魚類の“生き”の保持

岩 本 宗 昭*

Prolongation of Pre-rigor Period of Fish

Muneaki IWAMOTO*

*Shimane Prefectural Fisheries Experimental Station
25-1 Setogashima, Hamada, Shimane, 697*

はじめに

水産物の生食を習慣とするわが国では、その品質評価に当って“生き”のよさが重視され、活魚が最上位に格付けされる。これまで生かした状態での集荷が困難であった海産魚も、流通方法の改善や養殖漁業の発展に伴って活魚輸送が一般化し、魚種も多様化しつつある。

一方、養殖海産魚の主産地である西日本では“活けしめ魚”の流通が定着している。活けしめ魚は即殺することにより死後硬直を遅延させ“生き”の状態すなわち硬直前の状態を維持した魚の通称で、京阪神地方の卸売市場では活魚とほぼ同等に評価されている。この活けしめ魚は硬直すると商品価値が低下するので品質維持時間は短い。しかし、即殺後の硬直をさらに遅延させる条件を魚種毎に明らかにして、その流通性を向上させ得れば、水槽による活魚流通より物流の経済性からみて合理的である。

死後硬直を遅延させる条件として生理条件、致死条件、死後の貯蔵条件などがあげられており^{1)~2)}、生理条件としては飢餓状態や疲労の状態での硬直の進行が速く、致死条件としては苦悶死したものより安静状態で即死させた方が、エネルギーの消耗が少なく硬直も遅くなることがすでに確認され、活けしめ処理（延髄刺

殺）もこの知見に基づいて行われる。

一方、死後硬直の進行と貯蔵温度の関係については、哺乳動物では低温短縮現象（cold shortening）が認められ、その温度依存性や種類による特異性が明らかにされて、機構の解明がなされつつある^{3)~7)}。魚類の死後硬直の進行にも、温度依存性と魚種特異性が認められ^{8)~13)}、畜肉の低温短縮現象との関連性が指摘されていたが、詳細は不明のままとされてきた。

筆者らは活けしめ魚の死後硬直の遅延条件を明らかにすることを目的として、死後硬直の進行と筋肉の化学的变化に及ぼす貯蔵温度の影響について検討したので、その概要を以下に紹介する。

なお、本稿はすでに他の研究会誌や雑誌に発表した内容を再構成したものであり、記述に類似する部分があることをお許し願いたい。

1. 死後硬直の進行と筋肉の化学的变化

魚類筋肉の死後における化学的变化としては、ATP 関連化合物、クレアチンリン酸（以下 Cr—p）、グリコーゲンおよび乳酸の消長が主要な指標とされている。これらエネルギー代謝関連化合物の変化と、致死条件や貯蔵温度との関係についてはすでに多くの報告がある。しかし、死後硬直の進行との関係を詳細に追跡した報告は極めて少ない。

*島根県水産試験場（〒697 島根県浜田市瀬戸ヶ島町25-1）

畜肉の死後硬直とそれに関連した生化学的变化については、Bate-Smith and Bendall¹⁴⁾がウサギを用いた一連の研究によりその大要を明らかにしている。すなわち、死後硬直は筋収縮のエネルギー源であるATPの消失により、骨格筋の筋原線維を構成している収縮タンパク質であるアクチンとミオシンの結合が不可逆的となり、筋肉の伸張性が失われることにより起こる。また、死後のATP補給はCr-pの分解に伴って再生されるATPと、グリコーゲンが嫌氣的代謝すなわち解糖によって乳酸に分解される過程で生成するATPによってなされる。したがって、硬直の進行はATPの再生源であるCr-pとグリコーゲンの量に依存しており、まずCr-p量がATP量に先立って減少し、Cr-pがATPの濃度とほぼ等しくなった時点からATPの減少が始まる。また、解糖による乳酸の蓄積量はATPの補給量に相当し、ATP分解量の増大と解糖が進行するにしたがってpHは低下する。筋肉の伸張性が低下し始める硬直開始期は、ATPの再生量が減少して分解量を補填し得なくなった段階であり、ATPが消失してしまうと完全硬直状態になる。

魚類についても、すでにソウダガツオ¹⁵⁾、サバ、マダイ^{16)~17)}、コイ^{17)~19)}、ハマチ²⁰⁾でATPの消失と完全硬直に達する時点が一致することを指摘されていたが、筆者らも図1のハマチの実験例²¹⁾に示すように硬直の

進行と化学的变化が相互に連動していることを確認しており、死後硬直の機構は畜肉と大差はないと考えられる。

また、硬直が始まるまではATPが残存していることから、生化学的にみれば筋肉はまだ生きていると考えられ、硬直前の活けしめ魚が活魚と同時に評価されるのは科学的にも妥当であり、ATPの補給源であるCr-pやグリコーゲンの量は安静状態で即死させた方がより高い水準に維持される。

2. 死後硬直の進行と貯蔵温度の関係

死後硬直と貯蔵温度の関係については、低温の方が硬直は遅れると考えがちであるが、既往の実験例ではコイ^{8)~10)}、シイラ、イサキ¹¹⁾では低温ほど硬直が遅延するのに対して、トラフグ、キジハタ¹¹⁾、ハマチ¹²⁾、ティラピア¹³⁾では10~20℃より0℃のような低温で硬直の進行が速いなど、魚種によって異なる結果が得られている。また、活けしめ魚の流通現場では、経験的に0℃のような低温に保持しない方が硬直が遅れるとして、強い氷冷を避けている。

筆者らは活けしめ流通の代表的魚種であるマダイ、ヒラメ、ハマチのほかマゴチ、インダイを0℃と10℃に貯蔵して、その死後硬直の進行と筋肉の化学的变化におよぼす貯蔵温度の影響を検討し、表1に示す結果を得た^{21)~23)}。すなわち、硬直の開始時期は魚種間で差があり、両貯蔵区ともハマチ、インダイが早く、ヒラメ、マゴチで遅い。また、ハマチの硬直開始時期は0℃区と10℃区で差はなかったが、その他の魚種では0℃区より10℃区の方が4~9時間遅れて硬直を開始した。一方、完全硬直に到達する時間は、いずれの魚種も0℃区に比べて10℃区の方が2~3倍遅延しており、それぞれのATPの消失や乳酸の最大量到達時点ともほぼ一致している。

次にこれら魚種の死後におけるエネルギー代謝の概要を比較してみると、表2に示すように致死時のATP量や解糖に伴う乳酸の最終的蓄積量は、魚種によって差が認められたが、各魚種とも0℃区と10℃区の試料間での差は顕著でなかった。なお、グリコーゲンの解糖過程で乳酸2モルの蓄積に対しATPが3モル生成し、Cr-p 1モルの分解に伴いATPは1モル再生される。この反応様式から死後におけるATPの総分解量を概算すると、表に示すようにハマチの140 $\mu\text{mol/g}$ 前後に対してヒラメは80 $\mu\text{mol/g}$ 前後と魚種による差異はあっても、貯蔵温度による差はほとんど

Fig. 1 Changes in concentration of ATP (●), creatin phosphate (○) and lactic acid (□), along with progress in rigor index (---), in spiked yellowtail muscle during storage at 0°C and 10°C.

Table 1 Rigor-mortis progress and changes of muscle energy-related compounds in spiked fishes during storage of 0°C and 10°C

Fish and storage temperature	Time (h) required for:			
	Rigor onset and full rigor	ATP disappearance (<1μmol/g)	Max.lactic acid accumulation	Creatine phosphate disappearance(<1μmol/g)
Yellowtail				
0°C	2 and 9	9	11(96.3)*	7
10°C	2 and 15	18	18(111.2)	13
Bartailed flathead				
0°C	10 and 20	24	28(37.5)	—
10°C	13 and 40	48	48(57.2)	—
Japanese striped knifejaw				
0°C	0 and 13	17	20(31.2)	—
10°C	4 and 20	>24	>24(26.6)	—
Red sea bream				
0°C	4 and 16	16	16(55.0)	—
10°C	8 and 48	48	48(54.3)	—
Plaice				
0°C	6 and 27	30	30(49.0)	21
10°C	15 and 51	54	58(46.2)	36

* Lactic acid concentration(μmol/g).

Table 2 ATP degradation and regeneration of spiked fishes during storage at 0°C and 10°C

Fish and storage temperature	Lactic acid content (μmol/g)			ATP level at death (μmol/g)	ATP regenerated (μmol/g)		Total ATP (μmol/g)
	At death	Maximum attained	Increment		During glycolysis	From creatine phosphate	
	(A)	(B)	(B - A)	(C)	(D)	(E)	(C + D + E)
Yellowtail							
0°C	14.1	97.3	83.2	7.4(80)*	124.8	8.2	140.4
10°C	22.2	103.1	80.9	7.5(85)	121.4	9.1	138.0
Bartailed flathead							
0°C	4.8	40.0	35.2	7.2(72)	52.8	—	(60.0)
10°C	5.6	56.6	51.0	7.1(69)	76.5	—	(83.6)
Japanese striped knifejaw							
0°C	8.0	29.7	21.7	5.4(68)	32.6	—	(38.0)
10°C	8.8	30.1	21.3	5.8(75)	32.0	—	(37.8)
Red sea bream							
0°C	24.8	59.6	34.8	3.3(49)	52.2	—	(55.5)
10°C	22.5	56.0	33.5	3.2(40)	50.2	—	(53.4)
Plaice							
0°C	7.7	43.2	35.5	6.4(88)	53.3	23.0	82.7
10°C	10.2	46.2	36.0	5.6(84)	54.0	19.2	78.8

* Ratio of ATP to the total amount of ATP and related compounds.

ない。また、ATPの総分解量の最も多いハマチで硬直の進行が最も速いが、ATPの総分解量が最低値を示したインダイもハマチに次いで硬直の進行が速いことから、死後硬直の進行速度とATPの総分解量の間に

は明確な関係は認められなかった。したがって、ATPの分解速度には魚種特異性があるものと推察される。

なお、死後硬直の進行状態を的確に把握するには、筋肉の伸縮性の変化を測定することが望ましいが、魚

類の場合硬直の進行が速いことや、筋線維が短いことなどから対応に困難性がある。本実験では、魚体尾部の垂れ下がり程度を経時的に計測し、死直後の垂れ下がり長さに対する上昇率を硬直指数 (Rigor index: R 値) として表示する方法 (図 2)²⁴⁾ を採用した。この方法は、流通現場の魚体の硬直性による評価とも一致する。

図 3 および図 4²⁵⁾ は硬直の進行と温度との関係をより詳細に検討するため、上記試験で硬直の進行が最も遅かったヒラメを 0～20℃ に貯蔵した場合の、硬直指数と鮮度判定指標 K 値^{26)～27)} の変化を示したものである。図に示すように硬直の進行は 0℃ および 20℃ で速やかとなり、5～15℃ で緩慢となることがわかった。しかし、貯蔵温度が高くなるほど硬直の持続時間は短く、K 値の上昇も速やかであり、15℃ 区では 24 時間以

Fig. 2 Determination of “rigor index” of fish. D_o represents the distance from the base of the caudal fin to the horizontal position of the pre-rigor fish on the table. As rigor-mortis progress, the distance (D) shortens and finally reaches zero in full rigor. Rigor index = $(D_o - D) / D_o \times 100$

Fig. 3 Changes in rigor index of spiked plaice during storage at 0°C (○), 5°C (●), 10°C (□), 15°C (■) and 20°C (▲).

Fig. 4 Changes in K value of spiked plaice muscle during storage at 0°C (○), 5°C (●), 10°C (□), 15°C (■) and 20°C (▲).

上の生鮮度維持は難しい。したがって、活けしめ魚の硬直遅延を図るための温度管理としては、0℃より5～10℃に保持するのが適当と考えられる。このことは、さきに述べた流通現場の経験的知見を裏付けるものである。なお、一旦完全硬直に達したのちは、鮮度低下を避けるため速やかに温度を下げて貯蔵すべきであるし、当然のことながら生きの状態で流通することを目的としない場合は、当初から速やかに低温に貯蔵すべきである。

また、養殖魚は、活魚または活けしめ状態で流通する割合が天然魚より高いが、養殖魚と天然魚の死後変化の相違については、マダイで養殖魚の方がやや鮮度低下が速いことが指摘されている以外に詳細な検討はなされていない。筆者らの実験では、マダイ²⁸⁾の場合硬直の進行速度は両者に顕著な差があり、養殖魚の方が著しく速いことを認めたが、ヒラメ²⁹⁾では両者の間にほとんど差異はなかった。

4. 魚肉の氷冷収縮機構

上記のように、試料魚の致死時の ATP 量や解糖による ATP 再生量にほとんど差がないにもかかわらず、0℃より5～10℃の方が硬直の進行が遅いということは、0℃のような低温では ATP の分解を促進する何らかの機構が存在することを示唆している。このような現象の原因究明の一環として、ATP の分解と再生に関与する酵素である ATPase とクレアチンキナーゼの活性におよぼす温度の影響をヒラメについて検討した結果、筋原線維や筋形質の ATPase とクレアチンキナーゼの活性はいずれも顕著な温度依存性を示

し、温度の低下に伴って減少することを確認した²³⁾。それ故、ATPの消費が10℃より0℃で促進されるという現象は、これら酵素活性の温度依存性からは説明し得ない。しかし、筋形質のATP_{ase}活性については、採用した粗酵素液の調製方法からみて、筋小胞体やミトコンドリアが含まれており、測定した活性は両者の膜ATP_{ase}と共役する活性を示していると考えられる。また、生筋の収縮は筋形質中の微量なCa²⁺濃度の変化によって調節され、このCa²⁺濃度は筋原線維を取り巻く筋小胞体がATPを消費しながら制御している^{30)~31)}。したがって、魚体温が0℃に低下することによって、筋小胞体のCa²⁺取り込み能が低下すれば、筋形質中のCa²⁺濃度が高まり筋原線維Mg²⁺-ATP_{ase}活性が賦活されて、ATPの消費を促進するという機構が示唆される。

図5³²⁾はヒラメを0℃~20℃に貯蔵した場合の貯蔵温度と硬直進行速度の関係、および各貯蔵温度で測定したヒラメ筋肉の筋原線維Mg²⁺-ATP_{ase}活性を対比して示したもので、硬直進行速度は硬直指数が50%に到達するまでの経過時間の逆数で示している。この

Fig. 5 Comparison of rigor-mortis progress rate of spiked plaice (○) with its myofibrillar Mg²⁺-ATP_{ase} activity in the presence of 0.1mM Ca²⁺ (■) at 0℃ and 1mM EGTA (—, ●) at various temperatures. Rigor-mortis progress rate is expressed as $T_{RI}^{50\%}$ (hr⁻¹) calculated from the data which represents the time (hr) required for spiked plaice to reach 50% in rigor index. Data are the average (±S.E.) of three determinations for ATP_{ase} activity.

図から、Ca²⁺が存在しない状態での筋原線維Mg²⁺-ATP_{ase}活性(実線)は、上述のように温度の低下に伴って減少するが、Ca²⁺が0.1mM (10⁻⁴M)存在すれば0℃でも活性が高まり(点線)、Ca²⁺が存在しない場合の20℃に相当する値となることがわかる。すなわち、弛緩状態(Ca²⁺濃度低水準)にあった筋肉において、0℃のような低温で筋小胞体のCa²⁺取り込み能力が低下し、筋細胞内のCa²⁺濃度が上昇したと仮定すれば、硬直進行速度と筋原線維Mg²⁺-ATP_{ase}活性の温度依存性は高い相関を示すといえる。

このことはすでに牛肉や羊肉にみられる低温短縮現象の機構として説明されているが、魚肉については今まで詳細に究明されていなかった。現在、魚類についても筋小胞体の構造や構成タンパク質およびその生化学的性状が検討されつつあり、ヒラメ³²⁾、コイ³³⁾については0℃で筋小胞体のCa²⁺取り込み能が極端に低下し、筋細胞内のCa²⁺濃度が上昇することが確認されている。

おわりに

以上に紹介した死後硬直における温度依存性や魚種特異性には、生息水温、年令、魚体の大小、生理、生態など複雑な要素が絡んでいると推察され、その解明にはさらに多くの魚種について詳細な研究の集積が必要である。

なお、最近生息水温または飼育水温が、死後硬直の進行に及ぼす影響についても検討され、コイについては順応体温と貯蔵温度の差が硬直の進行に影響し、高温順応魚を低温に貯蔵すると硬直の進行が速いという現象が明らかにされている³⁴⁾。また、魚体の硬直現象と筋肉の硬さの関係についても、科学的な検討がなされつつあり^{35)~37)}、魚体の硬直と筋肉の硬さの変化は異なる次元の現象であることが明らかにされたが、魚体の軟化すなわち硬直が解ける現象や筋肉の軟化の機構については諸説があり、まだ十分な解明がなされていない。これら魚類の死後硬直に関連する最新の情報については、総説³⁸⁾があるので参照されたい。

文 献

- 1) 右田正男: 日水誌, 27, 934~945 (1961).
- 2) 右田正男: 日水誌, 28, 456~470 (1962).
- 3) Locker, R. H. and Hagyard, C. J.: *J. Sci. Food Agr.*, 14, 787~793 (1963).
- 4) Cassens, R. G. and Newbold, R. P.: *J. Food Sci.*, 32, 269~272 (1967).
- 5) Buege, D. R. and Marsh, B. B.: *Biochem. Biophys. Res.*

- Commun.*, **65**, 478~482 (1975).
- 6) Carafoli, E., Patriarca, P. and Rossi, C. S.: *J. Cell Physiol.*, **74**, 17~30 (1969).
 - 7) Mortonosi, A. and Feretos, R.: *J. Biol. Chem.*, **239**, 648~658 (1964).
 - 8) 斎藤恒行・新井健一：日水誌, **22**, 569~573 (1957).
 - 9) 斎藤恒行・新井健一：北大水産彙報, **8**, 51~53 (1957).
 - 10) 野口栄三郎：日水研報, No. 5, 1~61 (1957).
 - 11) 山本常治・野口栄三郎：日水研報, No. 13, 119~125 (1964).
 - 12) 山本 巖・中村信興・奥村陽子：福井水試報告, No. 5, 1~19 (1966).
 - 13) Poulter, R. G., Curran, C. A. and Disney, J. G.: in "Advances in Technology in the Chilling, Freezing, Processing, Storage and Transport of Fish, Especially Underutilized Species" (International Institute of Refrigeration, ed.), Paris, 1981, pp. 111~123.
 - 14) Bate-Smith, E. C. and Bendall, J. R.: *Brit. Med. Bull.*, **12**, 230~235 (1956).
 - 15) 藤巻正生・古城健三：日水誌, **19**, 499~504 (1953).
 - 16) 野口栄三郎・山本常治：日水誌, **20**, 1020~1022 (1955).
 - 17) 野口栄三郎・山本常治：日水誌, **20**, 1023~1026 (1955).
 - 18) 斎藤 要・日高富男：鹿児島大水産紀要, **4**, 90~96 (1955).
 - 19) 斎藤 要・日高富男：日水誌, **21**, 1025~1028 (1956).
 - 20) 山田金次郎・原田勝彦・河原敏明・伊東良太郎・塚本真一：水大校研報, **31**, 59~64 (1983).
 - 21) 岩本宗昭・山中英明・阿部宏喜・渡部終五・橋本周久：日水誌, **56**, 93~99 (1990).
 - 22) 岩本宗昭・井岡 久・斎藤素子・山中英明：日水誌, **51**, 443~446 (1985).
 - 23) Iwamoto, M., Yamanaka, H., Abe, H., Ushio, H., Watabe, S. and Hashimoto, K.: *J. Food Sci.*, **53**, 1662~1665 (1988).
 - 24) 尾藤方通・山田金次郎・三雲泰子・天野慶之：東海水研報, No. 109, 89~96 (1983).
 - 25) Iwamoto, M., Yamanaka, H., Watabe, S. and Hashimoto, K.: *J. Food Sci.*, **52**, 1514~1517 (1987).
 - 26) Saito, T., Arai, K. and Matsuyoshi, M.: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **24**, 749~750 (1959).
 - 27) 内山 均・江平重男：日水誌, **36**, 977~992 (1970).
 - 28) 岩本宗昭・山中英明：日水誌, **52**, 275~279 (1986).
 - 29) 岩本宗昭・山中英明・渡部終五・橋本周久：日水誌, **56**, 101~104 (1990).
 - 30) Ebashi, S. and Endo, M.: *Prog. Biophys. Mol. Biol.*, **18**, 125~183 (1968).
 - 31) 山本啓一・丸山工作：筋肉, 化学同人, 京都, 1986, pp. 39~118.
 - 32) Watabe, S., Ushio, H., Iwamoto, M., Yamanaka, H. and Hashimoto, K.: *J. Food Sci.*, **54**, 1107~1110 and 1115 (1989).
 - 33) Ushio, H., Watabe, S. and Hashimoto, K.: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 1641~1648 (1989).
 - 34) Abe, H. and Okuma, E.: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 2095~2100 (1991).
 - 35) 豊原治彦・志水 寛：日水誌, **54**, 1795~1798 (1988).
 - 36) 岡 弘康・大野一仁・二宮順一郎：日水誌, **56**, 1673~1678 (1990).
 - 37) Ando, M., Toyohara, H., Shimizu, Y., and Sakaguchi, M.: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1165~1169 (1991).
 - 38) 山中英明編：魚類の死後硬直(恒星社厚生閣, 東京), 1991.