めることを示した。硬直を起こさせた筋細胞にパラトロポミオンを添加すると張力が減ずるといふ *in vitro* の実験からこのことを明らかにした¹³⁾。

他方、筋肉プロテアーゼについても解硬との関係をさぐるため多くの研究がなされてきた^{14~16)}。著者らは筋肉ホモジネートを各種 pH で自己消化させた結果、遊離ペプチド生成のピークは中性域 (pH 7) に 1 つと酸性域 (pH 3 と 4.5) に 2 つ認められた^{17,18)}。その後の研究で中性のピークは Ca^{2+} で活性化される新規システインプロテイナーゼのカルパイン (CAF, CANP とともに略されることがある)¹⁹⁾ に由来することが判明した。pH 3 のピークはリソソームのアスパルティックプロテイナーゼであるカテプシン D に、pH 4.5 のピークはリソソームのシステインプロテイナーゼであるカテプシン B と L に由来することがわかった²⁰⁾。カテプシン L は肝臓と筋肉でそれぞれ独立にほぼ時を同じくして発見された新規酵素であり、その後の研究でカルパイン、カテプシン B, D と同様ほとんどすべての動物の各種組織に存在することが明らかになった²¹⁾。

カルパインには 50% 活性化に各々 50 μM と 0.7 mM の Ca^{2+} を必要とする 2 種があり、前者がカルパイン I、後者がカルパイン II と称される¹⁹⁾。熟成中の筋肉では Ca^{2+} は mM レベルまで達しないのでカルパイン I が作用していると推定されている²²⁾。本酵素を筋細胞に作用させるとまず初めに Z 線を分解してしまう²³⁾。同時にトロポニンにも働きそのサブユニットであるトロポニン T を分解し 3 万 Da (ダルトン) 成分にする²³⁾。この 3 万 Da 成分の生成は食肉の熟成に伴って筋原線維に必ず起こる現象である²⁴⁾。

カテプシン群の中では選択的に Z 線を分解する力が最も強いのはカテプシン L であり、B にもその力があるが D にはほとんどない²⁵⁾。しかしいずれにも筋原線維に作用して 3 万 Da 成分を生成する作用がある¹⁵⁾。

トロポニン T の分解量と熟成によるやわらかさの増量とは相関係数が 0.78 という高い相関関係にある²⁶⁾。このことから、トロポニン T は硬直で形成されるアクトミオシン構造体の強固さ、即ちアクチンとミオシンの結合を強化する性質を有しているとも推測されるが、実際の機序は不明である。

筋肉ホモジネートを各種 pH で自己消化させたとき、トロポニン T の分解量は中性域でよりも酸性域で著しい (図 3)²⁷⁾。中性での分解は Ca^{2+} で促進され、EDTA で抑制されるので主にカルパインの作用によるとみられる。pH 5-6 での分解は EDTA で活性化されるのでカテプシン B と L (この 2 つのシステインプロテイナーゼは EDTA で活性化される) の作用で、pH 5 以下の分解はカテプシン D の作用で主に行われていることが明らかとなった。熟成中の筋肉は pH 5.6 付近にあるので、カテプシン B と L が比較的作用しやすいが、

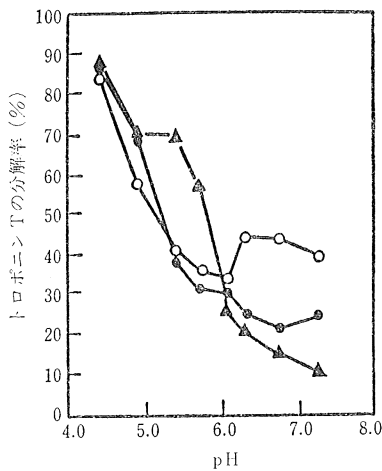


図 3. ウシ背最長筋ホモジネートを 25°C に 24 時間おいたときのトロポニン T の分解率²⁷⁾

●: 対照, ○: 5 mM CaCl₂ 添加,
▲: 5 mM EDTA 添加

カルパインとカテプシン D も全く作用できないという pH 域ではない。

上記のように解硬因子となりうるものはいくつも提示されている。いずれの因子に対してもその作用を否定できる知見は出されていないため、「いずれもある程度解硬に寄与しているがそれらの寄与率はまだ不明である」というのが現況といえよう。

2) 多汁性

食肉には約 70% の水分が含まれるが、この水分は加熱時に食肉から離れることなく保持されていて、噛んだ時はじめて知覚され、それも組織と結合していて噛み続けた時に徐々ににじみでてくるような状態にあることが望ましい。このような状態にあることを多汁性に富んでいるという。この場合の水は多くはタンパク質に結合した結合水、準結合水および筋線維内外の各種構造体のもの間隙に物理的に保持された準結合水、自由水である。これらの水を保持する能力を食肉の保水力というが、これは屠殺後減少しはじめ、最大硬直期に最低となる。原因は解糖で生じた乳酸による pH の低下と死後硬直である^{16, 28)}。

筋肉ホモジネートの保水力は pH 7 で最も高く pH 5 で最低値を示し、pH 5 以下では再び上昇する。これは pH 5 がアクトミオシンの等電点であり、食肉の保水力の主たる部分はアクトミオシンが担っているからである。屠殺直後の筋肉では pH が 7.2 付近にあるが最大硬直期には 5.6 付近となる。この間の保水力の減少量は pH の低下に帰属させえる量よりも多い。この余分な減少は死後硬直に起因するものである。それは Af と If が硬直

結合物を形成したためである。最大硬直期になっても元からある水は生の状態では筋肉から離れてしまうことはないが、これを加熱すると多くの水がドリップとなって遊離するので好ましくない。

食肉を熟成すると保水力の一部は回復する。熟成中に pH の上昇はほとんど起らないので、この回復は解硬によってもたらされる。筋原線維の構造強度が減少し、水を保持できる構造体の間隙が増加することと、アクトン・ミオシン間の結合力の減少、即ち硬直結合物（硬直アクトミオシン）の分子内変化によるものと考えられる。

屠殺前の絶食や運動などによってグリコーゲンを消費させた動物では最大硬直期でも pH が 7 付近の食肉がえられる。これは当然保水力は高いが、加熱したときのかたさが pH 5.6 付近まで低下した正常な食肉よりも著しく小さい²⁹⁾。このことから、死後硬直そのものによって食肉はかたくなると同時に随伴する pH 低下によってもかたくなるといえる。pH が等電点に近くなることでタンパク質の分子間の反発力が減少し、この状態で加熱すると構造がより強固な凝集体を形成するためであろう。

最大硬直期の pH が 7 付近にある食肉は保水力、やわらかさの点ですぐれているが、微生物が繁殖しやすいことから異常肉として好まれない。肉色が濃く (dark)、肉質がしまつて (firm)、保水性が高いため外観が乾いた感じがする (dry) ので DFD 肉と称する。

他方、豚では屠殺後の pH 低下が異常に速く、屠体温が低下しないうちに pH 5.4 付近までになるものがある³⁰⁾。これは遺伝形質であるが、この場合には酸と熱があわさってアクトミオシンの変性をもたらし保水性は著しく減少する。これも異常肉として好まれない。肉色が淡く (pale)、肉質が異常にやわらかく (soft)、液汁が浸出しやすい (exudative) ので PSE 肉と称する。

3) ロざわり

食肉のロざわりには先述の交雑脂肪のほか主成分であるタンパク質の寄与が著しい。それは凍結貯蔵によって筋原線維タンパク質が変性した（解凍後の ATP アーゼ活性の挙動から推定された³¹⁾）食肉ではロざわりがざらつくことからいえよう。筋原線維タンパク質ではミオシンが最も変性しやすく、PSE 肉や凍結変性でもミオシンが最も損傷されているとみられる³²⁾。ミオシンはアクトンと結合すると著しく安定化されるので、正常肉の熟成中 (0~4°C) ではほとんど変性しない³²⁾。したがって正常な食肉のロざわりは熟成によって余り変動しないといえよう。

2. 味と熟成

食肉は、一定期間低温に貯蔵すなわち熟成することに

よりフレーバー（香味）が向上することが明らかにされている。

Caul³³⁾ は、屠殺直後の牛肉は加熱調理しても酸っぱく金属的な味がして少しも牛肉らしい風味は感じられないが、8日間熟成した肉は、牛肉ステーキ独特の香りがしておいしかったと報告している。さらに Paul³⁴⁾、Rödel³⁵⁾ および Smith³⁶⁾ によって、低温で約10日間熟成させた牛肉のフレーバースコアは、屠殺直後の肉のものより高いことが明らかにされている。鶏肉でも、胸肉を4°Cで貯蔵した時、屠殺直後のものよりしばらく低温で貯蔵したほうがフレーバーが良いと報告されている³⁷⁾。

フレーバー要素のうち、味だけに着目した研究は少ない。屠殺後4日目の牛モモ肉、1日目の豚ロースおよび屠殺直後の鶏胸肉を4°Cでさらにそれぞれ8日間、5日間、2日間貯蔵した後、貯蔵前後の肉から加熱スープを調製し、その呈味性を調べた結果、豚と鶏肉では貯蔵後の加熱スープが貯蔵前のものより肉様の味が強くおいしいことが明らかとなった。一方、牛肉では貯蔵前後で有意差が認められなかった（表1）^{38,39)}。

しかし、屠殺直後の牛肉を用いてその呈味が熟成により向上するというCaulによる報告³³⁾や屠殺後4日目の

表 1. 牛、豚、鶏肉の低温貯蔵が旨味を含む肉様の味の強さに及ぼす影響³⁸⁾

肉	味がより強いと判断された試料数			n	差 ^{a)}
	貯蔵前	貯蔵後			
牛 肉	12	4		16	NS
豚 肉	2	14		16	*
鶏 肉	8	23		31	*

a) NS: 有意差なし, *: 有意差あり (P<0.05)

牛背最長筋を7日目まで貯蔵してもフレーバーは向上しなかったというParrishらの報告⁴⁰⁾を考えあわせると、牛肉のスープによる実験では屠殺後4日目の牛肉を用いたため、熟成による呈味向上がすでに終わっており有意差が認められなかった^{38,39)}と考えられる。したがって、牛、豚、鶏ともにそれらの味は低温での熟成により向上するといえよう。その中で、牛肉では熟成過程の早い時期に呈味向上が完了している可能性が示された。それでは一体熟成による呈味向上は何によってもたらされるのであろうか。

1) 呈味物質と熟成中の変化

食肉中の呈味物質としては、アミノ酸、ペプチドなどの窒素化合物、糖、有機酸、無機質などがある。これらのうち、グルタミン酸ナトリウム (MSG) とイノシン酸 (IMP) は、食肉のうま味や肉様の味 (brothy taste)

に寄与していると報告されている^{41,42)}。グルタミン酸以外の遊離アミノ酸もそれほどではないが、両味に寄与することが報告されている。MSGとIMPのうま味における相乗効果はよく知られているが⁴³⁾、この混合物に他の遊離アミノ酸を添加するとうま味強度はさらに増すことから、グルタミン酸以外の遊離アミノ酸によるうま味増強効果も認められている^{44,45)}。これらの効果は、食肉中の多くの遊離アミノ酸がいき値に達していなくてもうま味が強く感じられる要因の一つであろう。また、最近オリゴペプチドが食肉の味のまろやかさに寄与している可能性が示唆されている⁴⁶⁾。

食肉の主要な呈味物質であるIMP、遊離アミノ酸とペプチドの食肉熟成中の変化について多くの研究がなされている。IMPは死後筋においてATPが種々の酵素によってADP、AMP、IMPへと分解されて生ずる。屠殺直後の牛背最長筋では、4.71μモル/g筋肉存在したが、屠殺後12時間で最高の5.44μモル/g筋肉を示した後、4日目で4.47、14日目で2.17μモル/g筋肉へと徐々に減少した⁴⁷⁾。牛モモ肉では、屠殺後4日目で2.30、12日目で2.03μモル/g筋肉を示した³⁸⁾。豚や鶏肉でも同様にATPは、速やかに分解され、IMPが生成されてくる。豚や鶏肉のIMPは、それぞれ屠殺後2日目^{37,48)}、8時間以内³⁷⁾に最高値に達し、その後は漸減していく。いずれの肉においてもIMPの濃度が最高値を示す時が最もおいしいわけでないことが明らかとなっている。しかし、MSGとのうま味相乗効果の面から、食肉熟成中に生成されるIMPは食肉の味の熟成による向上に重要であるといえる。

遊離アミノ酸やペプチドは、熟成中に増加することが報告されている。これらの増加は、プロテアーゼによるタンパク質の分解で生ずる。その機構については後の節で詳述する。

Suzuki⁴⁹⁾とKhan⁵⁰⁾は、それぞれ家兎、鶏筋肉を1週間低温貯蔵した時、ペプチド態アミノ酸が増加することを報告している。また牛モモ肉を屠殺後4~12日目までの8日間、豚ロースを1~6日目までの5日間、鶏胸肉を屠殺直後から2日目までの2日間4°Cで貯蔵した時、3種の食肉のオリゴペプチド量はいずれでも増加した。豚肉と鶏肉では熟成前後の量に有意差が認めら

表 2. 牛、豚、鶏筋肉を4°Cに貯蔵したときのペプチド量^{a)}の変化³⁸⁾

	牛			豚			鶏		
	4 ^{b)}	12	増加量	1	6	増加量	0	2	増加量
ペプチド量	2.08	2.51	0.43	2.40	3.05	0.65	1.95	2.33	0.38

a) mg ウシ血清アルブミン当量/g 筋肉

b) 屠殺後の時間 (日)

食肉のおいしさと熟成

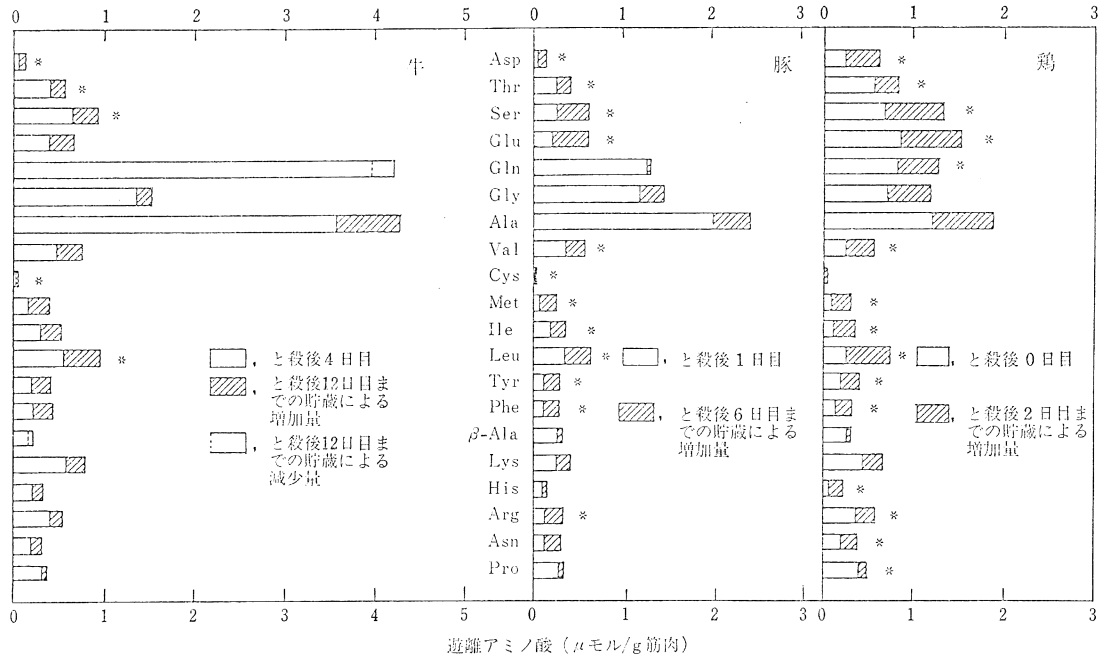


図 4. 牛, 豚, 鶏筋肉を4°Cに貯蔵したときの遊離アミノ酸の変化³⁸⁾
*: 貯蔵前後で有意差あり (P<0.05)

れたが、牛肉では有意差は認められなかった (表2)³⁸⁾。この結果は、同じ試料を用いて行った熟成前後の官能検査で牛肉では呈味向上がもたらされなかったこととよく対応していた。

遊離アミノ酸は牛, 豚, 鶏いずれの肉においても増加することが明らかにされている。Parrish ら⁵¹⁾ は、牛骨格筋を屠殺後3日目から7日目までの4日間、2°Cで貯蔵した時、Ala, Val, Glu, Lysの増加が多いと、またField ら⁵²⁾ は、牛筋肉を屠殺後2日目から7日目までの5日間低温貯蔵した時、特にVal, Thr+Ser, Glu, Leu, Lysの増加が大きいと報告している。Bowers⁵³⁾ は、豚背最長筋を屠殺後1日目から8日目までの7日間、2°Cで貯蔵し、Ala, Ser, Thr, Gluの増加が大きいことを明らかにした。鶏肉では、Niewiarowicz ら⁵⁴⁾あるいはMiller ら⁵⁵⁾ は、胸肉をそれぞれ4°Cで6日間あるいは2°Cで7日間貯蔵した時、Ala, Ser, Glu, Leu, Glyが多く増加すると報告している。著者ら^{38,39,42)} は牛モモ肉を屠殺後4~12日目までの8日間、豚ロースを屠殺後1~6日目までの5日間、鶏胸肉を屠殺直後から2日目までの2日間、それぞれ4°Cに同条件で貯蔵した時の遊離アミノ酸の変化を調べ、牛ではAla, Leu, Ser, Val, 豚ではAla, Glu, Ser, Leu, 鶏ではAla, Ser, Glu, Leuの増加が大きいことを明らかにした (図4)。総遊離アミノ酸の増加速度は、鶏, 豚, 牛の順であり、それ

ぞれ3.0, 0.67, 0.40 μmol/g 筋肉/日であった。牛筋肉においては遊離アミノ酸の増加速度が最も遅かったが、これは同じ試料を用いて行った熟成前後の官能検査で牛肉の呈味向上がもたらされなかった原因の1つと考えられる。

このようにペプチドや遊離アミノ酸は熟成中に増加するが、その増加量の大きさは食肉の呈味向上の程度とよく対応していることから、これらの増加は食肉熟成中の呈味向上に大きく貢献しているといえよう。

2) 食肉熟成中のペプチド・遊離アミノ酸増加に関わるプロテアーゼ

死後筋肉においてはタンパク質の生合成は停止し、プロテアーゼによるタンパク質の分解のみが進行する。タンパク質は、エンドペプチダーゼの作用でペプチドへと分解され、そのペプチドはエキソペプチダーゼの作用により遊離アミノ酸へと分解されていく。

熟成中のエンドペプチダーゼによるタンパク質の分解は、前章で既述された食肉軟化の1つの要因となりうる^{14~16)}ばかりではなく、ペプチド生成にも大きく関わっている。筋肉中のエンドペプチダーゼとして、酸性領域に最適pHを有するカテプシンB⁵⁶⁾, D^{57~59)}, H⁶⁰⁾, L²⁰⁾と中性領域に最適pHを有するカルパイン^{19,61~69)}, マルチキャタリティックプロテアーゼ^{70~72)}の存在が知られているが、食肉熟成中のペプチド生成には、いずれの

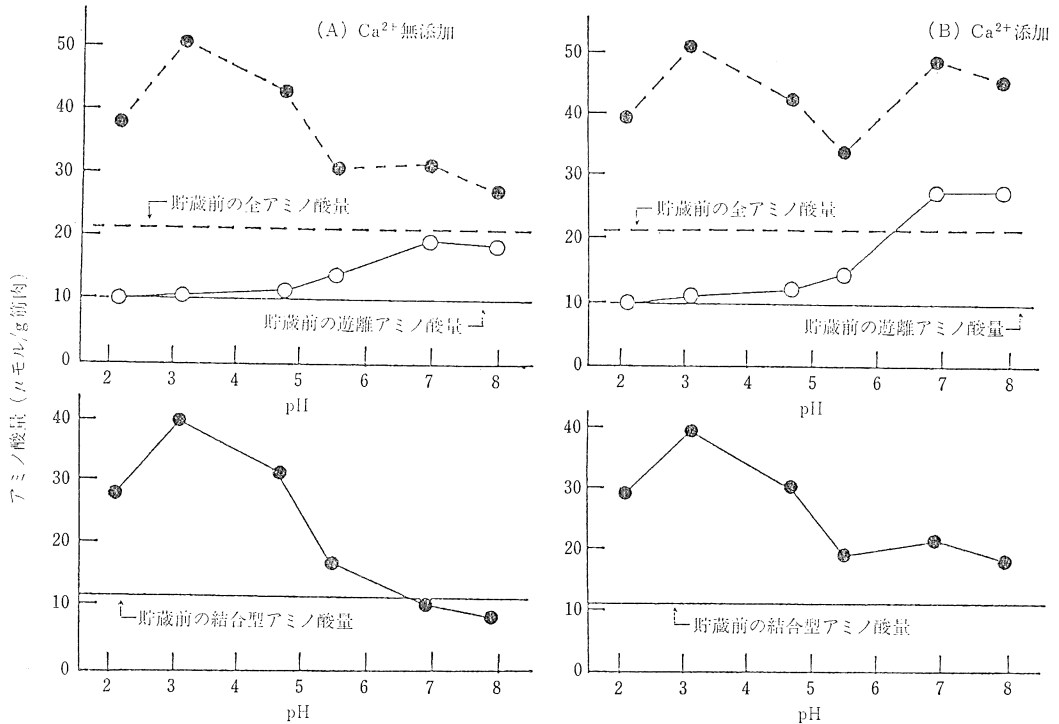


図 5. 各 pH の豚筋肉ホモジネートを 4°C に 5 日間貯蔵したときの酸可溶性の遊離アミノ酸量および結合型アミノ酸量の変化⁷⁷⁾
 ●……●: 貯蔵後の全アミノ酸量, ○——○: 貯蔵後の遊離アミノ酸量, ●——●: 貯蔵後の結合型アミノ酸量

酵素が貢献しているのであろうか。Koohmaraie ら^{73,74)} や Zeece ら⁷⁵⁾ はカルパインが食肉熟成中の筋原線維タンパク質の分解に関わっていると報告している。一方, Whipple と Koohmaraie⁷⁶⁾ は熟成中の筋原線維タンパク質の分解にはリソソーム中のシステインプロテナーゼも寄与していると報告している。Okitani ら¹⁶⁾ は、カテプシン B と L がその分解に関わっていると考察している。

また、豚筋肉のホモジネートを種々の pH で貯蔵するとペプチド(結合型アミノ酸)の増加は、pH5 以下の酸性側に大きなピークが認められた(図5)⁷⁷⁾。また pH7 付近の中性側では、Ca²⁺ 添加時にペプチド増加のピークが認められた。家兎筋肉でも同様の結果が得られている^{17,18)} が、酸性側でのペプチドの増加は、カテプシン B, D, L などのカテプシン群の作用により、中性側のものは Ca²⁺ で活性化されるカルパインの作用によると考えられる。

以上の知見と熟成中の pH である 5.5 付近がペプチド増加の両ピークの谷間にあることを考え合わせると、食肉熟成中にはカテプシン群(主に B と L)とカルパインの両者が筋肉タンパク質を分解しペプチドを生成すると思えるのが妥当であろう。

遊離アミノ酸の生成に関わるエキソペプチダーゼについてもかなり明らかとなってきた。種々の pH で調製した豚筋肉ホモジネートを一定期間貯蔵すると、遊離アミノ酸の増加は中性側で大きい、酸性側ではほとんど認められない⁷⁷⁾。また、筋肉中性抽出物を各種合成ペプチドに作用させると、アミノペプチダーゼ活性だけが認められ、カルボキシペプチダーゼ活性はほとんど認められ

表 3. 家兎筋肉中性抽出物の合成ペプチドへの作用⁷⁸⁾

基 質	活 性* (μg Tyr 当量/g 筋肉/分)
Cbz-Gly-Leu	4.3±4.0
Bz-Gly-Lys	3.2±1.7
Leu-Gly	36.6±16.2
Lys-Gly	55.1±5.9
Leu-Gly-Gly	1093±52
Pro-Ala-Ala	89.9±24.5
Val-Tyr-Val	203±48
Val-Val-Val-Ala	131±43
Pro-Ala-Leu-Ala	179±26
Phe-Gly-Ile-Ala	203±25
Lys-Gly-Ile-Ala	68.6±9.0
Gly-Gly-Ile-Ala	20.2±8.1

*: 4つの異なる個体から得られた値の平均値

表 4. 食肉熟成中の遊離アミノ酸生成に寄与する主要なアミノペプチダーゼの性質

	アミノペプチダーゼH	アミノペプチダーゼC
分子量 (サブユニット)	鶏, 牛: 400 kDa (52 kDa×8) 豚 : 390 kDa (51 kDa×8)	鶏: 185 kDa (9.2 kDa×2) 豚: 103 kDa (モノマー)
最適 pH	7.5~8.0	6~7
阻害剤	モノヨード酢酸, ロイペプチン	EDTA, ビューロマイシン
基質特異性	広 い	それほど広くない (Glu, Gly, Ser を遊離にくい)

なかった(表3)⁷⁸⁾。これらのことから、遊離アミノ酸生成には中性に最適 pH を有するアミノペプチダーゼが寄与していることが明らかとなっている。筋肉中のアミノペプチダーゼとしては、ロイシンアミノペプチダーゼ⁷⁹⁾、アミノペプチダーゼ B^{80~82)}、C^{82~87)}、H^{88~93)}、ピログルタミルアミノペプチダーゼ⁹⁴⁾、ジペプチジルアミノペプチダーゼ III⁹⁵⁾、IV⁹⁶⁾ およびジペプチダーゼ^{97~99)} の存在が認められている。

著者らは、これらアミノペプチダーゼを DEAE-セルロースカラムで分画した後、各種アミノ酸の β -ナフチルアミド誘導体に対する基質特異性を調べた。これらの基質特異性と食肉熟成中の遊離アミノ酸の増加パターンなどとの比較から、熟成中の遊離アミノ酸生成にはアミノペプチダーゼ C と H の寄与が大きいことが明らかとなった^{100,101)}。さらに、筋原線維および筋漿タンパク質にカルパインあるいはカテプシンを作用させて得られたペプチドにアミノペプチダーゼ C と H を作用させて遊離アミノ酸を生成させた結果、アミノペプチダーゼ H の作用で得られたアミノ酸のパターンがアミノペプチダーゼ C の作用で得られたものより食肉熟成中の遊離アミノ酸のパターンにより近いことが判明し、アミノペプチダーゼ H がアミノペプチダーゼ C よりも食肉熟成中の遊離アミノ酸生成により貢献していると推察された¹⁰²⁾。特に食肉のおいしさに重要である Glu や甘味を呈する Gly の遊離にはアミノペプチダーゼ H の存在が不可欠であることも明らかとなった。

アミノペプチダーゼ H は、牛、豚、鶏のいずれの肉にも存在することが明らかとなっている。その性質は非常に類似していた(表4)。しかし、牛筋肉では屠殺後4日目の中性抽出物を DEAE-セルロースカラムにかけた時、その活性が認められなかったことから、牛のアミノペプチダーゼ H は、豚や鶏のものに比べて不安定であると考えられる。牛肉を熟成させた場合に呈味向上が早期に完了する要因の一つとして、アミノペプチダーゼ H が不安定であるため熟成日数が増すにつれて遊離アミノ酸の増加速度が遅くなることがあげられる。

このように、食肉熟成中のペプチドや遊離アミノ酸の生成機構がかなり解明されてきた。これらの知見は食肉の調理や加工においても内在するプロテアーゼの作用によって味を向上させる可能性を示すとともに、その作用の制御方法の一部を明らかにしたものといえよう。

3. 香りと熟成

食肉の香りには、生肉の持つ生鮮香気と加熱肉の持つ加熱香気とがある。食肉は通常加熱して食用とされることが多いことから、食肉の香りの研究は加熱香気に力点が置かれてきた。

1) 加熱香気

加熱香気には、畜種共通の肉様加熱香気と、牛、豚、鶏などを識別できる畜種特有の加熱香気がある¹⁰³⁾。

肉様加熱香気は、食肉の赤身の水抽出物中の透析性物質を加熱すると生じ、加熱時の水分が少なければロースト臭となり、多ければ肉スープ臭となる。いずれの香りもアミノ酸、ペプチド、糖などの前駆体がアミノカルボニル反応や熱分解反応などによって香気物質に変化して形成されると考えられている。

一方、畜種特有の加熱香気は、赤身に脂身を加えて加熱すると生じるため、その前駆体のいくつかは脂身中にあるとされている。それらはおもに中性脂肪やリン脂質であると考えられ、この他にも微量含まれるタンパク質、アミノ酸、糖も貢献するとされている。これらの物質が酸化反応やアミノカルボニル反応によって香気物質に変化すると考えられている。

加熱肉に検出、同定された揮発性化合物は脂肪酸、アルコール、アルデヒド、エステル、エーテル、ケトン、フラン、ラクトン、炭化水素、芳香族化合物、硫黄化合物、窒素化合物など1,000種以上にのぼる^{103,104)}。そのうち、チオフエン、チアゾール、チオール、モノサルファイド、ジサルファイド類などの硫黄化合物は肉様加熱香気には必須な成分である。なかでも、最近、2-メチル-3-フランチオール、ビス(2-メチル-3-フリル)ジサルファイド、2-フルフリル-2-メチル-3-フリルジサルファ

イドなどの化合物は単独でも肉様香気を持つうえに、それらの加熱肉での存在濃度/いき値の比が大きいことからこれらが肉様加熱香気に重要な貢献をしているのではないかと報告されている¹⁰⁴⁻¹⁰⁶⁾。これらの硫黄化合物に加えて、ロースト臭ではピラジン、ピリジン、ピロール類などの窒素化合物やアルデヒド類が主成分であり、肉スープ臭では芳香族化合物やフラン類が主成分であって、こうした成分がそれぞれの香りの差をもたらしていると考えられる。他方、畜種特有の加熱香気には、アルデヒド類、硫黄化合物、ラクトン類などが重要であるとされている^{106, 107)}。

以上のような加熱香気および成分が、食肉を熟成したときにどのように変化するかを調べた報告は意外に少ない。Caul³³⁾は、牛肉ステーキの風味と熟成との関係を調べた結果、屠殺後24時間の牛肉ステーキには特徴的な香りはないが、約8日間熟成した牛肉のステーキには甘い香りと血液臭に加えて好ましいステーキ独特の芳香があったと報告している。Wilson¹⁰⁸⁾も屠殺直後の肉を加熱しても典型的な肉の加熱香気はないが、熟成により軟化すればするほど芳香性が強くなるとしている。Coppock and MacLeod¹⁰⁹⁾は、真空包装した牛肉を熟成し、それを湯煮したときの香りと揮発性成分の変化を報告している。熟成前には弱い、味気ない、肉スープ様の香りであったものが、熟成後には強く、好ましい、芳香性のロースト肉様の香りに変化した。そのとき揮発性物質の総量が増加したが、特に、アルカン、アルケン、アルデヒド、ケトン、フラン、ピラジン類や芳香族化合物の増加が顕著であったとしている。彼らは、熟成によりロースト肉様の香りになることにはピラジン類の増加が寄与していると推定しているが、好ましさや芳香性にいずれの成分の増加が寄与するかは示していない。フラン、ピラジン類などは加熱時のアミノカルボニル反応によって生成するため、それらの熟成による増加の一つの原因は内在性酵素によってもたらされるアミノ酸やペプチドなどの前駆体の増加にあると考えられる。

2) 生鮮香気

熟成前の生肉は乳酸様の酸臭や血液臭を持っている¹⁰³⁾。これには、生肉で検出された硫化水素、メチルメルカプタン、エチルメルカプタン、アセトアルデヒド、アセトン、2-ブタノン、メタノール、エタノール¹¹⁰⁾、アンモニア¹¹¹⁾などの揮発性物質が寄与しているのかもしれない。他方、食肉を熟成すると酸臭や血液臭が消失することが知られている。これは、熟成により好ましい香りが生成して熟成前のにおいをマスクするためかもしれない。しかし、これまでの研究では熟成によりアンモニア¹¹²⁾やカルボニル化合物¹¹³⁾が増加することが知ら

れているのみで、良好な香りが生成するかどうかは明らかになっていなかった。

最近、著者らは¹¹⁴⁾、空気下で国産の乳牛肉を熟成させた結果、酸臭や血液臭とは異なり、ミルク臭に似た甘い生鮮香気が生じることを見いだした。この香りは、牛肉を加熱したあとにも残存し、その食味性を高めていた。また、この香りは実際に高級レストランで供されている和牛ステーキでも感知される場合があり、そのステーキの商品価値を高めていることが判明した。この香りは牛肉に特有なものであり、日本人に牛肉を連想させる原因香気の一つであると考えられた。牛肉では豚肉や鶏肉ほど熟成による味の向上が顕著ではない³⁸⁾ことから、この香りの生成がテクスチャーの向上と並んで牛肉の熟成による美味しさの向上に大きく寄与しているものと考えられる。我々はこの香りを牛肉熟成香と命名した。

牛肉を真空包装して貯蔵すると、表5に示すように熟成香の生成は抑制された。脱酸素剤の存在下で貯蔵した

表 5. 各種条件下で貯蔵した牛肉の熟成香の強さ

実験項目	熟成香の強さ	判定数
含気貯蔵と脱気貯蔵 ¹⁾	含気貯蔵>脱気貯蔵	24
	含気貯蔵=脱気貯蔵	4
	含気貯蔵<脱気貯蔵	0
クロラムフェニコール処理 ²⁾	対照区>処理区	11
	対照区=処理区	1
	対照区<処理区	0

- 1) ホルスタイン種雌牛(4個体)のロイン部を2つに分けた。得られた肉塊の一方はナイロン-ビニロン積層フィルムで真空包装し、他方はポリエチレンフィルムで含気包装し、それぞれ0°Cで25日間貯蔵した。香りの評価は7人のパネリストにより行った。
- 2) ホルスタイン種雌牛(2個体)のロイン部を2つに分けた。得られた肉塊の一方には2000 ppm クロラムフェニコール水溶液を噴霧し、他方は何も処理しなかった。これらをそれぞれ0°Cに24日間貯蔵した。香りの評価は6人のパネリストにより行った。

場合にも熟成香の生成が抑制されたことからこの香りの生成には酸素が必要であることが判明した。また、牛肉にクロラムフェニコールを噴霧して貯蔵すると熟成香の生成が抑制されることから(表5)、その生成にはある種の細菌が関与すると考えられた。さらにこの香りは赤身と脂身の共存部でよく生成した¹¹⁵⁾。したがって、脂肪がよく交雑した牛肉、特に肥育和牛の肉はこの香りの生成に有利な状態にあると言えるだろう。豪州あるいは米国から真空包装して輸入された牛肉は、十分に軟らかいが、決定的に熟成香が欠けており、これがわが国において輸入牛肉が国内産の牛肉よりも不味であると言われる原因の一つであると推定された¹¹⁶⁾。

この熟成香不足の原因の一つは輸入牛肉が真空包装に

より酸素との接触を遮断されていたことにあると考えられた。事実、これらの牛肉を含気包装にかえて追加貯蔵すると熟成香が生成する場合があることが確認された。したがって、熟成香という牛肉の持つ潜在的なおいしさを発現させるためには現在主流である真空包装による牛肉の流通形態を再検討する必要があるだろう。

4. 外観と熟成

食肉の外観で最も重要なものは色であるが、ほかにサンやキメも日本においては無視できない程度においしさに寄与しているといえよう。見事にサンの入ったキメの細かい牛肉の切身をみると、すきやき鍋やしゃぶしゃぶ鍋に入れる前から食欲がそそられるものである。サンやキメは当然熟成によって変動はしない。

食肉の赤色は主にミオグロビンに由来する。残存血液があればヘモグロビンも寄与する。ミオグロビンは屠殺直後の筋肉ではヘムの鉄が2価の還元型であり紫赤色を呈している。空気につれると酸素分子が鉄に結合したオキシミオグロビンになり鮮赤色を呈す。これを長時間空気にさらしておくと鉄が3価に酸化されたメトミオグロビンとなり褐色を呈す。いずれのミオグロビンも加熱するとグロビンが熱変性し、鉄が酸化した褐色の変性メトミオグロビンとなる。

十分に熟成して味や香りが向上した牛肉の生肉での色は完全な鮮赤色とはならない。還元型ミオグロビンのほかにメトミオグロビンもいくらか含まれているようである。したがって現在のように鮮赤色の肉色を極端に高く評価するのは味と香りの点からは余り得策とは思われない。

文 献

- Frandsen, R. D.: "Anatomy and Physiology of Farm Animals", Lea and Febiger (1974), p. 160.
- 鈴木敦士: 肉の科学, 31, 219 (1990)
- Suzuki, A., Kitamura, Y., Inoue, S., Nonami, Y. and Saito, M.: *Meat Sci.*, 14, 243 (1985)
- 高橋興威: 中江利孝編著「乳・肉・卵の科学」, 弘学出版 (1986), p. 52.
- Takahashi, K., Fukazawa, T. and Yasui, T.: *J. Food Sci.*, 32, 409 (1967)
- Gothard, R. H., Mullins, A. M., Boulware, R. F. and Hansard, S. L.: *J. Food Sci.*, 31, 825 (1966)
- 高橋興威: 日畜会報, 54, 423 (1983)
- 高橋興威: 肉の科学, 26, 93 (1986)
- Takahashi, K.: *Biochimie*, 74, 247 (1992)
- Hattori, A. and Takahashi, K.: *J. Biochem.*, 85, 47 (1979)
- Hattori, A. and Takahashi, K.: *J. Biochem.*, 92, 381 (1982)
- Takahashi, K., Nakamura, F., Hattori, A. and Yamanoue, M.: *J. Biochem.*, 97, 1043 (1985)
- Yamanoue, M. and Takahashi, K.: *J. Biochem.*, 103, 843 (1988)
- 沖谷明紘: 化学と生物, 19, 108 (1981)
- 沖谷明紘: 一鳥英治編「食品工業と酵素」, 朝倉書店 (1983), p. 111.
- 沖谷明紘: 佐藤信監修「食品の熟成」, 光琳 (1984), p. 551.
- Okitani, A., Matsukura, U., Otsuka, Y., Watanabe, M. and Fujimaki, M.: *Agric. Biol. Chem.*, 32, 975 (1968)
- Okitani, A., Otsuka, Y., Sugitani, M. and Fujimaki, M.: *Agric. Biol. Chem.*, 38, 573 (1974)
- Waxman, L.: "Method in Enzymol.", vol. 80, ed. by Lorand, L., Academic Press (1981), p. 664.
- Okitani, A., Matsukura, U., Kato, H. and Fujimaki, M.: *J. Biochem.*, 87, 1133 (1980)
- 勝沼信彦: 「細胞内タンパク質分解」, 東京化学同人 (1992), p. 35.
- Ouali, A. and Talmant, A.: *Meat Sci.*, 28, 331 (1990)
- Goll, D. E., Otsuka, Y., Nagainis, P. A., Shannon, J. D., Sathe, S. K. and Muguruma, M.: *J. Food Biochem.*, 7, 137 (1983)
- Hay, J. D., Currie, R. W. and Wolfe, F. H.: *J. Food Sci.*, 38, 987 (1973)
- Matsukura, U., Matsumoto, T., Tashiro, Y., Okitani, A. and Kato, H.: *Int. J. Biochem.*, 16, 957 (1984)
- Penny, I. F. and Dransfield, E.: *Meat Sci.*, 3, 135 (1979)
- Penny, I. F. and Ferguson-Pryce, R.: *Meat Sci.*, 3, 121 (1979)
- Hamm, R.: "Adv. Food Research", ed. by Chichester, C. O., Mrak, E. M. and Stewart, G. F., Academic Press (1960), p. 355
- Bouton, P. E., Harris, P. V. and Shorthose, W. R.: *J. Food Sci.*, 37, 356 (1972)
- Briskey, E. J. and Wismer-Pederson, J.: *J. Food Sci.*, 26, 297 (1961)
- 沖谷明紘・松石昌典・根岸晴夫・吉川純夫: 日畜

- 会報, 61, 990 (1990)
- 32) 荒川信彦・沖谷明紘: 天野慶之・藤巻正生・安井勉・矢野幸男編「食肉加工ハンドブック」, 光琳 (1980), p. 169.
- 33) Caul, F.: "Study on Development of Beef Flavor in U.S. Choice and U.S. Commercial Cuts of Sirloin", Quarter Master Food and Container Inst., Surveys Progr. Military Subsistence Problems Ser. I. No. 9 (1957), p. 152.
- 34) Paul, P., Lowe, B. and McClurg, B. R.: *Food Res.*, 9, 221 (1944)
- 35) Rödel, W.: *Die Nahrung.*, 13, 489 (1969)
- 36) Smith, G. C., Culp, G. R. and Carpenter, Z. L.: *J. Food Sci.*, 43, 823 (1978)
- 37) Terasaki, M., Kajikawa, M., Fujita, E. and Ishii, K.: *Agric. Biol. Chem.*, 29, 208 (1965)
- 38) Nishimura, T., Rhyu, M. R., Okitani, A. and Kato, H.: *Agric. Biol. Chem.*, 52, 2323 (1988)
- 39) 西村敏英・加藤博通: 肉の科学, 29, 1 (1988)
- 40) Parrish Jr., F. C., Rust, R. E., Popenhagen, G. R. and Miner, B. E.: *J. Animal Sci.*, 29, 398 (1966)
- 41) 武 恒子, 大塚一止: 新潟大学教育学部紀要, 9, 97 (1967)
- 42) Kato, H. and Nishimura, T.: "Taste Components and Conditioning of Beef, Pork and Chicken" in "UMAMI: A Basic Taste", Marcel Dekker Inc. New York and Basel (1987), p. 289.
- 43) Yamaguchi, S., Yoshikawa, T., Ikeda, S. and Nomiya, T.: *J. Food Sci.*, 36, 846 (1971)
- 44) 横塚 保・斉藤伸生・奥原 章・田中輝男: 農化, 43, 165 (1969)
- 45) 田中輝男・斉藤伸生・奥原 章・横塚 保: 農化, 43, 171 (1969)
- 46) 土田美登世・島田淳子・中川敦子・石井克枝・西村敏英・沖谷明紘: 農化, 66, 268 (1992)
- 47) Dannert, R. D. and Pearson, A. M.: *J. Food Sci.*, 32, 49 (1967)
- 48) Tsai, R., Cassens, R. G., Briskey, E. J. and Greaser, M. L.: *J. Food Sci.*, 37, 612 (1972)
- 49) Suzuki, A., Nakazato, M. and Fujimaki, M.: *Agric. Biol. Chem.*, 31, 953 (1967)
- 50) Khan, A. W. and Van den Berg, L.: *J. Food Sci.*, 29, 49 (1964)
- 51) Parrish Jr., F. C., Goll, D. E., Newcomb II, W. J., deLumen, B. O., Chaudhry, H. M. and Kline, E. A.: *J. Food Sci.*, 34, 196 (1969)
- 52) Field, R. A., Riley, M. L. and Chung, Y. O.: *J. Food Sci.*, 36, 611 (1971)
- 53) Bowers, J. A.: *J. Agric. Food Chem.*, 17, 903 (1969)
- 54) Niewiarowicz, A., Pikul, J. and Trojan, M.: *Poultry Sci.*, 57, 1468 (1978)
- 55) Miller, J. H. and Dawson, L. E.: *J. Food Sci.*, 30, 406 (1965)
- 56) Okitani, A., Matsuishi, M., Matsumoto, T., Kamoshida, E., Sato, M., Matsukura, U., Watanabe, M., Kato, H. and Fujimaki, M.: *Eur. J. Biochem.*, 171, 377 (1988)
- 57) Fukushima, K., Gnoh, G. H. and Shinano, S.: *Agric. Biol. Chem.*, 35, 1495 (1971)
- 58) Suzuki, A. and Fujimaki, M.: *Agric. Biol. Chem.*, 32, 975 (1968)
- 59) Okitani, A., Matsumoto, T., Kitamura, Y. and Kato, H.: *Biochim. Biophys. Acta*, 662, 202 (1981)
- 60) 沖谷明紘・松石昌典・斉藤 群・加藤博通: 日本農芸化学会 昭和60年度大会講演要旨集 (1985), p. 626.
- 61) Dayton, W. R., Reville, W. J., Goll, D. E. and Stromer, M. H.: *Biochemistry*, 15, 2159 (1976)
- 62) Ishiura, S., Murofushi, H., Suzuki, K. and Imahori, K.: *J. Biochem.*, 84, 225 (1978)
- 63) Azanza, J. L., Raymond, J., Robin, J. M., Cottin, P. and Ducastaing, A.: *Biochem. J.*, 183, 339 (1979)
- 64) Mellgren, R. L., *FEBS Lett.*, 109, 129 (1980)
- 65) Dayton, W. R., Schollmeyer, J. V., Lepley, R. A. and Cortes, L. R.: *Biochim. Biophys. Acta*, 659, 48 (1981)
- 66) Suzuki, K., Tsuji, S., Ishiura, S., Kimura, Y., Kokubo, S. and Imahori, K.: *J. Biochem.*, 90, 1787 (1981)
- 67) Inomata, M., Hayashi, M., Nakamura, M., Imahori, K. and Kawashima, S.: *J. Biochem.*, 93, 291 (1983)
- 68) Croall, D. E. and DeMartino, G. N.: *J. Biol. Chem.*, 258, 5660 (1983)
- 69) Otsuka, Y. and Tanaka, H.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 111, 700 (1983)
- 70) Dahlmann, B., Kuehn, L., Rutschmann, M. and Reinauer, H.: *Biochem. J.*, 228, 161 (1985)
- 71) Ishiura, S., Sano, M., Kamakura, K. and Sugita,

- H.: *FEBS Lett.*, **189**, 119 (1985)
- 72) Driscoll, J. and Goldberg, A. L.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **86**, 787 (1989)
- 73) Koohmaraie, M., Babiker, A. S., Markel, R. A. and Dutson, T. R.: *J. Food Sci.*, **53**, 1253 (1988)
- 74) Koohmaraie, M.: *Biochimie*, **74**, 239 (1992)
- 75) Zeece, M. G., Robson, R. M., Lusby, M. L. and Parrish Jr., F. C.: *J. Food Sci.*, **51**, 797 (1986)
- 76) Whipple, G. and Koohmaraie, M.: *J. Animal Sci.*, **69**, 4449 (1991)
- 77) 加藤博通・沖谷明絃・西村敏英:「昭和61年度食肉に関する助成研究報告書」伊藤記念財団, **5**, 275 (1987)
- 78) Okitani, A., Otsuka, Y., Katakai, R., Kondo, Y. and Kato, H.: *J. Food Sci.*, **46**, 47 (1981)
- 79) Joseph, R. L. and Sanders, W. J.: *Biochem. J.*, **100**, 827 (1966)
- 80) Mantle, D., Lauffart, B. and Pennington, R. J. T.: *Biochem. Soc. Trans.*, **12**, 826 (1984)
- 81) Mantle, D., Lauffart, B., McDermott, J. R., Kidd, A. M. and Pennington, R. J. T.: *Eur. J. Biochem.*, **147**, 307 (1985)
- 82) Ishiura, S., Yamamoto, T., Yamamoto, M., Nojima, M., Aoyagi, T. and Sugita, H.: *J. Biochem.*, **102**, 1023 (1987)
- 83) Otsuka, Y., Okitani, A., Katakai, R. and Fujimaki, M.: *Agric. Biol. Chem.*, **40**, 2335 (1976)
- 84) Otsuka, Y., Okitani, A., Kondo, Y., Kato, H. and Fujimaki, M.: *Agric. Biol. Chem.*, **44**, 1617 (1980)
- 85) Mantle, D., Hardy, M. F., Lauffart, B., McDermott, J. R., Smith, A. I. and Pennington, R. J. T.: *Biochem. J.*, **211**, 567 (1983)
- 86) Nishimura, T., Kato, Y., Okitani, A. and Kato, H.: *Agric. Biol. Chem.*, **55**, 1771 (1991)
- 87) Nishimura, T., Kato, Y., Rhyu, M. R., Okitani, A. and Kato, H.: *Comp. Biochem. Physiol.*, **102B**, 129 (1992)
- 88) Okitani, A., Nishimura, T., Otsuka, Y., Matsuura, U. and Kato, H.: *Agric. Biol. Chem.*, **44**, 1705 (1980)
- 89) Okitani, A., Nishimura, T. and Kato, H.: *Eur. J. Biochem.*, **115**, 269 (1981)
- 90) Nishimura, T., Okitani, A., Katakai, R. and Kato, H.: *Eur. J. Biochem.*, **137**, 23 (1983)
- 91) Nishimura, T., Rhyu, M. R. and Kato, H.: *Agric. Biol. Chem.*, **55**, 1779 (1991)
- 92) Rhyu, M. R., Nishimura, T., Kato, Y., Okitani, A. and Kato, H.: *Eur. J. Biochem.*, (1992) in press.
- 93) 西村敏英・柳 美羅・加藤博通: 農化, **63**, 333 (1989)
- 94) Lauffart, B. and Mantle, D.: *Biochim. Biophys. Acta*, **956**, 300 (1988)
- 95) Parsons, M. E. and Pennington, R. J. T.: *Biochem. J.*, **155**, 375 (1976)
- 96) Kar, N. C. and Pearson, C. M.: *Clin. Chim. Acta*, **111**, 271 (1981)
- 97) Smith, E. L.: *J. Biol. Chem.*, **173**, 553 (1948)
- 98) Smith, E. L.: *J. Biol. Chem.*, **173**, 571 (1948)
- 99) Smith, E. L.: *J. Biol. Chem.*, **176**, 9 (1948)
- 100) Nishimura, T., Okitani, A. and Kato, H.: *Agric. Biol. Chem.*, **52**, 2183 (1988)
- 101) Nishimura, T., Okitani, A., Rhyu, M. R. and Kato, H.: *Agric. Biol. Chem.*, **54**, 2769 (1990)
- 102) 柳 美羅・西村敏英・加藤博通: 農化, **63**, 334 (1989)
- 103) 渡辺乾二・佐藤 泰: 日畜会報, **45**, 113 (1974)
- 104) Farmer, L. J. and Patterson, R. L. S.: *Food Chem.*, **40**, 201 (1991)
- 105) Gasser, U. and Grosch, W.: *Z. Lebensm. Unters. Forsch.*, **186**, 489 (1988)
- 106) Gasser, U. and Grosch, W.: *Z. Lebensm. Unters. Forsch.*, **190**, 3 (1990)
- 107) 渡辺乾二・藤巻正生・服部達彦・林 和夫・荒井 綜一編「香料の事典」, 朝倉書店 (1980), p.178.
- 108) Wilson, G. D.: "The Science of Meat and Meat Products", W. H. Freeman Company. San Francisco and London (1960) p. 260.
- 109) Coppock, B. M. and MacLeod, G.: *J. Sci. Fd. Agric.*, **28**, 206 (1977)
- 110) Merrit Jr. C., Bresnick, S. R., Bazinet, M. L., Walsh, J. T. and Angelini, P.: *Agric. Food Chem.*, **7**, 784 (1959)
- 111) Burks Jr., R. E., Baker, E. B., Clark, P., Esslinger, J. and Lacey Jr., J. C.: *Agric. Food Chem.*, **7**, 778 (1959)
- 112) Brooks, G. M. and Ammerman, G. R.: *J. Food Sci.*, **43**, 1348 (1978)
- 113) Sink, J. D. and Smith, P. W.: *J. Food Sci.*, **37**, 181 (1972)

- 114) 沖谷明紘・森壽一郎・松石昌典：日畜会報，63，
189 (1992)
- 115) 松石昌典・森壽一郎・沖谷明紘：第 85 回日本畜
産学会大会発表要旨，(1992)，p. 97.
- 116) 沖谷明紘・松石昌典：第 85 回日本畜産学会大会
発表要旨，(1992)，p. 98.