

総 説

筋線維型と食肉のおいしさ

一反芻動物特異的 I 型筋線維の産肉論的機能形態学解析—

渡邊 康一*

東北大学大学院農学研究科
宮城県仙台市青葉区堤通雨宮町 1-1 〒981-8555

Tel. 022-717-8704, Fax 022-717-8880, watakoh@tohoku.ac.jp

Kouichi WATANABE

Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University
1-1 Tsutsumidori-Amamiyamachi, Sendai, Miyagi, Japan

Keyword: Skeletal myofiber types, Type I myofiber, Functional Adaptation, Meat Quality

2016 年 5 月 16 日受付, 2016 年 5 月 18 日受理

1. 筋線維型の分類

食肉とはすなわち動物の骨格筋組織であり, 多数の筋芽細胞が数多く融合してできた細長い筋細胞 (筋線維) と, それを取囲む主に膠原線維からなる結合組織からなる (鈴木, 2000; 渡邊と麻生, 2014)。筋組織は熟成過程を経て食肉となって食卓に届けられるが, 食肉の質はその筋の組織構造と組織化学的性質の影響を大きく受ける (鈴木, 2000; 渡邊と山口, 2004)。骨格筋を形成する筋線維は, 大きく分けて収縮特性と代謝特性の異なる 3 つの筋線維型, I 型 (遅筋型・好氣的代謝・赤色), II A 型 (速筋型・好氣的代謝・赤色) および II B 型 (速筋型・嫌氣的代謝・白色) 筋線維に分類される (表 1, 図 1 a - c, 渡邊と山口, 2004; 渡邊と麻生, 2014)。これまでに筋線維型分類法の違いから様々な名称が提唱されたが, 食肉でよく使われる赤色筋線維は I 型と II A 型筋線維を, 白色筋線維は II B 型筋線維を指す。赤色筋線維はミトコン

ドリアが多いので好氣的代謝を活発に行なうが, 白色筋線維はミトコンドリアが少なく嫌氣的代謝が主となる (図 1 c)。これらの筋線維型の違いにはミオシン重鎖 (MyHC) アイソフォームが対応しており, I 型には slow MyHC, II A 型には Fast 2a MyHC, II B 型には Fast 2x および Fast 2b MyHC が対応する (渡邊と山口, 2004; 渡邊と麻生, 2014)。ウシやヒトの II B 型筋線維は Fast 2x MyHC だけを持つが, ブタでは Fast 2x と Fast 2b の双方の MyHC を持つなど, 種によって違いがある (千国, 2001; 渡邊と山口, 2004)。MyHC の分子種は遺伝子解析の研究から同定されたため, 残念ながら組織化学的および生理学的に確立された筋線維型の分類名とは名称が統一されていない (表 2, Schiaffino と Reggiani, 2012)。また, 後述のように, 反芻動物特異的な I 型筋線維の亜型も存在する。

* 連絡者: 渡邊 康一 (わたなべ こういち)
(東北大学大学院農学研究科)
〒981-8555 宮城県仙台市青葉区堤通雨宮町 1-1
Tel. 022-717-8704, Fax 022-717-8880
E-mail: watakoh@tohoku.ac.jp

2. 骨格筋における筋線維型の分布

骨格筋は身体の一部によって筋線維型構成が異なり、その構成割合は必要とされる機能的特性に適応したものとなっている。大腿部と殿部では深部にある筋ほどⅠ型筋線維の割合が大きく、浅部ほどⅡ型筋線維の割合が多いことが知られている（Suzuki と Tamate, 1988; Suzuki ら, 1999; 渡邊と山口, 2004）。すなわち、姿勢保持に働き、重力に抗して身体を支える抗重力筋には、収縮が遅く疲労に強いⅠ型筋線維が多く分布しており、そのことは前肢帯の筋でも同様である（Suzuki, 1995; 1991）。特にウ

シやヒツジのような反芻動物は、草を摂食するために長時間にわたって佇立・歩行を繰り返すため、起立姿勢保持に適応した身体構造に進化していると考えられる。特に、大腿部の最深部にあつて膝関節を伸展して起立姿勢を保持する中間広筋の筋線維は、ヒツジ（Suzuki と Tamate, 1988; Watanabe と Suzuki, 1999）やウシ（Gotoh ら, 1999）では、ほぼすべてがⅠ型筋線維である。

一方、ヒツジの前腕（Konno と Watanabe, 2012a）や下腿（Konno と Watanabe, 2012b; 金野と渡邊, 2013）のような肢端の筋群では、指趾への腱の走行が複雑であったり、前腕は骨格の軸がねじれていたりするため、単純

表1 ウシの筋線維型分類

筋線維型	ミオシン ATPase 反応		NADH 脱水素 酵素活性	3-ヒドロキシ酪 酸脱水素 酵素	ミオシン重鎖 アイソフォーム MyHC	機能による 分類	疲労耐性
	酸前処理 (pH4.3)	アルカリ 前処理 (pH10.5)					
Ⅰ型	ⅠE型 (咬筋)	+++	—	++++	++++	Slow	著しく強い
	ⅠD型 (抗重力筋)	+++	—	+++	+~++		
	ⅠC型	+++	—	+++	±		
ⅡA型	—	+++	++~++++	—	Fast (2a)	収縮速い 好気代謝	中等度
ⅡB型	—	+++	+	—	Fast (2x)	収縮速い 嫌気代謝	弱い

++++: 著強, +++: 強, ++: 中等度, +: 弱, —: 陰性

※ ウシのⅡB型筋線維には Fast 2b-MyHC は無い。

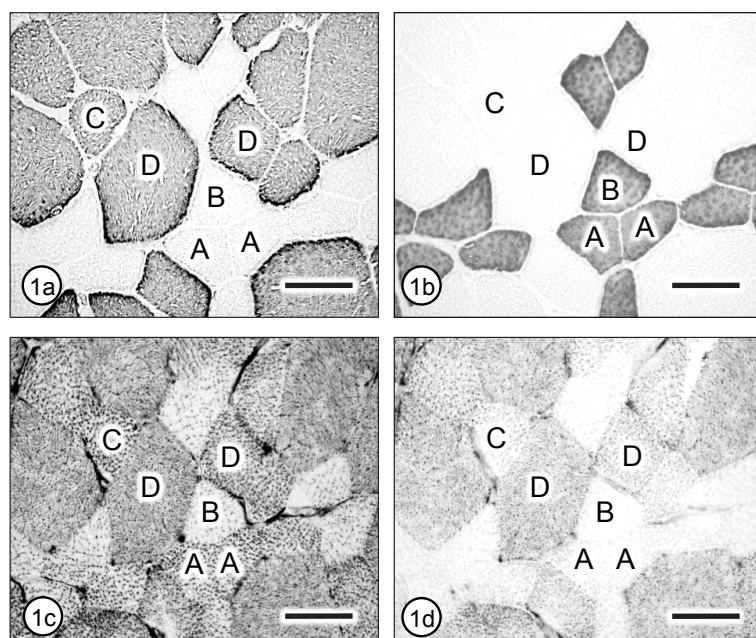


図1 ウシの筋線維型分類

- 1a: 抗 Slow MyHC 抗体による免疫染色。Ⅰ型筋線維が陽性、
 1b: 抗 Fast MyHC 抗体による免疫染色。Ⅱ型筋線維が陽性。
 1c: NADH 脱水素酵素による酵素染色。Ⅰ型とⅡA型筋線維に強い活性。
 1d: 3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素による酵素染色。ⅠD型筋線維に強い活性。
 A: ⅡA型筋線維、B: ⅡB型筋線維、C: ⅠC型筋線維、D: ⅠD型筋線維。
 ウシ腹鋸筋。Bar = 40 μm

表2 ミオシン重鎖の型

ミオシン重鎖の型	遺伝子名
心筋 Cardiac α	MYH6
心筋 Cardiac β	MYH7
Ⅰ型 Slow	MYH7
ⅡA型 Fast2a	MYH2
ⅡB型 Fast2x	MYH1
ⅡB型 Fast2b	MYH4
胎児型 Embryonic, Developmental	MYH3
新生児型 Fetal, Neonatal, Perinatal	MYH8
外眼筋 Extraocular	MYH7b, MYH13, MYH15
咬筋特有型	MYH6, MYH16
徐筋（緊張）型 Slow-Tonic	MYH7b
平滑筋型	MYH11

Schiaffino & Reggiani (2012)

に深部にⅠ型筋線維が多く分布するのではなく、力学的に重要な部位または微妙な筋運動を要する部位にⅠ型筋線維が多く分布している（図2）。

Suzuki (1974) は、反芻家畜の姿勢保持に働く特定の骨格筋にⅠD型筋線維を発見し、3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素（3-HBD）活性が高く、筋線維内に微細な脂肪滴を有し、断面積も大きいことを見出した。さらにSuzuki (1977) は反芻家畜の咬筋が著しく3-HBD活性の高いⅠE型筋線維だけで構成されていることを明らかにし、反芻に伴う長時間の持続的な咀嚼運動に適応した機能的分化であることを示した。この2つの筋線維型は反芻動物の骨格筋のみに存在するⅠ型筋線維の亜型である。また、反芻に伴う筋運動として、嚥下と吐き戻しの際に咽頭を収縮させて食塊を移動させる括約筋である輪状咽頭筋もⅠ型筋線維が多く、さらに3-HBD活性の強いⅠ型筋線維も多数認められた（WatanabeとSuzuki, 2000）。これらの強い3-HBD活性を示す反芻動物特異的なⅠ型筋線維亜型は、姿勢保持や反芻などに伴う持続的な筋運動に適応して分化したものであり、脂肪を代謝してエネルギーを生産し、極めて優れた疲労耐久能力を獲得した特殊な筋線維型とみなされている（図1d）。

3. 筋線維型構成と食肉のおいしさ

食肉は骨格筋組織が死後変化を経たものであり、筋線維型構成と食肉の肉質との関連を知ることは食肉生産において重要である（鈴木, 2000；渡邊と山口, 2004）。筆者らは、筋線維型構成の異なる骨格筋の食肉としての食味特性を明らかにするべく、ブタの骨格筋においてⅠ型およびⅡA型筋線維（赤色筋線維）を多く持つ筋ほど食肉としての食味嗜好性が高いことを報告した（渡邊と山口, 2004）。今回はさらに10年間のデータを蓄積した結果を紹介する。

筆者の研究室では東北大学農学部応用動物科学系3年生を対象として毎年度、豚肉の骨格筋別食味試験を実施している。これは嗜好型パネルによる官能検査に準じたもので、パネラーには各人の主観に基づいて食味を判断することを条件としている。通常の官能検査は、訓練されたパネラーによって厳格な条件の下で実施されており、食品の特徴を客観的に評価することができる鑑別型官能検査と呼ばれるものである（大田原, 1999）。しかし、一般の消費者が食事をする際は全くの個人の主観に基づいて食品の「おいしさ」を判断しているため、現実面での食味特性を評価するためには嗜好型官能検査のデータも重要である。

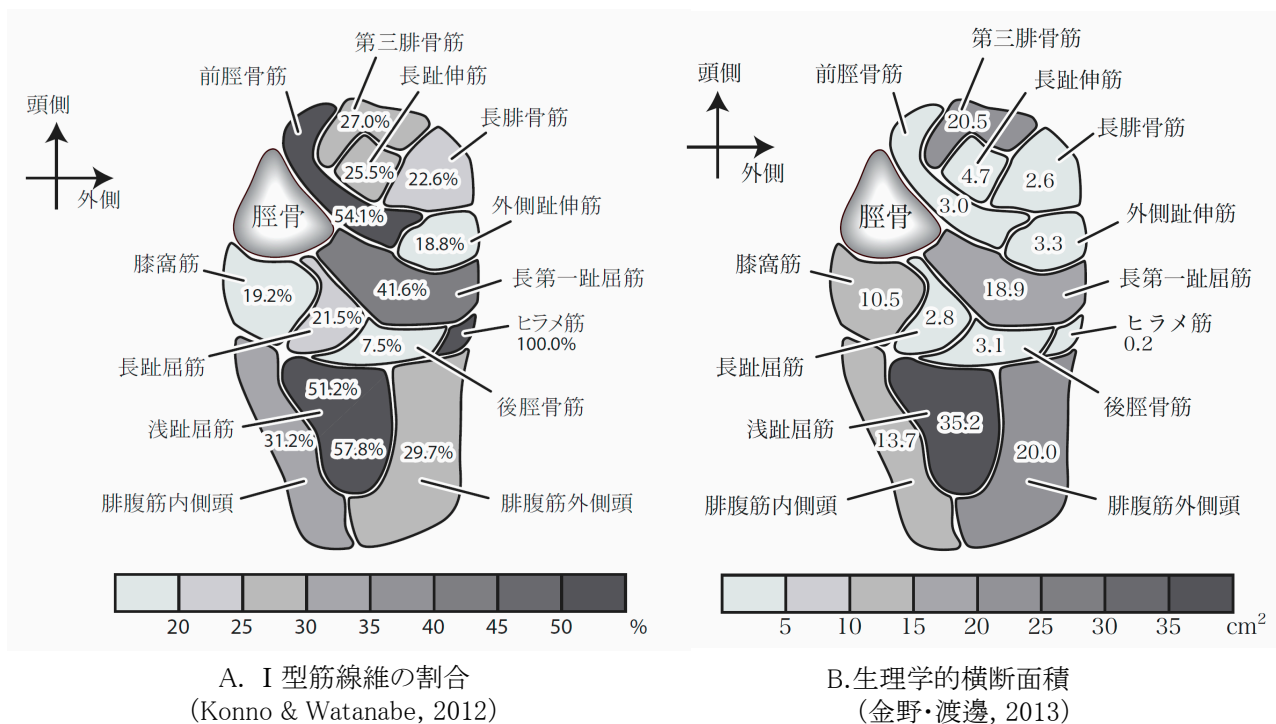


図2 ヒツジの下腿筋におけるⅠ型筋線維の分布と生理学的横断面積

A：下腿筋群におけるⅠ型筋線維の割合。B：下腿筋群における生理的横断面積。ヒツジの下腿においては、前脛骨筋と長第一趾屈筋、浅趾屈筋およびヒラメ筋にⅠ型筋線維が多く分布する。骨格筋の筋力の大きさを示す生理学的横断面積はⅠ型筋線維の多い筋で大きな値となる傾向があるが、ヒラメ筋や前脛骨筋はⅠ型筋線維の割合に反して生理学的横断面積が小さい。

図3に示した嗜好型官能検査は、1990年から2015年まで、延べ782人に対して実施したものである。市販の豚枝肉より赤色筋線維（Ⅰ型＋ⅡA型筋線維）の割合が異なる6種の骨格筋、腹鋸筋、上腕三頭筋（長頭）、大腰筋、半腱様筋、中殿筋、最長筋（表3）を取り出して厚さ約5 mmの一口大に切り、筋名を伏せて番号化したものを無調味のまま鉄板上で焼いて食味させる方法で行なった（焼肉提供者にも筋名は伏せている）。食味後、柔らかさ、呈味性（味わい）、好ましさ（おいしさ）について、個人の主観に基づいて第1位とした試料を選んだ人数から第1位選択率を算出した。官能検査の結果は10年前の結果（渡邊と山口，2004）と変わらず、最も柔らかいのは大腰筋、最も味わいがあり、最も好ましいのは腹鋸筋という評価であった。「ヒレ」として流通する大腰筋は味わいの評価がさほど高くないのに好ましさの評価

で上位に入る。広義の味覚には口腔内の触感、食品の物理的構造を反映する「テクスチャー」が含まれるが（木村，1999）、大腰筋の官能検査結果からは食肉の良食味にはテクスチャー要素である「柔らかさ」も重要であることが示された。腹鋸筋は部分肉「かた」の一部にあたり、前肢帯で体幹を吊り支えて起立状態を保持する重要な抗重力筋であり、赤色（Ⅰ型とⅡA型）筋線維の割合は6割以上である。姿勢保持のため力学的な強度が要求される腹鋸筋は、柔らかさの評価は高くないが、味わいがあり、総合評価として最も好食味であるとして選択された。食肉の旨さは柔らかさだけではなく、歯ごたえのある食感とともに得られる味わいに好評価が集まることが示された。このような骨格筋による食味嗜好性の違いは、それぞれの赤色筋線維の割合、特にⅠ型筋線維の割合に関連しており、赤色筋線維割合が低くなると、好食味とし

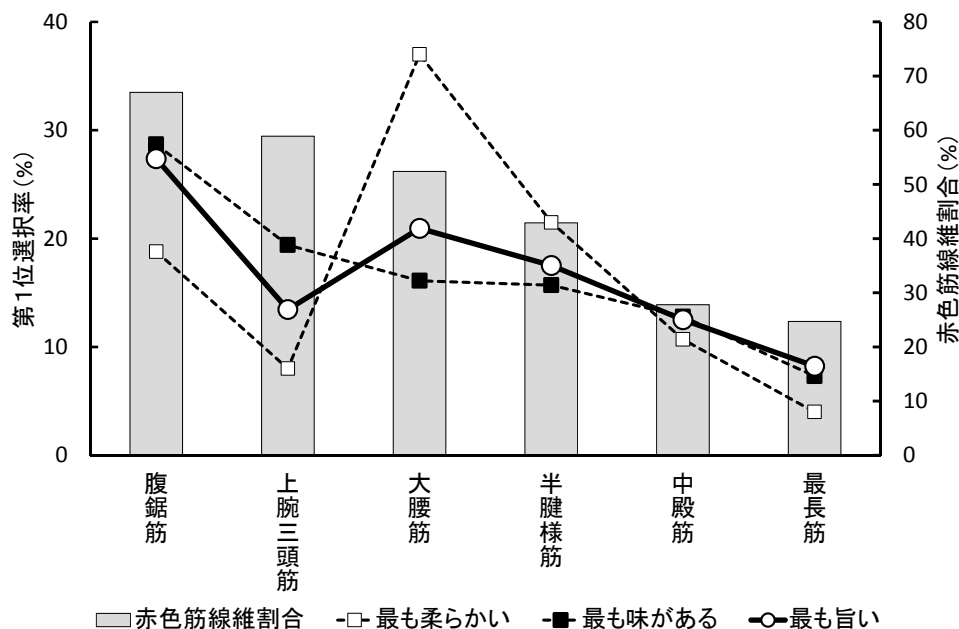


図3 バタ骨格筋別の食味嗜好性

1990～2015年にわたり東北大学農学部応用動物科学系3年生(合計782名)を対象に実施した嗜好型パネル官能検査の結果。第1位選択率は、各年度に第1位と選択した割合の平均。赤色筋線維割合はⅠ型筋線維とⅡA型筋線維の合計。

表3 バタ骨格筋の筋線維型構成

筋 名	赤色筋線維 (%)	筋線維型 (%)			出典
		Ⅰ型	ⅡA型	ⅡB型	
腹鋸筋	67.0	38.0	29.0	33.0	Suzuki, 1989
上腕三頭筋	58.9	24.1	34.8	41.1	Solomon <i>et al.</i> , 1994
大腰筋	52.4	25.1	27.3	47.6	Suzuki <i>et al.</i> , 1999
半腱様筋*	42.9	23.4	19.5	57.1	Suzuki <i>et al.</i> , 1999
中殿筋	27.8	10.0	17.8	72.2	Suzuki <i>et al.</i> , 1999
最長筋	24.7	12.1	12.6	75.3	鈴木・大和田, 1994

*半腱様筋は浅部と深部の平均

での第1位選択率が低くなることが図から見て取れる(図3)。そして、この傾向は調査を開始した時から、全く変わっていない。

付言しておく、「ロース」として流通する最長筋への食味評価は、無調味の食肉素材の特性を示したものであり、食肉には部位によって適切な調理法が必要であるということを意味する。すなわち、食肉を食する場合、部位が異なればそれぞれの部位における筋線維型構成が食味特性に影響して異なる肉質になることを念頭におき、食肉と調理法の選択が適材適所となるようにすることが肝要なのである。なお、食肉の素材特性を活かし、食味を好適にする調理技法については他の成書に譲る。

4. I型筋線維の人為的誘導

骨格筋線維は、それぞれの骨格筋において固有の筋線維型構成を持っているが、発育に伴う身体サイズの変化や長期間の運動条件の影響など、機能的な要請に応じてその筋線維型を変化させる能力(可変性)を有している(鈴木と玉手, 1985)。筋線維の収縮は運動神経の電気信号によって起こるため、筋線維を神経支配する運動神経のインパルス頻度に似た電気刺激(速筋は100Hz以上、遅筋は10Hz)を筋線維に加えることで筋線維型を変化させることが可能である(鈴木と玉手, 1985; Schiaffino と Reggiani, 2012)。筆者らのグループでは、I型筋線維は姿勢保持機能に働くことから、ヒツジに重量物を背負わせる荷重負荷によって身体の骨格筋に対して姿勢保持の機能的要請を高めることで、II型筋線維からI型筋線維への筋線維型変移を一部誘導させることに成功している(Suzuki ら, 1998)。筆者らは筋線維型の人為的誘導に最も有効な方法は電気刺激であると考え、ヒツジやウシの最長筋において局所的な筋線維型変換には成功しているが、肉用家畜の骨格筋に対してより広範囲に、食肉利用可能なレベルまで効果的に刺激を与える方法は未だに検討の域を出ず、また筋線維型変移のトリガーとなるメカニズムも明確ではない。

一方、筋線維の代謝系を変化させることで筋線維型を人為的に変更可能であるという報告もあり、ミトコンドリア増生を誘導するPGC-1 α (Peroxisome proliferator-activated receptor γ coactivator 1- α) を過剰発現させたマウスの全身の骨格筋が遅筋化することが知られている(Lin ら, 2002)。また、消化管ホルモンとしても知られるセロトニンの腹腔内投与は、高脂肪食給餌マウスへの肥満抑制効果があることが見出されたが(Watanabe ら, 2016)、その際にヒラメ筋と腓腹筋における筋線維のNADH脱水素酵素活性が亢進するとともにヒラメ筋のI

型筋線維の割合も増加することが判明しており、筋運動由来ではない筋線維型変移機構の存在が示唆されている。環境要因由来としては、寒冷暴露によってもニワトリの筋線維のPGC-1 α が発現上昇して筋線維型を赤色化させ得ることが分かっており(Ueda ら, 2005)、飼養条件を変化させることで筋線維型構成を良食味な状態になるよう人為的に誘導することができれば、より良質な食肉生産が可能となる。

筋線維は多数の筋細胞の合胞体であり、かつ運動神経と細胞外マトリクスとの相互作用の元で完成されることから、培養条件下では細胞機能を完全再現することができていない特殊な細胞である。このため、生体における変化を詳細に追っていくことの難しさを伴うが、筋線維型の分化制御機構を明らかにしていくことによって、高品質食肉を生産するための基点が形成されると確信している。

謝辞

研究の遂行において多大なるご指導を賜った、東北大学大学院農学研究科機能形態学分野の鈴木惇先生、故山口高弘先生、麻生久先生、大和田修一先生に厚く御礼申し上げます。また、実験遂行に協力頂いた研究室歴代の学生諸氏に深謝いたします。

本研究は科学研究費補助金(No. 19580323, 21580341, 25450461)および株式会社 ADEKA の支援を受けました。

引用文献

- 千国幸一. ミオシンの機能解析. 食肉の科学, 42: 17-25. 2001.
- Gotoh T, Iwamoto H, Nakanishi Y, Umetsu R, Ono Y. Histochemical properties of skeletal muscles in different body parts of young Japanese black steers. Anim. Sci. J., 70: 497-509. 1999.
- 木村友子. 物理的評価法. 「食品の官能評価・鑑別演習(日本フードスペシャリスト協会編)」. 1-34. 建帛社. 東京. 1999.
- Konno T, Watanabe K. Distribution of myofiber types in the crural musculature of sheep. Okajimas Folia Anat. Jpn., 89: 39-45. 2012.
- Konno T, Watanabe K. Morpho-functional relationship between muscular architecture and proportion of myofiber types in ovine anteb rachial musculature. Okajimas Folia Anat. Jpn., 89: 51-56. 2012.
- 金野俊洋, 渡邊康一. 生理的横断面積に基づくヒツジ下

- 腿筋の最大張力の検討, 東北畜産学会報, 62: 77-83. 2013.
- Lin J, Wu H, Tarr PT, Zhang CY, Wu Z, Boss O, Michael LF, Puigserver P, Isotani E, Olson EN, Lowell BB, Bassel-Duby R, Spiegelman BM. Transcriptional co-activator PGC-1 α drives the formation of slow-twitch muscle fibres. *Nature*, 418: 797-801. 2002.
- 大田原美保. 官能検査. 「食品の官能評価・鑑別演習 (日本フードスペシャリスト協会編)」. 1-34. 建帛社. 東京. 1999.
- Schiaffino S, Reggiani C. Skeletal muscle fiber types. In: *Muscle –Fundamental biology and mechanisms of disease*, Vol. 2 (Hill JA, Olson EN eds), 855-867. 2012.
- Solomon MB, Caperna TJ, Mroz RJ, Steele NC. Influence of dietary protein and recombinant porcine somatotropin administration in young pigs: III. Muscle fiber morphology and shear force. *J. Anim. Sci.*, 72: 615-621. 1994.
- Suzuki A. Histochemical study of β -hydroxybutyrate dehydrogenase activity in skeletal muscle fibers in normal and starved sheep. *Jap. J. Zootech. Sci.*, 45: 401-407. 1974.
- Suzuki A. A comparative histochemical study of the masseter muscle of the cattle, sheep, swine, dog, guinea pig, and rat. *Histochemistry*. 51: 121-131. 1977.
- Suzuki A. Composition of myofiber types in the pectoral girdle musculature of sheep. *Anat Rec.*, 230: 339-46. 1991.
- Suzuki A. Differences in distribution of myofiber types between the supraspinatus and infraspinatus muscles of sheep. *Anat. Rec.*, 242: 483-490. 1995.
- 鈴木 惇. 筋肉の構造と肉質との関連. 東畜会報, 49: 1-8. 2000.
- 鈴木 惇, 大和田修一. 豚の胸および腰最長筋における筋線維型の分布パターン図の作成. 食肉に関する助成研究調査成果報告書, 12: 306-310. 1994.
- 鈴木 惇, 玉手英夫. 酵素活性に基づく筋線維型及びその機能と可変性. 獣医学, 1-27, 1985.
- Suzuki A, Tamate H. Distribution of myofiber types in the hip and thigh musculature of sheep. *Anat Rec.*, 221: 494-502. 1988.
- Suzuki A, Watanabe K, Yoshida Y, Kido K, Konno T, Ohwada S. Possibility of artificial increased in type I myofibers associated with palatability of meat and fatty change in ovine muscle. In: *Reproductive Biology Update* (Miyamoto H, Manabe N eds), Shokado Booksellers Company, Kyoto, 451-459. 1998.
- Suzuki A, Watanabe K, Konno T, Ohwada S. Distribution of myofiber types in the hip and thigh musculature of pigs. *Anim Sci. J.*, 70: 519-525. 1999.
- Ueda M, Watanabe K, Sato K, Akiba Y, Toyomizu M. Possible role for *avPGC-1 α* in the control of expression of fiber type, along with *avUCP* and *avANT* mRNAs in the skeletal muscles of cold-exposed chickens. *FEBS Letter*, 579: 11-17. 2005.
- Watanabe H, Nakano T, Saito R, Akasaka D, Saito K, Ogasawara H, Minashima T, Miyazawa K, Kanaya T, Takakura I, Inoue N, Ikeda I, Chen X, Miyake M, Kitazawa H, Shirakawa H, Sato K, Tahara K, Nagasawa Y, Rose MT, Ohwada S, Watanabe K, Aso H. Serotonin improves high fat diet induced obesity in mice. *PLoS One*, 11: e0147143. 2016.
- 渡邊康一, 麻生 久. 筋組織, 獣医組織学第6版, 学窓社, 73-84. 2014.
- Watanabe K, Suzuki A. Distribution, density, and structure of muscle spindles in the vastus intermedius and the peroneus longus muscles of sheep. *Okajimas Folia Anat. Jpn.*, 76: 203-220. 1999.
- Watanabe K, Suzuki A. Histochemical properties of myofiber types and lack of muscle spindles in the caudal pharyngeal constrictor muscles of sheep. *Anim. Sci. J.*, 71: 71-75. 2000.
- 渡邊康一, 山口高弘. 食肉とその肉製品の食品組織学 (前編). 食肉の科学 45: 151-157. 2004