

# 肌球蛋白的解离研究进展

陈正冬<sup>1</sup>, 郑婉婷<sup>2\*</sup>

(1. 台州科技职业学院农业生物工程学院, 浙江台州 318000)

(2. 湖南工程职业技术学院工程建设学院, 湖南长沙 410000)

**摘要:** 肌球蛋白是肌肉中含量最高的蛋白质, 占肌原纤维总蛋白质的 60%。肌球蛋白能提高肉制品的保水性和嫩度、增强脂肪乳化稳定性、改善凝胶肉制品品质, 对肉制品的加工具有重要意义。然而, 肌球蛋白通常被束缚在肌原纤维粗肌丝中, 若要充分发挥其作用, 需将其从肌原纤维中解离出来。该研究综述了肌动球蛋白的解离对加工肉制品品质的影响, 并在此基础上进一步讨论了肌动球蛋白的解离机制, 同时对加工过程中温度、pH 值、食盐与焦磷酸盐等影响肌动球蛋白解离的因子进行研究和总结, 为肉制品加工提供新思路, 为提高加工肉制品品质奠定基础。

**关键词:** 肉制品; 肌原纤维; 肌球蛋白; 肌动蛋白; 解离

文章编号: 1673-9078(2023)03-356-363

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2023.3.0335

## Research Progress on Dissociation of Myosin

CHEN Zhengdong<sup>1</sup>, ZHENG Wanting<sup>2\*</sup>

(1. College of Agricultural Bioengineering, Taizhou Vocational College of Science & Technology, Taizhou 318000, China)

(2. College of Engineering Construction, Hunan Vocational College of Engineering, Changsha 410000, China)

**Abstract:** Myosin is the most abundant protein in muscle, accounting for 60% of the total myofibril protein. Myosin can improve water retention and tenderness of meat products, enhance the stability of fat emulsion, and improve the quality of meat gel products, thereby playing significant roles in the processing of meat products. However, myosin is usually bound inside the thick myofilament of the myofibril. Thus, myosin needs to be dissociated from the myofibril in order to play its full role. This paper provides an overview of the effects of actomyosin dissociation on the quality of processed meat products, and on this basis, the dissociation mechanism of actomyosin is further discussed. Meanwhile, the factors affecting the dissociation of actomyosin such as the temperature, pH salt and pyrophosphate used during the processing were examined and summarized, which provides new ideas for meat processing and lays a foundation for improving the quality of processed meat products.

**Key words:** meat product; myofibril; myosin; actin; dissociation

引文格式:

陈正冬, 郑婉婷. 肌球蛋白的解离研究进展[J]. 现代食品科技, 2023, 39(3): 356-363.

CHEN Zhengdong, ZHENG Wanting, et al. Research progress on dissociation of myosin [J]. Modern Food Science and Technology, 2023, 39(3): 356-363.

肉制品是人类膳食结构的重要组成部分, 能为人体提供全价蛋白质、维生素、矿物质等有益于人体健康的物质<sup>[1]</sup>。随着社会的发展, 人们对于食物的要求逐渐向品质倾斜, 而动物宰后肌肉的保水性、嫩度的变化与加工肉制品的品质密切相关, 关于肌肉宰后品质的变化及机理的研究已成为肉制品加工领域的热点。

肌原纤维蛋白占肌肉蛋白质的 50%~55%, 主要由

收稿日期: 2022-03-24

作者简介: 陈正冬 (1970-), 男, 副教授, 研究方向: 食品检测、食品营养、食品贮藏与加工, E-mail: 1052249961@qq.com

通讯作者: 郑婉婷 (1997-), 女, 硕士研究生, 研究方向: 动物性食品科学与工程, E-mail: 1114296031@qq.com

肌动蛋白和肌球蛋白所构成<sup>[2]</sup>。肌球蛋白是肌肉中含量最丰富的蛋白质, 是与肌肉类食品的保水性、嫩度、蛋白质凝胶化、乳化等性质有关的主要功能性蛋白。动物宰后胴体经过一段时间产生尸僵现象, 肉品嫩度及保水性快速降低, 风味较差, 不具备可食用肉的特征。尸僵持续一段时间后, 肉品开始解僵成熟, 肉质变嫩, 保水性增强, 品质逐渐改善。大量研究证明, 动物宰后肉的个别品质的变化与肌球蛋白密切相关。在完整的肌肉中, 肌球蛋白被限制在肌原纤维的粗肌丝中, 限制了它在肉制品中的作用, 因此, 为了使肌球蛋白发挥其功能, 必须要在加工过程中对其进解离或重组。有研究证明加工过程中的相关蛋白酶、ADP、

pH 值、温度的改变、食盐和焦磷酸盐的添加等可能会通过对肌球蛋白的横桥、粗肌丝结构、肌联蛋白产生影响，而导致肌球蛋白解离，因此本文将从肌球蛋白对肉制品品质的影响入手，对肌球蛋白解离影响肉制品品质的机制以及影响肌球蛋白解离的因素进行综述，为进一步深化肌球蛋白解离机制的研究做铺垫，同时为通过改变加工过程中相应条件而改善肉制品品质提供相关依据。

## 1 肌球蛋白与加工肉制品的品质

### 1.1 肌球蛋白解离与肉品嫩度、保水性

动物宰后细胞供氧中断，ADP (Adenosine Diphosphate, ADP)、ATP (Adenosine Triphosphate, ATP) 供应受阻，同时肌肉中的糖原通过糖酵解产生乳酸。ATP 含量的迅速减少以及 pH 值的下降使肌质网功能失常，失去钙泵作用，释放出大量  $Ca^{2+}$ ，导致肌球蛋白与肌动蛋白紧密结合形成肌动球蛋白<sup>[3]</sup>，肌肉出现僵直，此时肉品品质变差，保水性、嫩度下降，经过一段时间的排酸和解僵，肉质地变软，保水性、嫩度上升。Gerald 等<sup>[4]</sup>与 Kouji 等<sup>[5]</sup>推测肌球蛋白的解离是成熟期间肌肉嫩度与保水性改善的原因之一，Wang 等<sup>[6]</sup>研究发现随着温度升高，鸭肉的剪切力与肌球蛋白解离程度呈负相关，同时钙蛋白酶活性降低，肉品变嫩，保水性增强。李胜杰<sup>[7]</sup>研究发现，宰后鸡肉成熟过程中肌动蛋白和肌球蛋白之间相互结合力的减弱与肉品嫩度及保水性的增加密切相关。国际国内众多研究表明肌球蛋白的解离可以改善肉品嫩度和保水性，其原因可能与 ATP、钙蛋白酶、温度等因素有关。

### 1.2 肌球蛋白与肉品凝胶化

凝胶化是肉类蛋白质的一个重要功能特性，对肉制品的保水性、嫩度和结构特性有影响，肌球蛋白及肌动蛋白在肉制品的凝胶化过程中起着非常重要的作用<sup>[8-10]</sup>。肌原纤维蛋白的凝胶化包括蛋白质的部分变性和肌球蛋白 S1 端的不可逆聚集，肉品中的肌球蛋白发生热诱导变性后聚集形成三维网状结构，在网状结构形成的过程中，肉品保水性能增强，最终形成蛋白凝胶<sup>[6]</sup>。肌原纤维蛋白的热诱导凝胶能力远大于其他动植物蛋白，肌原纤维含量达 0.5% 时就足以产生热诱导凝胶<sup>[11]</sup>，含量过高会增加凝胶的硬度，形成橡胶质地，肉制品嫩度降低，品质变差，然而肌原纤维蛋白解离后产生的肌球蛋白却能促进优良凝胶的形成，是凝胶形成过程中必不可少的因素。因此，在肉制品加工的过程中，应当尽可能促进肌球蛋白解离，充分

发挥肌球蛋白的凝胶作用，提高肉制品品质。

### 1.3 肌球蛋白与脂肪乳化

乳化肉糜是由肌肉组织、可溶性蛋白质、脂肪、盐和水组成的复杂混合物，是香肠、腊肠、肉饼等加工肉制品的主要成分。然而，乳化型肉制品中脂肪含量较高，长期食用会增加患心脑血管疾病的风险，因此，用植物油代替动物油，生产多不饱和脂肪酸的加工肉制品已经成为了食品加工领域的热点。因不饱和脂肪酸易被氧化，用植物油制造的乳化型肉制品存在氧化性不稳定的问题。Jones 等<sup>[12]</sup>研究发现，肌球蛋白在乳化过程中会被吸附至脂肪球表面形成头部 HMM (Heavy Meromyosin, HMM) 亲油、尾部 LMM (Light Meromyosin, LMM) 亲水的单分子层，从而提高乳化肉糜的氧化稳定性<sup>[13-16]</sup>。因此，促进肌动球蛋白解离，提高肌球蛋白释放率可以增强肉糜的乳化稳定性，防止加工肉制品氧化。

## 2 肌动球蛋白解离机制

### 2.1 肌小节结构

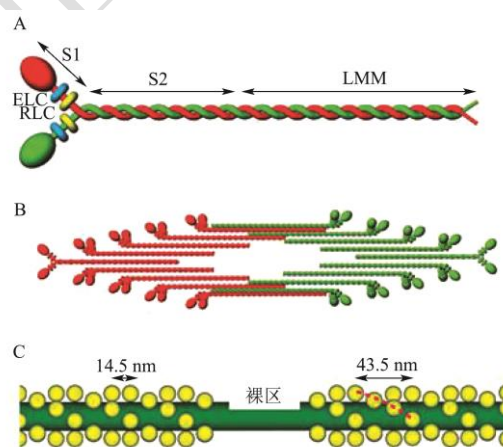


图 1 肌球蛋白单体及粗丝

Fig.1 Myosin monomer and thick myofilament

肌原纤维主要由粗肌丝和细肌丝构成的被称为肌小节的重复单位组成。肌球蛋白是肌肉中含量最高的蛋白质，同时也是粗肌丝的主要成分。肌原纤维中约 400 个肌球蛋白反向平行排布，尾部相互重叠，头部伸出在外，由 C 蛋白捆绑形成粗肌丝<sup>[17]</sup>，如图 1B、C。粗肌丝整体形状类似“豆芽”，可被胰蛋白酶水解成重酶解肌球蛋白 (HMM) 和轻酶解肌球蛋白 (LMM)，HMM 在木瓜蛋白酶作用下又可水解为头部 (S1) 和部分尾部 (S2) 的两个亚片段<sup>[18]</sup>，如图 1A。两个球状头部区域 (S1) 为肌动蛋白和 ATP 的结合位点，与肌动球蛋白结合后形成横桥，具有 ATP 酶的活性。细

肌丝主要由肌动蛋白组成，与细肌丝相连的线为 Z 线，在两个相邻 Z 线之间细肌丝与粗肌丝平行排列形成一个肌小节（如图 2<sup>[19,20]</sup>），肌小节中的较窄明带为 1/2 I 带，较宽暗带为 A 带，将 A 带一分为二的暗线为 M 线。

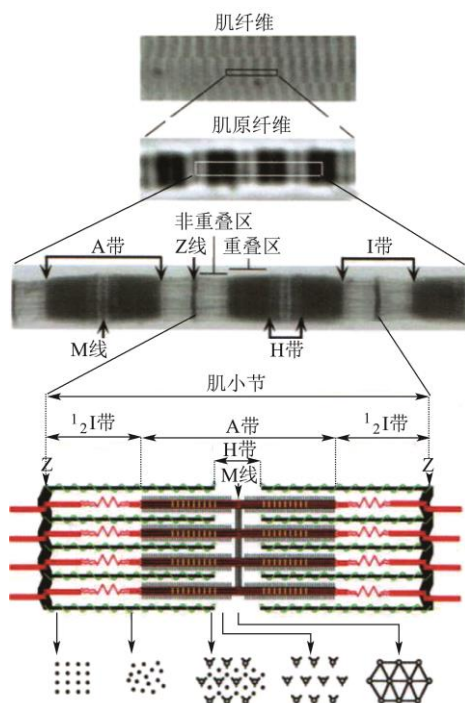


图 2 肌纤维、肌原纤维及肌小节

Fig.2 Muscle fibers, myofibrils, and sarcomere

## 2.2 肌球蛋白解离的限制性因素

在肌球蛋白解离的过程中，S1 与肌动蛋白结合形成的横桥、肌球蛋白结合蛋白（Myosin Binding Protein C, MyBP-C）、M 线中的亚肌群结构、肌联蛋白（Titin）、肌球蛋白棒末端之间的相互作用都可能为限制解离的因素。

### 2.2.1 肌动球蛋白横桥

肌球蛋白尾部杆状结构平行朝向 M 线排列聚合成粗肌丝，球状头部裸露在粗肌丝表面，形成横桥，横桥是肌肉收缩的过程中必不可少的因素<sup>[21]</sup>。横桥可

以扭曲并且具有 ATP 酶活性，肌球蛋白上的横桥在与肌动蛋白结合后 ATP 酶被激活，横桥利用水解 ATP 所释放的能量牵引细肌丝向粗肌丝滑行，细肌丝在横桥的带动下向 A 带中央运动，相邻 Z 线不断靠近，肌小节缩短，最终导致整条肌肉的收缩。肌动蛋白接受另一个 ATP 分子后，横桥断裂，肌肉舒张。在动物宰后 ATP 含量快速减少的情况下，生成永久性横桥，造成肌动球蛋白的永久结合，限制了肌球蛋白的解离<sup>[22]</sup>。

### 2.2.2 粗肌丝结构

在粗肌丝中，肌球蛋白 S2、LMM 部分构成粗肌丝的骨干，S1 头部由粗肌丝骨干向外伸出。在粗肌丝骨干中，相邻的 LMM 端因极性氨基酸的相互作用反向平行结合在一起，形成二聚体，多个二聚体被 MyBP-C 捆绑形成粗肌丝。MyBP-C 属于免疫球蛋白超家族成员，存在于粗肌丝上，MyBP-C 有两个肌球蛋白结合位点，-COOH 端的结合位点 C 与肌球蛋白的 LMM 棒结合，-NH<sub>2</sub> 端的结合位点 N 与肌球蛋白的 S2 部分结合<sup>[23]</sup>，每 1/2 条粗肌丝上有 7~9 个 MyBP-C 结合位点，将肌球蛋白捆绑束缚于粗肌丝中，增加了粗肌丝的结构稳定性，限制了肌球蛋白的解离。

### 2.2.3 肌联蛋白

肌联蛋白是肌肉中含量最多的细胞骨架蛋白，占肌原纤维蛋白总含量的 10%，分子量约为 3 000 ku<sup>[24]</sup>，是已知分子量最大的多肽。肌联蛋白-COOH 端自 M 线沿粗肌丝穿过 A 带，-NH<sub>2</sub> 端到达 Z 线，形成粗肌丝与细肌丝以外的第三肌丝，分子结构非常复杂。目前已知的肌联蛋白功能主要有：（1）在肌原纤维和肌小节的形成过程中起支架作用，是粗肌丝组装的模板；（2）维持肌小节的完整性和稳定性，使粗肌丝处于肌小节的中央位置；（3）是肌原纤维的分子弹簧，可以保持舒张肌肉的静息张力<sup>[20]</sup>。

## 2.3 肌球蛋白解离过程及关键影响因素

### 2.3.1 肌球蛋白解离过程

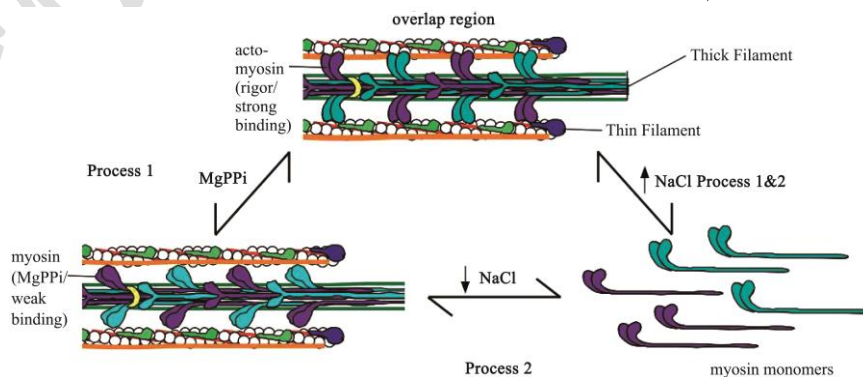


图 3 肌动球蛋白解离机制

Fig.3 Mechanism of actomyosin dissociation



肌肉僵直后期,随着 pH 值、 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度的升高以及内源酶等因素作用,肌球蛋白发生解离。Shen 等<sup>[25]</sup>通过研究盐和焦磷酸盐对肌球蛋白解离机制的影响推断肌球蛋白主要有两种解离方式:(1)肌球蛋白与肌动蛋白之间的横桥减弱;(2)肌球蛋白 LMM 端尾部聚合作用减弱,肌球蛋白从粗肌丝中释放导致粗肌丝分解<sup>[26-30]</sup>。

肌动球蛋白解离机制<sup>[31]</sup>见图 3 所示。

### 2.3.2 肌球蛋白解离关键影响因素

#### 2.3.2.1 ATP

活体动物肌肉在正常静息状态下,肌球蛋白的 S1 处负荷一分子 ATP,肌钙蛋白-原肌球蛋白复合物的抑制作用使肌球蛋白不能与肌动蛋白结合,肌肉处于松弛状态<sup>[32]</sup>。肌浆网受刺激后释放出大量  $\text{Ca}^{2+}$ ,S1 中的 ATP 酶被  $\text{Ca}^{2+}$  激活,ATP 发生水解,释放出 ADP 和无机磷酸,同时水解释放的能量带动肌动蛋白和肌球蛋白移动,肌小节缩短,肌肉收缩,肌球蛋白和肌动蛋白紧密结合形成横桥<sup>[33]</sup>。随后,肌浆中的  $\text{Ca}^{2+}$  被肌质网的钙泵作用收回,不断产生的 ATP 重新与 S1 结合,使横桥减弱,肌肉恢复到静息状态。动物宰后呼吸作用停止,ATP 供应受阻,ADP、ATP 含量迅速减少,同时,内质网失去钙泵作用,肌浆中  $\text{Ca}^{2+}$  浓度升高,进一步激活 ATP 酶,更加促进了 ATP 的减少,缺少 ATP 的肌肉组织中肌动蛋白和肌球蛋白结合生成永久性横桥,限制了肌球蛋白的解离,同时使肌肉失去弹性,僵直现象发生<sup>[34]</sup>。

#### 2.3.2.2 食盐与焦磷酸盐

食盐和焦磷酸盐(Pyrophosphate, PPI)是烹饪肉制品时常用的添加剂,通常被用来调味和改善肉制品品质。Gerald 等<sup>[4]</sup>将兔的腰大肌肌肉浸泡在 0.1~1.0 mol/L 浓度梯度的 NaCl 溶液中,发现在 NaCl 溶液浓度上升至 0.6 mol/L 时,肌肉中肌原纤维蛋白的 Z 线消失,A 带、I 带距离显著增加,浓度增加至 1 mol/L 时,A 带几乎完全解离,仅剩 I 带连接肌原纤维的剩余结构。与浸泡在 0.1 mol/L NaCl 溶液中的肌原纤维体积相比,浸泡于 1.0 mol/L NaCl 溶液的肌原纤维体积膨胀了 1.5 倍,保水性显著增加,高浓度的盐水能促进肌原纤维中肌动球蛋白的解离。同时还发现,在 NaCl 溶液中添加 10 mmol/L PPI 后,肌动球蛋白在 NaCl 浓度为 0.4 mol/L 时就会发生显著解离,既添加 PPI 可以显著降低肌原纤维最大膨胀所需要的盐浓度,为降低肉制品中含盐量、降低患心血管和高血压疾病的风险、提高加工肉制品健康性提供了新的思路,这与 Xiong 等<sup>[35]</sup>的研究结果相同。同时,Xiong 等<sup>[35]</sup>发现,不同类型的 PPI 对肉制品品质改善的程度不同,PPI 与三聚磷酸盐对肉制品保水性和嫩度的提高效果最好,这两种 PPI 的处理都导致了肌

原纤维的横向扩张以及肌动球蛋白的解离。Benjakul 等<sup>[36]</sup>的研究结果进一步证明了 PPI 与三聚磷酸盐对肌动球蛋白解离的作用,并且证明了 PPI 对虾肌动球蛋白的解离效果优于 ATP。

盐水与 PPI 对肉品保水性与嫩度的增强原因通常被认为是 pH 值和离子强度的增加。但 Gerald Offer 推测 NaCl 与 PPI 对肌原纤维粗肌丝存在两种影响:(1)两种物质浓度的增加减弱了粗肌丝和肌球蛋白之间的相互作用,肌球蛋白从粗肌丝中解离<sup>[30,37,38]</sup>;(2)NaCl 与 PPI 影响了肌球蛋白 S1 与肌动蛋白的结合能力,减弱了横桥的作用<sup>[39]</sup>,从而导致肌动球蛋白解离。Shen 等<sup>[25]</sup>进一步支持了以上假设,将牛肌原纤维溶液离心沉淀,用 SDS-PAGE 检测上清液及沉淀中蛋白的性质及含量变化,结果显示未添加 PPI 时,NaCl 浓度大于 0.4 mol/L 才能提取出可检测到的肌球蛋白,当 NaCl 浓度达到 1.0 mmol/L 时才能提取出大量肌球蛋白。添加 10 mmol/L PPI 后,NaCl 浓度小于 0.1 mol/L 时未检测到肌球蛋白,浓度达到 0.1~0.4 mol/L 时就能提取出 80% 以上的肌动球蛋白,说明 PPI 消除了限制肌球蛋白提取的关键因素,且盐与 PPI 的作用机制稍有不同,PPI 主要通过促进肌球蛋白 S1 端的水解而达到解离肌动球蛋白的目的(如图 4<sup>[31]</sup>)。

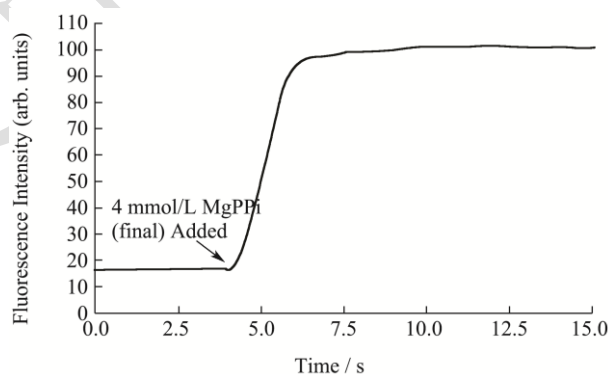


图 4 PPI 对 S1-苾肌动蛋白的解离作用

Fig.4 Dissociation of S1-pyrene actin by PPI

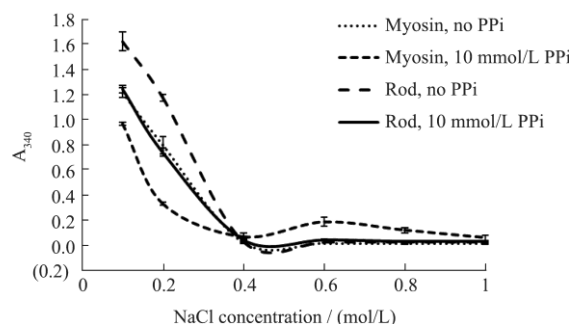


图 5 浊度测定 NaCl 和 PPI 作用下肌球蛋白和 LMM 棒的解聚

Fig.5 Turbidity determination of myosin and LMM rod depolymerization under NaCl and PPI

Shen 等推测,肌球蛋白的聚合和临近 LMM 棒的相互作用是从粗肌丝中提取肌球蛋白的限制因素,并通过浊度法测定了 NaCl 和 PPi 对肌球蛋白和 LMM 棒体外解聚反应的影响(如图 5<sup>[25]</sup>),确定 A<sub>340</sub> 为检测的最适吸光度,NaCl 浓度从 0.1 mol/L 增加至 0.4 mol/L 时,溶液变清澈,肌球蛋白分子和 LMM 棒的聚合降低。实验结果证明,食盐对粗肌丝、肌球蛋白之间的相互作用和横桥都有影响,PPi 解离肌动球蛋白的主要原因则为 PPi 削弱了横桥,导致肌球蛋白与肌动蛋白的解离(如图 5)。

### 3 其他影响肌球蛋白解离的因子

#### 3.1 Ca<sup>2+</sup>

多数研究认为,肌动球蛋白的解离与肌球蛋白、肌动蛋白之间连接结构的改变及弱化有关,而 Ca<sup>2+</sup> 在其中起到重要作用。动物死后成熟的过程中 pH 值会下降到 5.5 左右,ATP 减少,肌浆网和线粒体失去聚集 Ca<sup>2+</sup> 离子的能力,导致肌浆中 Ca<sup>2+</sup> 浓度上升,最终将达到 0.2 mmol/L 左右。Takahashi 等<sup>[40]</sup>将鸡胴体在 5 °C 条件下冷藏 48 h 发现,0 h 时鸡肉当中的肌原纤维呈紧密连接的长条状,可以明显的区分肌小节当中的 A 带、H 带、I 带和 Z 线。随着时间的增加,鸡肉进入僵直期,死后 9 h 时肌原纤维链条逐渐缩短,在肌节中部区域形成致密条带,动物宰后随着时间的延长,肌小节中的 Z 线随着 Ca<sup>2+</sup> 浓度的增高逐渐弱化,最终在死后 48 h 变为由 1~4 个肌小节组成的肌原纤维碎片。由此可以解释,热鲜肉从僵直到熟化的过程与肌球蛋白与肌动蛋白的连接结构有关,肌球蛋白与肌动蛋白之间相互作用越弱,肉品越嫩<sup>[41]</sup>。对于 Ca<sup>2+</sup> 促进肌原纤维解离的机制,大多数人认为是高浓度的 Ca<sup>2+</sup> 激活钙蛋白酶而导致,但 Takahashi 等<sup>[40]</sup>发现,在钙蛋白酶不参与反应的情况下,宰后肌浆 Ca<sup>2+</sup> 浓度升高至 3~5 μmol/L 时,肌动蛋白与肌球蛋白之间连接作用加强,肌肉发生僵直,随着宰后时间的增加,Ca<sup>2+</sup> 浓度进一步升高至 0.1 mmol/L,Z 线被 Ca<sup>2+</sup> 非酶性减弱。用 0.1 mmol/L 的 Ca<sup>2+</sup> 溶液将 Z 线中的脂质溶解后,Z 线的耐碱性减弱,同时,牛肉、猪肉和鸡肉在 4 °C 下成熟时,其磷脂的释放程度与 Z 线的弱化程度呈正相关,既 Ca<sup>2+</sup> 将会与肌动球蛋白 Z 线中的磷脂与脂肪酸结合,削弱 Z 线中的化学键,导致 Z 线结构减弱,肌动球蛋白解离,肉品嫩化<sup>[42]</sup>。由此可知,关于 Ca<sup>2+</sup> 对肌动球蛋白解离的影响主要存在于两个方面:(1) 高浓度的 Ca<sup>2+</sup> 激活了肌原纤维中的钙蛋白酶,使肌动球蛋白发生解离;(2) Ca<sup>2+</sup> 可单独与 Z 线反应,减弱 Z

线结构,造成肌球蛋白与肌动蛋白之前的连接减弱。

#### 3.2 钙蛋白酶

长期以来,人们认为影响肌原纤维解离的内源酶是溶酶体组织蛋白酶,直到 20 世纪 70 年代发现了一种新的可对肌原纤维解离产生影响的蛋白酶,因对 Ca<sup>2+</sup> 的高度依赖而被命名为钙蛋白酶(Calpain),根据激活其所需要的 Ca<sup>2+</sup> 浓度可分为 μ-Calpain 和 m-Calpain<sup>[43]</sup>,它能使肌原纤维结构中的 I 带和 Z 线弱化或断裂,削弱肌球蛋白和肌动蛋白之间的连接,使肉品嫩化。Geesink 等<sup>[44]</sup>比较了野生小鼠和 μ-Calpain 基因敲除鼠宰杀后肌原纤维中蛋白质的水解情况,发现 μ-Calpain 基因敲除鼠中与肌原纤维解离相关的蛋白,如伴肌动蛋白、黏着斑蛋白、肌间丝蛋白、肌钙蛋白等的水解被很大程度的抑制,同时,研究证明 Calpain 在被 Ca<sup>2+</sup> 激活后会立刻发生自身水解,最终导致酶活性丧失,Geesink 研究发现牛羊肌肉中 μ-Calpain 的活性下降,但 m-Calpain 的活性非常稳定,可证明在肌原纤维解离的过程中 μ-Calpain 被激活,是肌原纤维解离的主要因素。Chang 等<sup>[45]</sup>对鸭宰后砂囊平滑肌中钙蛋白酶活性的变化进行了研究,发现 μ-Calpain 活性相较于 m-Calpain 下降的更快,同时由于鸭砂囊平滑肌最终 pH 值为 7,在钙蛋白酶活性的最适范围内,从而排除了在酸性条件下才有活性的溶酶体组织蛋白酶对肌原纤维的影响,研究结果与 Geesink 一致,既 μ-Calpain 是钙蛋白酶中影响肌原纤维解离的主要原因。

#### 3.3 温度

热处理是肉制品加工过程中最常见的环节,在一定加热条件下,肉制品的保水性和嫩度都会有很大的改善。Pomponio 等<sup>[46]</sup>将猪背最长肌置于 2、15、25、30 °C 的温度条件下 2、6、24、48、120 h,发现在 30 °C 条件下放置 120 h 的猪背最长肌中的 Ca<sup>2+</sup> 浓度由 2 °C 下的 440 μmol/L 增长至 530 μmol/L,肌原纤维的破碎程度显著增加。同时,该研究还发现在较高温度、较长处理时间下,μ-Calpain 和 m-Calpain 先后被激活,而钙蛋白酶是肌动球蛋白解离的重要因素。Okitani 等<sup>[47]</sup>进一步研究发现将处理温度升高至 60~65 °C 时,猪肉、鸡肉、牛肉、鱿鱼的肌动蛋白含量增加,肌动球蛋白被不可逆的解离成肌球蛋白和肌动蛋白,在温度达到 80 °C 时,肌动球蛋白因高温变性,肉制品韧度回升<sup>[48,49]</sup>,即肉制品加工过程中保持低温且适当延长加热时间能促进肌动球蛋白的解离,改善肉制品品质。

### 3.4 pH 值

pH 值是影响肌原纤维蛋白凝胶化的重要因素之一,在肌原纤维蛋白的等电点(pH 值为 5.3)时,凝胶的形成被抑制。Dong 等<sup>[50]</sup>研究了 pH 值对扇贝肌动球蛋白的理化性质及其热诱导凝胶特性的影响,结果表明,在较低的 pH 值下,容易获得较高的浊度、表面疏水性和螺旋含量,在 pH 值 7.0 的条件下,扇贝肌动球蛋白保水性、凝胶强度高,凝胶网络细,pH 值会通过影响氨基酸侧链的电荷分布而显著影响肌动球蛋白的理化性质,增强或减弱蛋白质分子间的相互作用从而改变肌动球蛋白的状态。同时,Diesbourg 等<sup>[51]</sup>通过 X 射线衍射证明,死后早期 pH 值的降低会导致肌原纤维收缩,肌丝空间减小,降低钙蛋白酶活性,从而导致肉品嫩度的降低。

## 4 结语与展望

基于以上综述,可以推测肌球蛋白的解离对肉制品的保水性、嫩度、凝胶化、脂肪乳化稳定性等品质的改善做出了很大的贡献。在肉制品的加工过程中,可以通过调控温度、pH 值、添加相关盐等方法促进肌球蛋白的解离,提高肉制品的品质。目前,关于温度、食盐、焦磷酸盐以及 pH 值等因素影响肌球蛋白解离的分子机制的研究还不够全面,因此,应当着手进一步确定肌肉宰后特殊条件下促使肌球蛋白解离的原因,探索如电刺激、熏制、风干等不同处理方式对肌球蛋白的影响,更为全面的了解加工过程中肌球蛋白性质的改变,为肉制品加工提供新思路,为提高加工肉制品品质奠定基础。

## 参考文献

- [1] Rodas Gonealez A, HuertaLeidenz N, JerezTimaure N, et al. Establishing tenderness thresholds of venezuelan beef steaks using consumer and trained sensory panels [J]. *Meat Science*, 2009, 83(2): 218-223.
- [2] Tornberg E. Effects of heat on meat proteins - Implications on structure and quality of meat products [J]. *Meat Science*, 2005, 70(3): 493-508.
- [3] Mohammad, Koohmaraie. Biochemical factors regulating the toughening and tenderization processes of meat [J]. *Meat Science*, 1996, 43(1): 193-201.
- [4] Gerald, Offer J, Trinick. On the mechanism of water holding in meat: The swelling and shrinking of myofibrils [J]. *Meat Science*, 1983, 8(4): 245-281.
- [5] Kouji, Takahashi, Fumio, et al. Postmortem changes in the actin-myosin interaction of rabbit skeletal muscle [J]. *J Biochem*, 1981, 1: 321-324.
- [6] Wang D, Dong H, Zhang M, et al. Changes in actomyosin dissociation and endogenous enzyme activities during heating and their relationship with duck meat tenderness [J]. *Food Chemistry*, 2013, 141(2): 675-679.
- [7] 李胜杰.宰后肌动球蛋白的解离对鸡肉嫩度的影响[D].南京:南京农业大学,2011.
- [8] Asghar A, Samejima K, Yasui T, et al. Functionality of muscle proteins in gelation mechanisms of structured meat products [J]. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 1985, 22(1): 27-106.
- [9] Tsutomu Y, Makoto I, Kunihiko S. Effect of actomyosin on heat-induced gelation of myosin [J]. *Agricultural and Biological Chemistry*, 1982, 46(4): 1049-1059.
- [10] 王培森.肌球蛋白-亲水性胶体混合体系凝胶特性的研究[D].福建:福建农林大学,2017.
- [11] Boyer C, Joandel S, Roussilhes V, et al. Heat-induced gelation of myofibrillar proteins and myosin from fast- and slow-twitch rabbit muscles [J]. *Journal of Food Science*, 1996, 61(6): 1138-1142.
- [12] Jones K W. Protein lipid interactions in processed meats [J]. *American Meat Science Association*, 1984, 37(5): 52-57.
- [13] 吴菊清.猪肉肌原纤维蛋白乳化特性研究[D].南京:南京农业大学,2015.
- [14] 周扬,陈雪珂,戴宏杰,等.溶液体系中迷迭香酸与肌球蛋白的相互作用及其对蛋白理化特性的影响[J].*食品科学*,2020, 41(12):8.
- [15] Zou Y, Xu P, Li P, et al. Effects of different ultrasound power on physicochemical property and functional performance of chicken actomyosin [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2018, 2(39): 1-27.
- [16] Ren, Fazheng, Yuan, et al. The effects of calcium chloride on the gel properties of porcine myosin-kappa-carrageenan mixtures [J]. *Food Hydrocolloids*, 2017, 9(26): 1-27.
- [17] 葛长荣,马美湖.肉与肉制品工艺学[M].北京:中国轻工业出版社,2005.
- [18] 陈雪珂.肌球蛋白凝胶化过程中与迷迭香酸的互作机制及其对蛋白理化特性的影响[D].重庆:西南大学,2019.
- [19] Craig R W, Woodhead J L. Structure and function of myosin filaments [J]. *Current Opinion in Structural Biology*, 2006, 16(2): 204-212.
- [20] 尹靖东.动物肌肉生物学与肉品科学[M].北京:中国农业大学出版社,2011.
- [21] Winkler H, Reedy M C, Reedy M K, et al. Three-dimensional structure of nucleotide-bearing crossbridges in situ: oblique

- section reconstruction of insect flight muscle in AMPPNP at 23 °C [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1996, 264(29): 302-322.
- [22] Spudich J A. The myosin swinging cross-bridge model [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2001, 2(5): 387-392.
- [23] Kulikovskaya I. Effect of MyBP-C binding to actin on contractility in heart muscle [J]. *Journal of General Physiology*, 2003, 122(6): 761-774.
- [24] Fukuda, Norio, Yiming, et al. Phosphorylation of titin modulates passive stiffness of cardiac muscle in a titin isoform-dependent manner [J]. *Journal of General Physiology*, 2005, 125(3): 257-271.
- [25] Shen Q W, Swartz D R, Wang Z, et al. Different actions of salt and pyrophosphate on protein extraction from myofibrils reveal the mechanism controlling myosin dissociation [J]. *Journal of the Science of Food & Agriculture*, 2016, 96(6): 2033-2039.
- [26] CHEN Lijuan, LI Xin, NI Na, et al. Phosphorylation of myofibrillar proteins in post-mortem ovine muscle with different tenderness [J]. *Journal of the Science of Food & Agriculture*, 2016, 96(5): 1474-1483.
- [27] Cao L, Hou C, Hussain Z, et al. Quantitative phosphoproteomics analysis of actomyosin dissociation affected by specific site phosphorylation of myofibrillar protein [J]. *LWT- Food Science and Technology*, 2020, 126(109269): 1-23.
- [28] Reicy, Brito, Lorenzo, et al. A molecular model of phosphorylation-based activation and potentiation of tarantula muscle thick filaments [J]. *Journal of Molecular Biology*, 2014, 414(2011): 44-61.
- [29] Kasza K E, Farrell D L, Zallen J A. Spatiotemporal control of epithelial remodeling by regulated myosin phosphorylation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(32): 11732.
- [30] Lichuang Cao, Chengli Hou, Qingwu Shen, et al. Phosphorylation of myosin regulatory light chain affects actomyosin dissociation and myosin degradation [J]. *International Journal of Food Science & Technology*, 2019, 54(6): 1-10.
- [31] Shen Q W, Swartz D R. Influence of salt and pyrophosphate on bovine fast and slow myosin S1 dissociation from actin [J]. *Meat Science*, 2010, 84(3): 364-370.
- [32] Kuehner S, Fischer S. Structural mechanism of the ATP-induced dissociation of rigor myosin from actin [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(19): 7793-7798.
- [33] Schmidt W M, Viswanathan M C, Blicebaum A C, et al. Pseudo-acetylation of actin residues K326 and K328 disrupts drosophila flight performance and muscle structure [J]. *Biophysical Journal*, 2015, 108(2): 421a-422a.
- [34] Brozovich F V, Yates L D, N A, et al. Implications for the actomyosin ATPase [J]. *The Journal of General Physiology*, 1988, 91(3): 399-420.
- [35] Xiong Y L. Role of myofibrillar proteins in water-binding in brine-enhanced meats [J]. *Food Research International*, 2005, 38(3): 281-287.
- [36] Benjakul S, Visessanguan W, Aewsiri T, et al. Dissociation of natural actomyosin from kuruma prawn muscle induced by pyrophosphate [J]. *Food Chemistry*, 2007, 102(1): 295-301.
- [37] Trinick J, Cooper J. Sequential disassembly of vertebrate muscle thick filaments [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1980, 141(3): 315-321.
- [38] Chen X R, Wang X T, Hao M Q, et al. Homology modeling and virtual screening to discover potent inhibitors targeting the imidazole glycerophosphate dehydratase protein in staphylococcus xylosus [J]. *Frontiers in Chemistry*, 2017, 5(98): 1-8.
- [39] Greene, Lois E. Comparison of the binding of heavy meromyosin and myosin subfragment 1 in F-actin [J]. *Biochemistry*, 1981, 20(8): 2120.
- [40] Takahashi K, Fukazawa T, Yasui T. Formation of myofibrillar fragments and reversible contraction of sarcomeres in chicken pectoral muscle [J]. *Journal of Food Science*, 2010, 32(4): 409-413.
- [41] Koui T, Fumio N, Mutsuo O. A myofibrillar component that modifies the actin-myosin interaction in post-rigor skeletal muscle [J]. *Journal of Biochemistry*, 1982, 3: 809-815.
- [42] Takahashi K. Structural weakening of skeletal muscle tissue during post-mortem ageing of meat: the non-enzymatic mechanism of meat tenderization [J]. *Meat Science*, 1996, 43(supp-S1): 67-80.
- [43] 邓少颖. 鸭肉肌动球蛋白白解离特性及其对嫩度的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [44] G, H, Geesink, et al.  $\mu$ -Calpain is essential for postmortem proteolysis of muscle proteins 1, 2 [J]. *Journal of Animal Science*, 2006, 84(10): 2834-2840.
- [45] Ysc A, Mhs B, Rgrc A.  $\mu$ -Calpain is involved in the postmortem proteolysis of gizzard smooth muscle - Science Direct [J]. *Food Chemistry*, 2013, 139(1-4): 384-388.

- [46] Pomponio L, Ertbjerg P. The effect of temperature on the activity of  $\mu$ - and m-calpain and calpastatin during post-mortem storage of porcine longissimus muscle [J]. *Meat Science*, 2012, 91(1): 50-55.
- [47] Okitani A, Ichinose N, Itoh J, et al. Liberation of actin from actomyosin in meats heated to 65 °C [J]. *Meat Science*, 2009, 81(3): 446-450.
- [48] Christensen M, Purslow P P, Larsen L M. The effect of cooking temperature on mechanical properties of whole meat, single muscle fibres and perimysial connective tissue [J]. *Meat Science*, 2000, 55(3): 301-307.
- [49] He Y, Zhou C, Li C, et al. Effect of incubation temperature on the binding capacity of flavor compounds to myosin [J]. *Food Chemistry*, 2021, 346(128976): 1-8.
- [50] Dong, X P, L L, et al. Effect of pH on the physicochemical and heat-induced gel properties of scallop *Patinopecten yessoensis* actomyosin [J]. *Fisheries Scienc*, 2014, 80(5): 1073-1082.
- [51] Diesbourg L, Swatland H J, Millman B M. X-ray diffraction measurements of postmortem changes in the myofilament lattice of pork [J]. *Journal of Animal Science*, 1988, 66(4): 1048-1054.