

# 肉嫩度决定因子及牛肉嫩化技术研究进展

汤晓艳<sup>1</sup>, 周光宏<sup>2</sup>, 徐幸莲<sup>2</sup>, 杨曙明<sup>1</sup>, 钱永忠<sup>1</sup>, 叶志华<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国农业科学院农业质量标准与检测技术研究所, 北京 100081; <sup>2</sup>南京农业大学农业部农畜产品加工与质量控制重点开放实验室, 南京 210095)

**摘要:** 肉的嫩度是肉品质首要指标, 肉嫩度(特别是牛肉嫩度)的改善, 多年来一直是国内外肉品科学研究的热点之一。本文从肌肉的基本结构—肌原纤维和结缔组织入手, 阐述了二者影响嫩度变化的理化机制, 并介绍了目前在牛肉生产中所采用的嫩化技术。

**关键词:** 肉的嫩度; 肌原纤维; 结缔组织; 牛肉嫩化

## Advances of Research on Factors Affecting Meat Tenderness and Techniques for Beef Tenderization

TANG Xiao-yan<sup>1</sup>, ZHOU Guang-hong<sup>2</sup>, XU Xing-lian<sup>2</sup>, YANG Shu-ming<sup>1</sup>, QIAN Yong-zhong<sup>1</sup>, YE Zhi-hua<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Quality Standards & Testing Technology for Agri-Products, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, 100081;

<sup>2</sup>Laboratory of Agricultural and Animal Products Processing and Quality Control, Ministry of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

**Abstract:** As one of the key components of meat quality, tenderness has been the focus of meat sciences for years. This review discussed the possible physical and chemical mechanisms underlying myofibrils and connective tissue on meat tenderness. The updates of techniques for beef tenderization were also introduced.

**Key words:** Meat tenderness; Myofibrils; Connective tissue; Beef tenderization

## 0 引言

肉类营养价值丰富, 含有人体必需的所有氨基酸、钙、磷、铁及维生素等成分, 是人类重要的食物蛋白来源。肉类的 5 个品质指标, 即嫩度、多汁性、风味、肉色和系水力, 其中, 嫩度是肉品质首要指标<sup>[1]</sup>, 也是影响消费的重要因素之一<sup>[2]</sup>。因此, 如何改善肉的嫩度, 特别是牛肉嫩度, 多年来一直是国内外肉品科学研究工作的热点问题之一。

肉的嫩度之所以差异很大, 是因为肉的嫩度受多种因素的影响。影响肉嫩度的因素可概括为宰前因素和宰后因素, 宰前因素包括动物品种、年龄、性别、肌肉部位和营养状况等, 宰后因素主要指使牛肉嫩度得到改善所采用的特定宰后技术手段。上述因素影响肉的嫩度, 归根到底主要是影响肉的基本组织结构—肌原纤维与结缔组织的结构和生化特性, 从而导致

肉嫩度产生差异。

## 1 肌原纤维及其蛋白对嫩度的作用

### 1.1 肌(原)纤维直径与肌节长度

肌原纤维由粗丝与细丝构成, 肌肉的收缩与松弛是通过粗丝和细丝的相对滑动, 使肌节变短或变长。20 世纪 60 年代, Locker 等研究发现肉快速冷却可使肌肉收缩并导致肉质变硬<sup>[3,4]</sup>, 发生冷收缩的肉硬度是正常肉的 3 倍<sup>[5]</sup>。动物宰后肌肉冷收缩模型较好地反映了肌节长度、肌纤维直径与嫩度的关系。冷收缩时肌纤维直径与肌节长度和嫩度之间的关系最早由 Herring 阐明, 研究发现, 冷收缩肌肉的肌纤维变粗, 直径增加到原来的 2 倍, 肌节长度由 3  $\mu\text{m}$  缩短到 1.3  $\mu\text{m}$ <sup>[6]</sup>。近期大量研究也证明肌原纤维直径、肌节长度与嫩度关系密切, 肌纤维直径越细, 肌节长度越长, 肉嫩度越好<sup>[7-9]</sup>。

收稿日期: 2006-08-25; 接受日期: 2006-11-23

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(0032007022), 引进国际先进农业科学技术滚动项目(2006-G35)

作者简介: 汤晓艳(1976-), 女, 江苏连云港人, 助理研究员, 博士, 研究方向为畜产品质量安全。Tel: 010-68975084; Fax: 010-62112533; E-mail: txycaas@126.com

## 1.2 肌原纤维骨架蛋白

肌原纤维是由肌球蛋白、肌动蛋白和稳定肌原纤维结构的一些骨架蛋白构成,骨架蛋白包括 $\alpha$ -肌动素、

伴肌球蛋白、伴肌动蛋白、Costamere 结构、肌钙蛋白 T 和副原肌球蛋白(图)<sup>[10]</sup>。

$\alpha$ -肌动素( $\alpha$ -actinin)是构成 Z 丝的重要蛋白质,

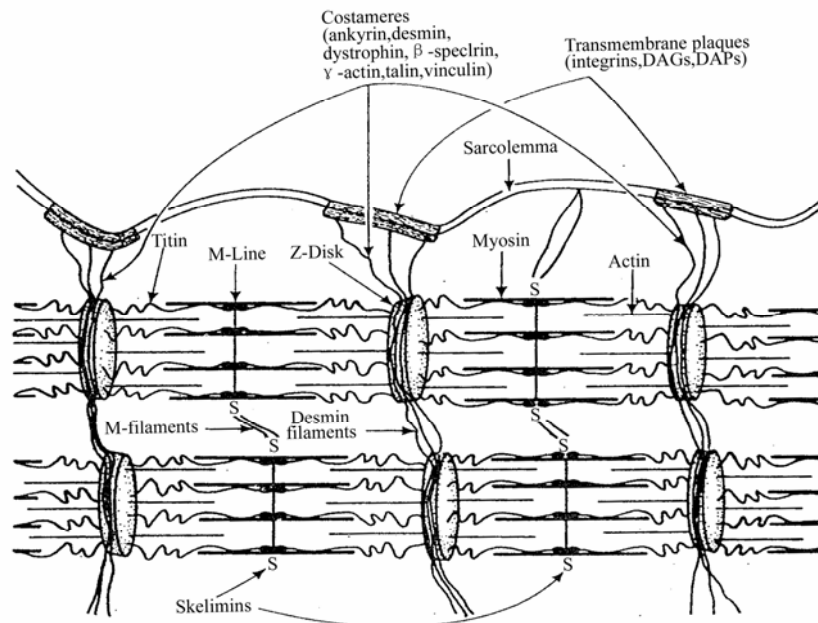


图 肌原纤维的骨架结构及蛋白组成示意图<sup>[10]</sup>

Fig. Schematic diagram showing skeletal structure and protein composition of myofibrils

分子量为 190~210 kD,由二条肽链组成,Z 丝与无定形基质结合构成 Z 盘<sup>[11]</sup>。成熟过程中, $\alpha$ -actinin 从 Z 盘上释放出来,使 Z 盘结构破坏,导致肌原纤维断裂,使肉的嫩度得到改善,而 $\alpha$ -actinin 蛋白本身不发生降解<sup>[12,13]</sup>。

伴肌球蛋白(Connectin 或 Titin)是一种非常大的弹性结构蛋白,有 $\alpha$ 型和 $\beta$ 型(或 1 型和 2 型)两种, $\alpha$ -connectin (Titin1)的分子量为 3 000 kD。Connectin 丝富有弹性,肌肉的弹性在很大程度上是由于 Connectin 富有弹性,宰后成熟过程中,随着时间的延长,肌肉会失去弹性, $\alpha$ -connectin (Titin1)分解成 $\beta$ -connectin (Titin2)和 1 200 kD 的亚碎片<sup>[13~16]</sup>。

伴肌动蛋白(Nebulin)是另外一种较大的结构蛋白,分子量约为 800 kD, Nebulin 丝横跨 Z 盘和细丝末梢,稳定细丝位置。Nebulin 由 4 个结构域构成<sup>[17]</sup>:结构域 I 由 2 mol 40 kD 的亚片段组成;结构域 II 由 4 mol 33 kD 亚片段和 4 mol 23 kD 亚片段交替构成;结构域 III 是由 1 mol 180 kD 亚片段构成;结构域 IV 是由 1 mol 200 kD 亚片段构成。Nebulin 的降解特性与嫩度关系密切<sup>[15]</sup>,宰后成熟过程中, Nebulin 断裂成 200、

180、40、33 和 23 kD 共 5 个亚碎片,但降解起始时间和降解速率因种类不同而有所不同<sup>[16,18,19]</sup>。

肌原纤维连接蛋白还有 Desmin 和 Filamin。Desmin 是一类中间纤维丝,位于肌原纤维 Z 盘的外周,包裹着 Z 盘,使相邻肌原纤维在 Z 盘处连接,并将肌原纤维与包括肌纤维膜在内的其它细胞结构连接。Filamin 是一种肌动蛋白上的结合蛋白,分子量为 245 kD,有许多不同异构体,位于肌原纤维 Z 盘的外周,稳定肌原纤维在这一区域。成熟过程中 Desmin 和 Filamin 都发生降解<sup>[19~21]</sup>,降解作用打乱了肌原纤维外侧的定位,弱化了肌原纤维与外层肌纤维膜之间的连接。

肌钙蛋白 T (Troponin-T)是骨骼肌完整细丝的一部分,肌钙蛋白分子的延长部分和原肌球蛋白结合,协调肌肉收缩中肌动、肌球蛋白之间的关系。Troponin-T 由 3 个亚基构成,即钙结合亚基(TnC)、抑制亚基(TnI)和原肌球蛋白结合亚基(TnT),其中 TnT 分子量为 30.5~37 kD,能结合原肌球蛋白,起联结作用。成熟过程中 Troponin-T 降解产生 28 kD 和 30 kD 的蛋白肽,这些降解产物的含量与肉的嫩度

密切相关<sup>[22,23]</sup>。

副原肌球蛋白 (Paratropomyosin) 是后来发现的一种肌原纤维蛋白, 它位于 A 带与 I 带的连接区域。成熟过程中, Paratropomyosin 从原位点脱离, 竞争地与细丝的肌动蛋白结合, 占据了细丝上肌球蛋白的结合位点, 使肌节长度回复, 从而肉嫩度改善, Paratropomyosin 的移位速度与尸僵收缩肌节长度的回复速度相一致<sup>[24]</sup>。

Costamere 结构起着连接肌原纤维肌膜的作用。它由 Ankyrin、Desmin、Dystrophin、 $\beta$ -spectrin、 $\gamma$ -actin、Talin 和 Vinculin 等组成 (图)。在骨骼肌细胞中, 位于肌膜附近的肌原纤维在每一 I 带水平上都有 Costamere 结构, 起着稳定肌细胞结构的功能。研究发现, Costamere 结构在宰后 24~72 h 会消失<sup>[10]</sup>, 而这一结构的消失恰好与宰后一个最佳嫩化阶段同步。

## 2 结缔组织对嫩度的作用

### 2.1 结缔组织及胶原蛋白含量

结缔组织是肌肉中的次要组成部分, 结缔组织主要由胶原纤维构成, 胶原纤维主要成分是胶原蛋白。肌内结缔组织含量对于肉质硬度有一定影响的观点已有 90 多年的历史。很早就有研究发现, 肉的剪切力与结缔组织构成具有相关性, 结缔组织含量少的肌束, 其具有较低的机械抵抗力<sup>[25]</sup>。Ramsbottom 对这一结论进行了发展, 认为不同肌肉类型在剪切力值上的不同主要是由胶原蛋白含量决定<sup>[26]</sup>, 运动型肌肉, 如股二头肌, 胶原蛋白含量较高, 肌束较粗, 肉质就较硬; 而部位型肌肉, 如腰大肌, 胶原蛋白含量较低, 肌束较细, 肉质也较嫩。Strandine 根据肌束膜的组成将肌肉分为不同类型, 也发现按此分类后的肌肉类型与嫩度有较好的相关性<sup>[27]</sup>。这些经典的实验结果很好地解释了胶原蛋白含量和肌束粗细与肉嫩度的关系。最近也有许多研究表明<sup>[28,29]</sup>, 不同部位肉的嫩度与胶原蛋白含量高度相关。

自 19 世纪 60 年代 Locker 发现动物死后冷收缩使肌肉变硬后, 研究人员认识到, 肌肉内胶原蛋白的总量仅能部分解释肉硬度的差异。对于特定的肌肉类型, 胶原蛋白含量和嫩度之间的相关性较差, 结缔组织对剪切力或感官评定的肉质的贡献率远远小于肌原纤维对肉质嫩度的贡献率<sup>[30, 31]</sup>。动物宰后肌肉中胶原蛋白性质较为稳定, 结缔组织是肌肉本底硬度的来源<sup>[32,33]</sup>。

### 2.2 胶原蛋白溶解性和共价交联

结缔组织对肉嫩度中的第二个作用是通过胶原蛋

白的溶解性决定。年龄相似、性别和营养状况相同的同种动物, 即使是同类型肌肉, 胶原蛋白溶解性的差别也在两倍以上<sup>[34]</sup>。随着家畜年龄的增加, 胶原蛋白溶解性降低, 嫩度变差, 而胶原蛋白含量却没有变化或变化很少<sup>[35-38]</sup>。因此, 胶原蛋白的溶解性被认为是衡量年龄和嫩度之间关系的重要指标。大量研究表明, 肉的嫩度与可溶性胶原蛋白含量具有较大相关性, 可溶性胶原蛋白含量越高, 肉的嫩度越好, 反之则较差<sup>[39-43]</sup>。成熟过程中, 肉嫩度得到了很大改善, 但胶原蛋白的溶解性并没有发生显著变化, 总胶原蛋白和可溶性胶原蛋白含量与嫩度没有显著相关性<sup>[44]</sup>。

不同的品种、年龄、营养水平以及同一动物不同部位肉的嫩度不同, 结缔组织绝对含量不同, 胶原蛋白溶解度不同, 热稳定性也不同。热稳定性主要由胶原蛋白共价交联造成的。研究表明<sup>[45-47]</sup>, 随着年龄增加, 肌肉中胶原蛋白共价交联程度增大, 即共价交联键数目增多, 胶原蛋白的热稳定性增强, 溶解性下降。这些交联键是由赖氨酸或羟赖氨酸的残基及它们的醛类物质缩合形成的, 在动物年龄小时它们可以被还原, 但随着年龄的增大就变成了稳定的、不能被还原的成分。目前同年龄动物中胶原蛋白共价交联对肉质构的作用尚未弄清。不同品种和部位肌肉的胶原蛋白共价交联程度差别很大, 较高的胶原蛋白含量和共价交联都是结缔组织产生硬度的必要条件<sup>[48]</sup>, 如股二头肌硬度的形成就是如此。但也有不同的试验结论。有研究发现, 肉质较嫩的腰大肌, 其胶原蛋白共价交联程度却很大<sup>[49]</sup>; callipyge 羊肉质很硬, 但却含有较少的交联<sup>[50]</sup>。

## 3 牛肉生产中应用的嫩化技术

### 3.1 电刺激技术

电刺激的应用被认为是肉类科学上的一次革命。胴体电刺激技术是为了避免胴体冷收缩而产生的。电刺激技术可以提高肉的嫩度, 还有助于放血和剥皮, 是一项常规应用的提高肉品质量的技术。电刺激可以加快宰后的糖酵解速度, 引起肌肉僵直快速出现, 从而避免冷收缩<sup>[51]</sup>, 同时一定程度上造成肌原纤维结构的物理性破坏和肌原纤维蛋白的生物化学降解<sup>[52]</sup>, 从而达到嫩化的作用。Hwang 等对电刺激的嫩化作用机理进行了很好的综述<sup>[53]</sup>。电刺激技术目前已经被国内外许多大型屠宰企业应用, 以生产高品质的品牌肉类产品。一些小型的、传统的屠宰场, 由于没有足够的空间来安全实施电刺激技术而未能使用。

### 3.2 嫩化吊挂技术

通常半胴体在跟腱部 (Achilles tendon) 吊挂, 而嫩化吊挂是在不劈半的情况下在臀骨处吊挂牛胴体。嫩化吊挂最早是 Hostetler 提出<sup>[54]</sup>, 后来的许多试验都证明嫩化吊挂可以改善部分肉块嫩度<sup>[8,55]</sup>。嫩化吊挂可以拉伸牛后部位肌肉, 使背最长肌、半膜肌、半腱肌的肌节长度增加, 肌纤维直径减小, 使后部位肉嫩度提高, 但并不改善腰大肌的嫩度。由于此技术没有拉伸前部肌肉, 因而前部牛排嫩度没有变化。由于骨盆吊挂技术的设备成本不高, 且能有效提高后部牛排的嫩度, 因此这项技术在许多国家得到广泛应用, 尤其是在生产高附加值的品牌牛肉时常采用。但骨盆吊挂时所需要的冷藏空间较大, 扩充冷藏空间的费用有时高于因吊挂提高肉质而带来的经济效益, 使得这一技术在应用上具有一定的局限性。

此外, Herring 发现一侧平放胴体可以提高牛肉嫩度<sup>[56]</sup>, 但这一技术不太实际。Wang 等介绍了一种新的肌肉拉伸方法<sup>[57]</sup>, 在第 12 胸椎处切断, 拉伸背最长肌和其他一些肌肉, 从而改善其嫩度, 这种方法被称为嫩切 (tendercut)<sup>[58]</sup>。与骨盆吊挂相比, 嫩切方法操作比较困难, 只能改善后部的几块肌肉, 也具有一定的局限性。

### 3.3 成熟技术

提高肉类嫩度最有效、最常用的方法之一就是成熟技术, 即将肉在 0~4℃ 下进行长时间成熟, 在成熟过程中肌肉的骨架蛋白发生降解, 肉的保水性提高, 嫩度和风味得到改善<sup>[16]</sup>。在牛肉成熟过程中, 肌肉骨架蛋白降解, 从而导致嫩度改善的主要作用来自于 calpains 酶系统<sup>[59]</sup>。任何一项技术都不能替代肉在适当条件下的贮藏和成熟。对牛肉来讲最短的成熟时间是 14 d, 14 d 后约有 80% 的硬度被缓解。如果牛品种中含有 33% 以上的 *Bos indicus* 血液, 必须延长牛肉成熟时间才能达到所需嫩度<sup>[60]</sup>。

### 3.4 酶处理技术

肉品的酶法嫩化早在四五百年前就在民间流传应用, 但直到 20 世纪 40 年代才被用于工业化生产, 随着酶制剂工业的发展, 使用方便、效果显著的酶类嫩化剂已被许多国家所采用。用于肉类嫩化的酶类主要有两种来源: 植物提取和微生物培养。植物中提取的酶类主要有木瓜蛋白酶、菠萝蛋白酶、无花果蛋白酶及生姜蛋白酶等, 其中, 木瓜蛋白酶和菠萝蛋白酶是目前商品酶类的主要种类。这些酶类对结缔组织有较强的分解作用, 嫩化效果十分显著。从某些细菌、真

菌的培养物中提取的酶类种类较多, 这些酶大多具有分解肌纤维膜和肌原纤维蛋白的特性<sup>[61]</sup>。酶处理方法上有宰前处理法和表面浸渍处理法。宰前处理法是在宰前短时间内将酶制剂注射到动物的血管系统, 使酶在胴体中均匀分布, 从而达到嫩化效果。表面浸渍处理法是宰后用酶对肉进行处理, 外加酶的量因不同部位分割肉块而异, 可采用粉状酶制剂或液体溶液。

### 3.5 钙离子溶液注射技术

将钙离子溶液注入肉中来改善牛肉的嫩度, 是在钙激活酶被证明是宰后降解肌肉骨架蛋白的主要酶类后发展起来的一项技术<sup>[62]</sup>。最初的研究是将牛肉浸泡在钙离子溶液中, 后来发展为通过动脉向胴体注射钙离子溶液, 最后发展到向分割肉块中注射钙离子溶液。在宰后的任何时间对牛肉用钙离子溶液处理都会有嫩化效果<sup>[63,64]</sup>, 且不会引起肉的过度嫩化。目前钙离子溶液注射技术正在牛羊肉生产中尝试应用。

### 3.6 牛肉分级技术

牛肉分级技术从本质上来说, 不是直接改善牛肉的嫩度, 但通过对牛肉分级, 可以实行优质优价, 间接推动牛肉嫩度总体水平的提高。在美国, 对牛肉实施分级前只有 5 个肉牛品种, 但牛肉品质却参差不齐, 分布在 8 个等级里, 自从对牛肉进行分级后, 虽然肉牛品种增至 100 多个, 但牛肉品质却只分布在前 3 个等级中。目前牛肉分级技术研究已经发展到智能化阶段, 与嫩度预测相结合的智能分级方法对肉类工业将是一个非常重要的技术。美国农业部利用图像分析系统获得胴体质量和产量等级信息已在某些屠宰场内通过测试<sup>[65]</sup>, 其它国家有类似的智能化分级系统问世。

在上述所有的牛肉嫩化技术中, 成熟技术、酶处理技术和电刺激技术在中国应用已经比较普遍, 嫩化吊挂方式由于需要改变原有生产工艺并增加了冷却成本使得在中国目前状况下不太可行, 钙离子注射技术和牛肉分级技术在中国刚刚起步, 是目前最具有应用前景的改善肉嫩度的技术。

### References

- [1] 周光宏. 肉品学. 北京: 中国农业科技出版社, 1999.  
Zhou G H. *Meat Science*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999. (in Chinese)
- [2] Sims T J, Bailey A J. In: *Developments in Meat Science* (2nd ed. R. Lawrie. Applied Publishers Ltd., London, 1981: 25.
- [3] Locker R H. Degree of muscle contraction as a factor in the

- tenderness of beef. *Food Research*, 1960, 25: 304-307.
- [4] Locker R H, Hagyard C J. A cold shortening effect in beef muscle. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1963, 14: 787-793.
- [5] Locker R H. Cold-induced toughness of meat. In: Electrical Stimulation. A M Pearson, T R Dutton (ed.). *Advances in Meat Research* (Vol. 1). Westport CT: AVI Publishing Company, 1985: 1-44.
- [6] Herring H K, Cassens R G, Suess G G, Brundgart V H, Briskey E J. Tenderness and associated characteristics of stretched and contracted bovine muscle. *Journal of Food Science*, 1967, 32: 317-323.
- [7] Koohmaraie M, Kent M P, Shackelford S D, Veiseth E, Wheeler T L. Meat tenderness and muscle growth: is there any relationship? *Meat Science*, 2002, 62: 345-352.
- [8] Ahnström M L, Enfält A.C, Hansson I, Lundström K. Pelvic suspension improves quality characteristics in *M. semimembranosus* from Swedish dual purpose young bulls. *Meat Science*, 2006, 72: 555-559.
- [9] White A, O'Sullivan A, Troy D J, O'Neill E E. Effects of electrical stimulation, chilling temperature and hot-boning on the tenderness of bovine muscles. *Meat Science*, 2006, 73: 196-203.
- [10] Taylor R G, Geesink G H, Thompson V F, Koohmaraie M, Goll D E. Is Z-disk degradation responsible for postmortem tenderization? *Journal of Animal Science*, 1995, 73: 1351-1367.
- [11] Takahashi K, Hattori A.  $\alpha$ -actinin is a component of the Z-filament, a structural backbone of skeletal muscle Z-disks. *Journal of Biochemistry*, 1989, 105: 529-536.
- [12] Hwan S F, Bandman E. Studies of desmin and  $\alpha$ -actinin degradation in bovine semitendinosus muscle. *Journal of Food Science*, 1989, 54: 1426-1430.
- [13] Kończak T, Pospiech E, Palka K, Tacki J. Changes of myofibrillar and centrifugal drip proteins and shear force of *psaos major* and *minor* and *semitendinosus* muscles from calves, heifers and cows during post-mortem aging. *Meat Science*, 2003, 64: 69-75.
- [14] Lusby M L, Ridpath J F, Parrish Jr F C, Robson R M. Effect of postmortem storage on degradation of the myofibrillar protein titin in bovine *Longissimus* muscle. *Journal of Food Science*, 1983, 48: 1787-1790.
- [15] Anderson T J, Parrish J F C. Postmortem degradation of titin and nebulin of beef steaks varying in tenderness. *Journal of Food Science*, 1989, 54: 748-749.
- [16] Mestre Prates J A, Costa F J S, Garcia e Ribeiro A M R, Dias Correia A A. Contribution of major structural changes in myofibrils to rabbit meat tenderization during aging. *Meat Science*, 2002, 61: 103-113.
- [17] Tatsumi R, Hattori A, Takahashi K. Substructure of nebulin filaments: Localization and characterization of subfragments produced by 0.1mM CaCl<sub>2</sub>. *Journal of Biochemistry*, 1993, 113: 797-804.
- [18] Tatsumi R, Takahashi K. Calcium-induced fragmentation of skeletal muscle nebulin filaments. *Journal of Biochemistry*, 1992, 112: 775-779.
- [19] Ilian M A, El-Din Bekhit A, Bickerstaffe R. The relationship between meat tenderization, myofibril fragmentation and autolysis of calpain 3 during post-mortem aging. *Meat Science*, 2004, 66: 387-397.
- [20] Steen D, Claeys E, Uytterhaegen L, De Smet S, Demeyer D. Early post-mortem conditions and the calpain/calpastatin system in relation to tenderness of double-musled beef. *Meat Science*, 1997, 45: 307-319.
- [21] Koohmaraie M. Muscle proteinases and meat aging. *Meat Science*, 1994, 36(1-2): 93-104.
- [22] Huff-Lonergan E, Mitsuhashi T, Beekman D D, Parrish F C J 2, Olson D G, Robson R M. Proteolysis of specific muscle structural proteins by mu-calpain at low pH and temperature is similar to degradation in postmortem bovine muscle. *Journal of Animal Science*, 1996, 74: 993-1008.
- [23] Lawrence T E, Dikeman M E, Stephens J W, Obuz E, Davis J R. *In situ* investigation of the calcium-induced proteolytic and salting-in mechanisms causing tenderization in calcium-enhanced muscle. *Meat Science*, 2004, 66: 69-75.
- [24] Takahashi K, Hattori A, Kuroyanagi H. Relationship between the translocation of paratropomyosin and the restoration of rigor-shortened sarcomeres during post-mortem ageing of meat—A molecular mechanism of meat tenderization. *Meat Science*, 1995, 40: 413-423.
- [25] Brady D E. A study of the factors influencing tenderness and texture of beef. *Proceeding of American Social Animal Production*, 1937, 30: 246-250.
- [26] Ramsbottom J M, Strandine E J, Koonz C H. Comparative tenderness of representative beef muscle. *Food Research*, 1945, 10: 497.
- [27] Strandine E J, Koonz C H, Ramsbottom J M. A study of variation in muscle of beef and chicken. *Journal of Animal Science*, 1949, 8: 483-494.
- [28] Jeremiah L E, Dugan M E R, Aalhus J L, Gibson L L. Assessment of the relationship between chemical components and palatability of major beef muscles and muscle groups. *Meat Science*, 2003, 65: 1013-1019.
- [29] Rhee M S, Wheeler T L, Shackelford S D, Koohmaraie M. Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *Journal of Animal Science*, 2004, 82: 534-550.

- [30] Cross H R, Carpenter Z L, Smith G C. Effects of intramuscular collagen and elastin on bovine muscle tenderness. *Journal of Food Science*, 1973, 38: 998-1003.
- [31] Brooks J C, Savell J W. Perimysium thickness as an indicator of beef tenderness. *Meat Science*, 2004, 67: 329-334.
- [32] McCormick R J. The flexibility of the collagen compartment of muscle. *Meat Science*, 1994, 36(1-2): 79-91.
- [33] Purslow P P. The intramuscular connective tissue matrix and cell/matrix interactions in relation to meat toughness. *Proceedings of the 45th International Congress on Meat*, 1999: 210-219.
- [34] Culioli J. Meat tenderness: mechanical assessment. In: Ouali A, Demeyer D, Smulders F J M (eds). *Expression of Tissue Proteases and Regulation of Protein Degradation as Related to Meat Quality*. ECCEAMST series, 1995: 239-265.
- [35] Berge P, Sanchez A, Sebastian I, Afonso M, Sañudo C. Lamb meat texture as influenced by animal age and collagen characteristics. *Proceedings of the 44th International Congress on Meat*, 1998: 304-305.
- [36] Bocard R L, Naudé RT, Cronje D E, Smit M C, Venter H J, Rossouw E J. The influence of age, sex and breed of cattle on their muscle characteristics. *Meat Science*, 1979, 3(4): 261-280.
- [37] Harper G S. Trends in skeletal muscle biology and the understanding of toughness in beef. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1999, 50: 1105-1129.
- [38] Young O A, Braggins T J. Tenderness of ovine semimembranosus: Is collagen concentration or solubility the critical factor? *Meat Science*, 1993, 35: 213-222.
- [39] Renand G, Picard B, Touraille C, Berge P, Lepetit J. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Science*, 2001, 59: 49-60.
- [40] Gerhardy H. Quality of beef from commercial fattening systems in Northern Germany. *Meat Science*, 1995, 40: 103-120.
- [41] Campo M M, Sañudo C, Panea B, Albertí P, Santolaria P. Breed type and aging time effects on sensory characteristics of beef strip loin steaks. *Meat Science*, 1999, 51: 383-390.
- [42] Powell T H, Hunt M C, Dikeman M E. Enzymatic assay to determine collagen thermal denaturation and solubilization. *Meat Science*, 2000, 54: 307-311.
- [43] Burke R M, Monahan F J. The tenderization of shin beef using a citrus juice marinade. *Meat Science*, 2003, 63: 161-168.
- [44] Silva J A, Patarata L, Martins C. Influence of ultimate pH on bovine meat tenderness during aging. *Meat Science*, 1999, 52: 453-459.
- [45] Goll D E, Hoekstra W G, Bray R W. Age-associated changes in bovine muscle connective tissue. I. Rate of hydrolysis by collagenase. *Journal of Food Science*, 1964, 29: 608-614.
- [46] Goll D E, Hoekstra W G, Bray R W. Age-associated changes in bovine muscle connective tissue. II. Exposure to increasing temperature. *Journal of Food Science*, 1964, 29: 615-621.
- [47] Goll D E, Hoekstra W G, Bray R W. Age-associated changes in bovine muscle connective tissue. III. Rate of solubilization at 100°C. *Journal of Food Science*, 1964, 29: 622-628.
- [48] Bailey A J, Light N D. *Connective Tissue in Meat and Meat Products*. London: Elsevier Applied Science, 1999.
- [49] McCormick R J, Phillips A L. Muscle extracellular matrix. Role in growth, development, and meat tenderness. In: *Quality Attributes of Muscle Foods*. Xiong Y L, Ho C T and Shahidi F. Eds. Kluwer Academic/Plenum Publishers, NY, 1999, 219-227.
- [50] Field R A, McCormick R J, Brown D R, Hinds F C, Snowden G D. Collagen crosslinks in longissimus muscle from lambs expressing the callipyge gene. *Journal of Animal Science*, 1996, 74: 2943-2947.
- [51] Bendall J R. *The Electrical Stimulation of Carcass of Meat Animals*. In: *Developments in Meat Science-1*. R. Lawie, Ed. London: Applied Science Publishing Ltd, 1980: 37-59.
- [52] Ho C Y, Stromer M H, Robson R M. Effect of electrical stimulation on postmortem titin, nebulin, desmin, and troponin-T degradation and ultrastructural changes in bovine longissimus muscle. *Journal of Animal Science*, 1996, 74: 1563-1575.
- [53] Hwang I H, Devine C E, Hopkins D L. The biochemical and physical effects of electrical stimulation on beef and sheep meat tenderness. *Meat Science*, 2003, 65: 677-691.
- [54] Hostetler R L, Landmann W A, Link B A, Fitzhugh Jr H A. Influence of carcass position during rigor mortis on tenderness of beef muscles: comparison of two muscles. *Journal of Animal Science*, 1970, 31: 47-50.
- [55] Taylor A A, Perry A M, Warkup C C. Improving pork quality by electrical stimulation or pelvic suspension of carcass. *Meat Science*, 1995, 39: 327-337.
- [56] Herring H K, Cassens R G, Briskey E J. Further studies on bovine muscle tenderness as influenced by carcass position, sarcomere length, and fiber diameter. *Journal of Food Science*, 1965, 30: 1049-1054.
- [57] Wang H, Claus J R, Marriot N G. Selected skeletal alterations to improve tenderness of beef round muscles. *Journal of Muscle Foods*, 1994, 5: 137-147.
- [58] Claus J R, Wang H, Marriot N G. Prerigor carcass muscle stretching effects on tenderness of grain-fed beef under commercial conditions.

- Journal of Food Science*, 1997, 62: 1231-1234.
- [59] Koohmaraie M, Geesink G H. Contribution of postmortem muscle biochemistry to the delivery of consistent meat quality with particular focus on the calpain system. *Meat Science*, 2006, 74: 34-43.
- [60] Wheeler T L, Savell J W, Cross H R, Lunt D K, Smith S B. Mechanisms associated with the variation in tenderness of meat from Brahman and Hereford cattle. *Journal of Animal Science*, 1990, 68: 4206-4220.
- [61] Chen Q H, He G Q, Jiao Y C, Ni H. Effects of elastase from a *Bacillus* strain on the tenderization of beef meat. *Food Chemistry*, 2006, 98: 624-629.
- [62] Gerelt B, Rusman H, Nishiumi T, Suzuki A. Changes in calpain and calpastatin activities of osmotically dehydrated bovine muscle during storage after treatment with calcium. *Meat Science*, 2005, 70: 55-61.
- [63] 汤晓艳, 周光宏, 徐幸莲, 张迎阳. 钙离子浸泡处理对牛肉肌原纤维的影响. *南京农业大学学报*, 2004, 27(3): 95-98.  
Tang X Y, Zhou G H, Xu X L, Zhang Y Y. Effects of calcium chloride marination on bovine myofibrils. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2004, 27(3): 95-98. (in Chinese)
- [64] Kong B H, Diao X P, Xiong Y L. Postmortem calcium chloride injection alters ultrastructure and improves tenderness of mature Chinese Yellow Cattle longissimus muscle. *Journal of Food Science*, 2006, 71(3): 124-129.
- [65] Shackelford S D, Wheeler T L, Koohmaraie M. Coupling of image analysis and tenderness classification to simultaneously evaluate carcass cutability, longissimus area, subprimal cut weights, and tenderness of beef. *Journal of Animal Science*, 1998, 76: 2631-2640.

(责任编辑 曲来娥)