

## 水产品贮藏过程中蛋白质降解机制及防控措施研究进展

殷浩文, 张璐璐, 张坤, 陈绍红, 赵云涛\* (广东海洋大学食品科技学院, 广东湛江 524088)

**摘要** 水产品贮藏过程中容易受到内源性蛋白酶和微生物的作用, 发生一系列的物理、化学变化, 改变蛋白质的生物特性, 导致蛋白质发生降解, 使水产品品质下降, 造成经济损失, 从水产品贮藏过程中内源性蛋白酶与蛋白质降解、水产品贮藏过程中蛋白质降解的机制研究等方面阐述了近年来水产品贮藏过程中蛋白质降解的研究进展, 以此为基础讨论了当前热门的水产品贮藏过程中蛋白质降解的防控措施, 并且对蛋白质降解防控措施进行展望, 以期水产品品质变化机制、防控技术开发的应用提供参考。

**关键词** 水产品; 贮藏; 蛋白质降解; 机制; 防控措施

中图分类号 S984 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)18-0004-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.18.002

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



### Research Progress of Protein Degradation Mechanism and Prevention and Control Measures during Aquatic Product Storage

YIN Hao-wen, ZHANG Lu-lu, ZHANG Kun et al (Food Science and Technology College of Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong 524088)

**Abstract** Aquatic products are susceptible to the effects of endogenous proteases and microorganisms during storage. A series of physical and chemical changes occur, which change the biological characteristics of proteins, leading to degradation of the proteins, resulting in degradation of the quality of the aquatic products and economic losses. From aspects of endogenous protease and protein degradation during storage, the mechanism of protein degradation during aquatic product storage, the research progress of protein degradation during aquatic product storage in recent years were expounded. Based on this, the current popular prevention and control measures for protein degradation of aquatic products during storage were discussed, and prospects for protein degradation prevention and control measures were forecasted, with a view to providing reference for the aquatic product quality change mechanism and the application of prevention and control technology development.

**Key words** Aquatic products; Storage; Protein degradation; Mechanism; Prevention and control measures

我国是一个渔业资源丰富的大国, 2018 年全国水产品总产量 6 457.66 万 t, 创造了全社会渔业经济总产值共 25 864.47 亿元<sup>[1]</sup>。食用水产品已经成为我国居民获取优质动物蛋白质的一条重要途径。我国海岸线延长, 湖泊众多, 蕴含了丰富多样的水产品, 目前, 大约有鱼类 3 000 余个品种, 虾 300 余个品种, 螃蟹 600 余个品种, 软体动物 700 余个品种, 头足类 90 余个品种, 藻类 1 000 余个品种。这些产品还包括腔肠动物、棘皮动物和两栖动物<sup>[2]</sup>。由于水产品含有大量的水分、蛋白质等物质, 因此水产品的易腐性导致了在市场贮存、流通上受到了很大限制, 同欧美发达国家的水产品损失率 5% 相比, 我国的水产品损失率 15%, 严重制约了水产品的市场竞争力<sup>[3]</sup>, 造成了极大的水产资源浪费和经济损失。水产品贮藏过程中, 高含水量与各类内源酶等因素的存在引发了蛋白质降解致使水产品腐败, 造成了经济损失。

蛋白质降解是经过一定时间产生的一系列的物理化学反应配合微生物的生长共同造成的结果, 后果直接导致水产品肌肉软化、肌肉组织的各种功能特性(包括质构特性)逐渐丧失<sup>[4]</sup>。其中水产品肌肉组织中含有的内源性蛋白酶是蛋白质降解的主要原因, 其主要包含溶酶体组织蛋白酶、钙激活蛋白酶和基质金属蛋白酶 3 种<sup>[5]</sup>。水产品的品质变化将带来直接的经济损失, 为总结近年来对蛋白质降解方面的研究进展, 笔者从水产品贮藏过程中蛋白质降解的发生机制与途径、蛋白质降解对肌肉蛋白质结构性质的影响、蛋白质降

解的控制 3 个方面进行展开, 以期水产品贮藏过程中品质控制等方面研究提供理论参考。

#### 1 水产品贮藏过程中内源性蛋白酶与蛋白质降解

内源性蛋白酶和微生物生长繁殖共同参与了蛋白质降解过程中, 据报道, Ge 等<sup>[6]</sup>通过对比内源性蛋白酶和微生物在冰藏草鱼鱼片质地软化中的作用, 发现内源性蛋白酶相比微生物在蛋白质降解过程中起到了主要作用。

溶酶体组织蛋白酶是一种溶酶体半胱氨酸蛋白酶<sup>[7]</sup>, 呈现酸性, 在活体中并无活性, 但是在宰杀后肌肉组织的损伤处以及贮藏过程中被释放出参与蛋白质的降解<sup>[8]</sup>。溶酶体组织蛋白酶包含 B、D、H、L, 其中溶酶体组织蛋白酶 D 和 H 均可降解肌球蛋白, 但是对肌原纤维的降解活性很低<sup>[9-10]</sup>。另有大量研究表明, 水产品中溶酶体组织蛋白酶 D 的活性适用温度均高于室温条件<sup>[11-12]</sup>。溶酶体蛋白质 B 和 L 对不同分子量蛋白质均具有降解作用, 改变蛋白质的一二级结构, 在蛋白质降解过程中起到了主要作用<sup>[13-14]</sup>。扫描电镜下溶酶体组织蛋白酶 L 对肌肉组织 M 线中的细胞骨架蛋白以及 Z 线相关结构的变化具有影响作用<sup>[15]</sup>, 沈妮<sup>[14]</sup>通过带鱼超低温下贮藏 60 d 观察到可抑制组织蛋白酶 B 和 L 的活性, 但是贮藏后期抑制作用下降, 引起水溶性蛋白质和高盐溶性蛋白质的降解, 使带鱼的肌肉纤维遭到破坏。葛黎红<sup>[16]</sup>通过草鱼冰藏过程中内源蛋白酶活性及分布变化分析, 发现在宰杀冰藏前 3 d, 鱼肉中溶酶体组织蛋白酶 B 和 L 从溶酶体中释放至肌浆、肌原纤维蛋白和线粒体中起作用。

钙激活蛋白酶(calpain)是存在于胞质中的一类中性半胱氨酸酶, 因钙激活中性蛋白酶表现半最高活性所需要的不同钙离子浓度, 所以将其分成钙蛋白酶 I(CAPN I) 和钙蛋

**基金项目** 国家重点研发计划项目“蓝色粮仓科技创新”(2019YFD0901800)。

**作者简介** 殷浩文(1997—), 男, 山东青岛人, 硕士研究生, 研究方向: 南海生物活性物质研究与开发。\* 通信作者, 副教授, 博士, 硕士生导师, 从事生物化学方面的教学与科研工作。

**收稿日期** 2020-03-25; **修回日期** 2020-04-16

白酶Ⅱ(CAPN Ⅱ)<sup>[17]</sup>, Kawasaki 等<sup>[18]</sup>发现他们的氨基酸组成相同,具有相同的小亚基,仅对钙离子的活性不同。钙蛋白酶活性主要通过机体内钙浓度及其特定的内源性钙蛋白酶抑制素。钙蛋白酶抑制剂通过抑制酶活化、膜结合、酶活性表达来抑制钙蛋白酶Ⅰ和钙蛋白酶Ⅱ的活性<sup>[19]</sup>。而钙激活蛋白酶主要作用在水产品死后的早期引发高分子量蛋白质的有限水解<sup>[20]</sup>。水产品死后钙离子在体内得到释放,导致体内的钙离子浓度升高从而激活钙蛋白酶<sup>[5]</sup>。Taylor 等<sup>[21]</sup>在 pH 7.0、6 mmol/L 钙离子条件下对鲈鱼的肌原纤维处理,造成肋骨和中间细丝 Z 盘完全消失。Ladrat 等<sup>[22]</sup>在 pH 7.0、25 ℃、2 h 条件下对鲈鱼肌原纤维处理,观察内源性钙蛋白酶Ⅱ造成肌球蛋白重链的部分降解和原肌球蛋白的损失。钙激活蛋白酶主要作用于高分子量蛋白质,而溶酶体组织蛋白酶主要作用于中低分子量蛋白质<sup>[20]</sup>,溶酶体组织蛋白酶 B 和 L 单独作用于肌原纤维蛋白时的降解作用都低于同钙激活蛋白酶共同作用时的效果,因此两类蛋白酶之间具有协同作用<sup>[16]</sup>。

鱼类在宰杀后易发生自溶与软化现象,在其体内含有一种能够降解结缔组织的基质金属蛋白酶,胶原蛋白是结缔组织的主要蛋白,基质金属蛋白酶作为一种针对胶原蛋白具有特异性降解功能的蛋白酶受到了广泛的关注,王诚<sup>[23]</sup>使用荧光底物法测得鱼死后冷藏第 1 天基质金属蛋白酶活性即可到很高的水平且长时间维持。Xu 等<sup>[24]</sup>从鲤鱼肌肉中分离纯化得到基质金属蛋白酶-2,利用克隆技术成功克隆并使其催化区表达,验证基质金属蛋白酶-2 参与结缔组织的重要组成部分Ⅰ型和Ⅴ型胶原蛋白的降解,成功证明其参与鲤鱼宰杀后的肌肉组织的自溶软化。颜龙杰<sup>[25]</sup>通过基因克隆获得了基质金属蛋白酶并利用基质金属蛋白酶作用刺身体壁 72 h 后,体壁完整的纤维丝状结构被打开,出现断裂。上清液中蛋白质溶出率出现明显上升,初步证明了基质金属蛋白酶是刺身自溶过程中参与胶原蛋白降解的关键酶。此外,据报道红肉鱼中的基质金属蛋白酶的数量和活性均高于白肉鱼<sup>[26]</sup>。

## 2 水产品贮藏过程中蛋白质降解的机制研究

水产品蛋白质含量约占组织的 20% 左右,主要由盐溶性肌原纤维、水溶性肌浆蛋白和细胞外的肌基质蛋白组成<sup>[27]</sup>。水产品蛋白质的降解是影响水产品贮藏过程中品质下降的重要原因之一,随着贮藏时间的增加,水产品体内水分状态和 pH 的改变影响水产品中内源性蛋白酶和微生物生长,最终导致蛋白质逐渐降解并影响水产品的鲜度。Al-Omirah<sup>[28]</sup>通过分离鲤鱼中肌原纤维蛋白和肌浆蛋白,提取出 10.9、12.0、16.7、32.8、34.2、42.9 kD 分子量的多肽与鲤鱼新鲜度相关,并将这些蛋白质降解产物作为评价鲤鱼新鲜度指标。水产品在冷藏过程中所含的水分形成大量冰晶致使肌原纤维受损,大大影响了蛋白质的持水性<sup>[29-30]</sup>,随着水分的丢失打破了组织体系的平衡关系,从而影响了水产品的品质<sup>[31]</sup>。水产品在冻结初期蛋白质水分的丧失、变性导致氢离子的释放,致使 pH 下降<sup>[32]</sup>,但随着冷藏时间的增加,水产品中总挥发碱、三甲胺、氨的含量增加又致使 pH 升高<sup>[33]</sup>。

这与郑红<sup>[34]</sup>研究得出的冷藏中鲈鱼肉 pH 的变化前 2 d 下降之后上升相符合。

肌原纤维主要有肌球蛋白和肌动蛋白构成,其中粗丝部分主要为肌球蛋白,细丝部分主要为肌动蛋白,其中肌球蛋白重链(200 kD 左右)和肌球蛋白轻链(20 kD 左右)是粗丝部分的重要构成单位<sup>[8,35]</sup>。在冷藏过程中肌原纤维中 UNC45 和 HSP90 逐渐损失导致肌原纤维中有肌球蛋白构成的粗丝部分开始解离,并释放出肌球蛋白重链和肌球蛋白轻链<sup>[16]</sup>,罗非鱼片在冷藏初期 4 d 时间内肌球蛋白下降了 63.5%,但冷藏第 2 天肌球蛋白含量明显上升,肌动蛋白含量虽然随冷藏的时间增加呈现下降趋势,但是相比较肌球蛋白,下降趋势缓慢,冷藏 10 d 仅下降 29.0%<sup>[36]</sup>。鱼类死亡的几小时内发生僵直是由于 pH 下降导致了大量钙离子从肌浆网中释放到肌浆中促使肌动蛋白和肌球蛋白结合形成紧密的肌动球蛋白。僵直结束时肌动蛋白和肌球蛋白结合解离,这是可能造成罗非鱼片冷藏第 2 天肌球蛋白含量明显上升的原因<sup>[37]</sup>。因此水产品品质下降的重要原因是由于肌球蛋白重链和肌球蛋白轻链的解离和降解导致其结构破坏,而肌动球蛋白在水产品贮藏的初期对蛋白质降解起到一定贡献<sup>[16,38]</sup>。随后微生物利用氨基酸、含氮化合物分解成组胺、三甲胺、硫化氢、吲哚等与腐臭味气体有关的小分子物质<sup>[39]</sup>,但是在低温贮藏过程中,相比于内源性蛋白酶,微生物对蛋白质降解起次要作用<sup>[6]</sup>。

肌浆蛋白和肌基质蛋白分别占肌肉组织总蛋白的 30% 左右<sup>[16]</sup>和 7% 左右<sup>[8]</sup>,肌浆蛋白由糖酵解反应和氧化还原反应相关的水溶性蛋白质构成,李雪鹏等<sup>[40]</sup>通过 SDS-PAGE 法探究对虾在冷藏过程中肌浆蛋白的降解时,发现随着冷藏时间的延长,肌浆蛋白含量无明显变化。肌基质蛋白主要构成结缔组织,其中最重要的为胶原蛋白,胶原蛋白的含量与水产品的品质有一定关系<sup>[41]</sup>,肌基质蛋白在贮藏过程中相比肌原纤维蛋白和肌浆蛋白变化程度最小<sup>[42]</sup>。目前对肌基质蛋白的降解产物及变化规律的研究相对较少,有待进一步研究。

肌联蛋白是骨骼肌纤维中第三丰富的蛋白质,它的分子量为 2 800 kD,约占肌节的 50%,肌联蛋白源自 M 线,并沿肌球蛋白纤维伸展,通过肌节的 A 带,最后到达 Z 线。肌联蛋白是高度弹性的分子(伸展时比原长度多出 3 μm),因此在肌收缩和舒张时保持肌球蛋白纤维位于肌节的中心。伴肌动蛋白是存在于肌节中的另一种大分子量蛋白质(800 kD),伴肌动蛋白形成非弹性纤维,具有多个重复的肌动蛋白结合结构域,并且从 Z 线开始,沿细肌丝向中心区伸展<sup>[43-44]</sup>。肌联蛋白和伴肌动蛋白的降解将导致组织汁液流失增加<sup>[45]</sup>。

## 3 水产品贮藏过程中蛋白质降解的防控措施

### 3.1 超高压处理

超高压处理技术是当今热门的非热处理技术。它采用纯物理的冷加工方法,加工方法简单快捷。通过在常温或低温下使酶和微生物失活来保证水产品贮藏过程中的品质,保持了水产品原始的营养<sup>[46]</sup>。酶在物理或化学作用下其特定的活性位点会遭到破坏,因生物活性丧失而

失去催化能力,Karel等<sup>[47]</sup>研究指出超高压技术处理不会破坏蛋白质的一级结构,但会影响蛋白质二级结构的共价稳定性,压力达到200 MPa时会影响蛋白质三级结构,压力达到150 MPa时会影响蛋白质四级结构。Serment-Moreno等<sup>[48]</sup>发现水产品在经过超高压技术处理时,压力较低时反而会激活酶的催化能力。夏远景等<sup>[49]</sup>利用超高压技术探究刺身自溶酶活性时,利用压力来调控有益酶的活性,对优化海参超高压钝酶工艺具有一定的参考价值。周敏<sup>[50]</sup>研究表明超高压处理可造成副溶血性弧菌细胞内蛋白质变性,从而导致细胞死亡。超高压技术是当前水产品贮藏保鲜的热门技术,对水产品灭菌、钝化内源酶活性有好的效果,市场前景广阔,但我国超高压处理技术仍处于起步阶段,由于设备成分昂贵、耗能大、压力控制困难种种因素,目前仅停留在实验室理论试验阶段,并没有投入到市场中。随着科研的深入,相信超高压处理技术在不久的将来就会运用到实践中。

**3.2 天然保鲜剂** 近年来,天然保鲜剂被越来越多的科研人员所关注,它在水产品贮藏时的保鲜问题有很大的优势,天然保鲜剂价格低廉、来源广泛、安全性高,符合广大消费者的喜爱<sup>[51]</sup>。国内关于天然保鲜剂壳聚糖、大蒜素、儿茶素、柠檬酸应用于水产品贮藏的报道非常多,它们不仅能抑制内源性蛋白酶的活性还具有广谱抑菌性。蒋晓庆<sup>[52]</sup>利用儿茶素处理草鱼,有效抑制了贮藏过程中胶原蛋白酶的活性,防止胶原蛋白降解,并呈现较好质构状态。葛黎红<sup>[16]</sup>利用大蒜素处理草鱼片,可以有效抑制溶酶体组织蛋白酶B、L和钙激活蛋白酶活性,抑制了蛋白质的降解。沈秋霞等<sup>[53]</sup>利用响应面设计探索壳聚糖、茶多酚、柠檬汁组合优化最佳复合比对虹鱼片的保鲜效果。Xu等<sup>[54]</sup>研究表明葱属植物的提取物对低温贮藏过程中草鱼鱼片内的溶酶体组织蛋白酶B和L具有明显的抑制作用,但是葱属植物的提取物对鱼片软化的抑制机理有待进一步研究。因大分子量天然保鲜剂难以深入到组织内部,对水产品整体的保鲜效果不理想,所以目前需要研发广谱的低分子量的天然保鲜剂。

**3.3 微冷技术** 微冷技术是将水产品贮藏温度设置在稍低于初始冻结点以下的一种低温轻度、部分冻结保鲜技术,其包含冰盐微冻、冷却微冻及低温盐水微冻法<sup>[55]</sup>。微冷冻技术通过利用低温抑制微生物生长繁殖、钝化内源性蛋白酶活性来延长水产品贮藏期。Kaale等<sup>[56]</sup>研究发现微冷技术与传统冷冻技术相比较,水产品的贮藏期平均可以提升3倍左右,并且水产品的质构条件优于传统冷冻技术。据报道,利用鳕鱼肉研究微冻贮藏过程品质变化时,微冻技术可以显著抑制微生物生长繁殖以及内源性蛋白酶活性<sup>[57-58]</sup>。Banerjee等<sup>[59]</sup>研究指出微冷技术是一种很有吸引力的水产品贮藏保鲜技术,微冷技术具有保鲜、保质和延长贮存期的优点,它相对于传统冷冻技术有更低的能量需求,并指出目前微冷技术处于起步阶段,对微冷技术的认知度低,为充分发挥其优势,应该努力发展自动化加工并建立水产品生化和感官质量与冰晶生长的关系。

**3.4 电子束辐照技术** 电子束辐照技术作为新兴的食品冷

杀菌技术,利用钴-60和铯-137等放射源产生电离辐射与水产品发生物理化学变化,致使蛋白质的化学作用力、生化特性发生改变以抑制各类蛋白质降解酶和微生物对水产品的降解<sup>[60-62]</sup>。Yang等<sup>[63]</sup>研究表明与对照组相比,利用10 MeV电子束辐照大西洋鲑鱼片,贮藏期间微生物菌落总数显著下降,抑制了组织蛋白酶B和L的活性,贮藏9 d时肌球蛋白重链含量仅略有下降。Lin等<sup>[64]</sup>研究发现在一定剂量的辐照下还可以直接引起肌原纤维的降解。电子束辐照还可能引起自由基生成速度的增加,促进自由基链式反应,从而导致蛋白质和脂肪的氧化<sup>[65]</sup>。另外,国际公认食品接受的有效吸收剂量最高不能超过10 kGy<sup>[66]</sup>。因此在安全性的考虑下,需要针对不同种类的水产品选择合适的吸收剂量以求获得最好的贮藏效果。国内外对于电子束辐照技术褒贬不一,因其技术参数尚不完善,目前电子束辐照技术还并没有广泛应用于食品加工过程中,有待进一步的开发利用。

#### 4 结论及展望

水产品贮藏过程中蛋白质变化的机制错综复杂,蛋白质氧化和蛋白质降解之间的关联有待进一步研究,基于双向电泳技术和质谱对蛋白质结构和功能的研究是蛋白质组学技术的重要发展方向,主要目标是将蛋白质组学技术应用于水产品贮藏过程中肉质变化中蛋白质的作用机制,从基因水平来分析与水产品品质变化方面的问题<sup>[67]</sup>,此类研究处于起步阶段,报道数量逐年增加。同时各类新技术应用于蛋白质降解的防控,为延长水产品贮藏期、提升水产品质量作出突出贡献,但因技术手段有限,新型技术存在一定的缺陷,未来可进一步利用蛋白质组学技术去深入探究水产品贮藏过程中蛋白质降解的分子机制,为创新及改进更多的防控措施,挽回经济损失作出贡献。

#### 参考文献

- [1] 农业农村部渔业渔政管理局,全国水产技术推广总站,中国水产学会. 2019 中国渔业统计年鉴[M].北京:中国农业出版社,2019:1.
- [2] LI J R, LU H X, ZHU J L, et al. Aquatic products processing industry in China: Challenges and outlook [J]. Trends in food science & technology, 2009, 20(2): 73-77.
- [3] 励建荣. 生鲜食品保鲜技术研究进展[J]. 中国食品学报, 2010, 10(3): 1-12.
- [4] SUBBAIAH K, MAJUMDAR R K, CHOUDHURY J, et al. Protein degradation and instrumental textural changes in fresh Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) during frozen storage [J]. Journal of food processing and preservation, 2015, 39(6): 2206-2214.
- [5] 吴燕燕, 曹松敏, 魏涯, 等. 腌制鱼类中内源性酶类对制品品质影响的研究进展[J]. 食品工业科技, 2016, 37(8): 358-363.
- [6] GE L H, XU Y S, XIA W S, et al. Differential role of endogenous cathepsin and microorganism in texture softening of ice-stored grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) filets [J]. Journal of the science of food and agriculture, 2016, 96(9): 3233-3239.
- [7] 魏世娜, 秦启伟. 鱼类溶菌酶和组织蛋白酶研究进展[J]. 广西科学, 2018, 25(1): 32-35.
- [8] 李学鹏, 陈杨, 王金厢, 等. 水产品贮藏过程中肌肉蛋白质降解规律的研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2015, 6(12): 4844-4850.
- [9] NIELSEN L B, NIELSEN H H. Purification and characterization of cathepsin D from herring muscle (*Clupea harengus*) [J]. Comp Biochem Phys, Part B, 2001, 128: 351-363.
- [10] WANG P A, STENVIK J, LARSEN R, et al. Cathepsin D from Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) liver. Isolation and comparative studies [J]. Comparative biochemistry and physiology part B: Biochemistry and molecular biology, 2007, 147(3): 504-511.
- [11] 郭晓坤. 刺参肠组织蛋白酶D和分离蛋白的提取及特性研究[D]. 大

- 连:大连工业大学,2018.
- [12] VENUGOPAL A, KUMAR N S. Biochemical characterization of cathepsin D from the mussel *Lamellidens corrianus* [J]. Comparative biochemistry & physiology part B: Biochemistry & molecular biology, 2014, 169(1): 25-30.
- [13] 曹松敏. 蓝圆鲹腌干过程中内源性酶类与品质变化的关系研究[D]. 上海:上海海洋大学,2017.
- [14] 沈妮. 带鱼低温贮藏蛋白氧化、组织蛋白酶活性及鱼肉质地的变化规律[D]. 杭州:浙江大学,2019.
- [15] HAGEN O, SOLBERG C, JOHNSTON I A. Activity of aspartate (cathepsin D), cysteine proteases (cathepsins B, B + L, and H), and matrix metalloproteinase (collagenase) and their influence on protein and water-holding capacity of muscle in commercially farmed atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) [J]. Journal of agricultural and food chemistry, 2008, 56(14): 5953-5959.
- [16] 葛黎红. 内源蛋白酶在低温保鲜草鱼肌质劣化中的作用与控制研究[D]. 无锡:江南大学,2017.
- [17] 黄韬, 熊汉国. 钙激活酶对肉嫩度的影响[J]. 肉类研究, 2010(5): 47-50.
- [18] KAWASAKI H, IMAJOH S, KAWASHIMA S, et al. The small subunits of calcium dependent proteases with different calcium sensitivities are identical [J]. Journal of biochemistry, 1986, 99(5): 1525-1532.
- [19] HUFF-LONERGAN E, LONERGAN S M. Postmortem mechanisms of meat tenderization [M] // XIONG Y L, HO C T, SHAHIDI F. Quality attributes of muscle foods. New York: Springer, 1999.
- [20] AHMED Z, DONKOR O, STREET W A, et al. Calpains and cathepsins - induced myofibrillar changes in post-mortem fish: Impact on structural softening and release of bioactive peptides [J]. Trends in food science & technology, 2015, 45(1): 130-146.
- [21] TAYLOR R G, PAPA I, ASTIER C, et al. Fish muscle cytoskeleton integrity is not dependent on intact thin filaments [J]. Journal of muscle research and cell motility, 1997, 18(3): 285-294.
- [22] LADRAT C, VERREZ-BAGNIS V, NOËL J, et al. In vitro proteolysis of myofibrillar and sarcoplasmic proteins of white muscle of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.): Effects of cathepsins B, D and L [J]. Food chemistry, 2003, 81(4): 517-525.
- [23] 王诚. 胶原蛋白酶在鲤鱼肌肉软化过程中的作用及机理研究[D]. 厦门:集美大学,2013.
- [24] XU C, WANG C, CAI C F, et al. Matrix metalloproteinase 2 (MMP-2) plays a critical role in the softening of common carp muscle during chilled storage by degradation of type I and V collagens [J]. Journal of agricultural and food chemistry, 2015, 63(51): 10948-10956.
- [25] 颜龙杰. 刺参 (*Stichopus japonicus*) 胶原蛋白及自溶相关蛋白酶的研究[D]. 厦门:集美大学,2019.
- [26] WU J L, LU B J, DU M H, et al. Purification and characterization of gelatinase-like proteinases from the dark muscle of common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. Journal of agricultural and food chemistry, 2008, 56(6): 2216-2222.
- [27] PEARCE K L, ROSENVOLD K, ANDERSEN H J, et al. Water distribution and mobility in meat during the conversion of muscle to meat and ageing and the impacts on fresh meat quality attributes - A review [J]. Meat science, 2011, 89(2): 111-124.
- [28] AL-OMIRAH H F. Proteolytic degradation products as indicators of quality in meat and fish [D]. Montreal: McGill University, 1996.
- [29] VIEIRA C, DIAZ M T, MARTINEZ B, et al. Effect of frozen storage conditions (temperature and length of storage) on microbiological and sensory quality of rustic crossbred beef at different states of ageing [J]. Meat science, 2009, 83(3): 398-404.
- [30] LAWSON M A. The role of integrin degradation in post-mortem drip loss in pork [J]. Meat science, 2004, 68(4): 559-566.
- [31] LAWRIE R A, LEDWARD D A. Lawrie's meat science [M]. 6th ed. Lancaster, PA: Technomic Publishing Inc, 1998: 1-336.
- [32] LEYGONIE C, BRITZ T J, HOFFMAN L C. Oxidative stability of previously frozen ostrich *M. iliofibularis* packaged under different modified atmosphere conditions [J]. International journal of food science & technology, 2011, 46(6): 1171-1178.
- [33] SUNGRI-IN R, BENJAKUL S, KIJROONGROJANA K. Pink discoloration and quality changes of squid (*Loligo formosana*) during iced storage [J]. LWT-Food Science and Technology, 2011, 44(1): 206-213.
- [34] 郑红. 货架期冷藏过程中鲢鱼肉质变化规律及其机理研究[D]. 重庆:西南大学,2018.
- [35] 王佳佳, 李健, 葛倩倩, 等. 脊尾白虾肌球蛋白重链和肌球蛋白轻链基因的克隆与表达分析 [J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2019, 49(1): 16-27.
- [36] 孙蕾蕾, 黄卉, 李来好, 等. 冰藏罗非鱼片能量代谢酶与品质的相关性分析 [J]. 食品工业科技, 2015, 36(11): 70-74.
- [37] 李胜杰, 徐幸莲, 周光宏. 宰后肌球蛋白解离对肉品嫩度的影响研究进展 [J]. 食品科学, 2010, 31(21): 442-445.
- [38] 李向红, 王发祥, 张付兰, 等. 冷藏过程中草鱼肌原纤维蛋白结构的变化 [J]. 食品与发酵工业, 2015, 41(10): 177-181.
- [39] GRAM L, HUSS H H. Microbiological spoilage of fish and fish products [J]. International journal of food microbiology, 1996, 33(1): 121-137.
- [40] 李学鹏, 李聪, 王金顺, 等. 中国对虾冷藏过程中肌肉蛋白质的降解规律 [J]. 中国食品学报, 2015, 15(6): 59-68.
- [41] SATO K, ANDO M, KUBOTA S, et al. Involvement of type V collagen in softening of fish muscle during short-term chilled storage [J]. J Agric Food Chem, 1997, 45(2): 343-348.
- [42] 于亚文, 朱新荣, 邱恒恒, 等. 冻藏条件下高白鲑肌肉蛋白质的生化特性 [J]. 食品科技, 2017, 42(11): 157-162.
- [43] 吴霜, 陈韬, 刘劭, 等. 猪宰后正常肉与 PSE 肉中肌联蛋白和伴肌动蛋白变化 [J]. 食品工业, 2015, 36(10): 187-192.
- [44] 杞斯卡娜, 郑伟, 陈韬, 等. 骨架蛋白肌联蛋白、伴肌动蛋白、组蛋白的降解对冷却猪肉持水性的影响 [J]. 肉类研究, 2013, 27(3): 42-45.
- [45] FAROUK M M, WU G, KRISINIC G. The "sponge effect" hypothesis: An alternative associated proteins; The third myofibrillar system of the sarcoplasm [J]. Advances in protein chemistry, 2005, 71: 89-119.
- [46] 曹妍妍, 杨傅佳, 吴靖娜, 等. 超高压技术在水产品贮藏加工应用中的研究进展 [J]. 食品安全质量检测学报, 2019, 10(18): 6143-6148.
- [47] KAREL M, FENNEMA O R, LUND D B. Principles of food science. Part II. Physical principles of food preservation [M]. New York: Marcel Dekker, 1975.
- [48] SERMENT-MORENO V, BARBOSA-CÁNOVAS G, TORRES J A, et al. High-pressure processing: Kinetic models for microbial and enzyme inactivation [J]. Food Eng Rev, 2014, 6(3): 56-88.
- [49] 夏远景, 刘志军, 李宁, 等. 超高压处理对海参自溶酶活性影响的研究 [J]. 高压物理学报, 2009, 23(5): 377-383.
- [50] 周敏. 超高压处理对水产品源副溶血性弧菌及其耐压菌株的影响 [D]. 杭州:浙江工商大学,2017.
- [51] 李柳冰, 刘巧瑜, 陈海光, 等. 天然保鲜剂的研究进展 [J]. 广州化工, 2018, 46(15): 32-34.
- [52] 蒋晓庆. 草鱼鱼片低温贮藏过程中胶原变化及品质控制研究 [D]. 无锡:江南大学,2016.
- [53] 沈秋霞, 李明元, 朱克永, 等. 3 种保鲜剂及其复配对虹鳟鱼片冷藏品质的影响 [J]. 食品与机械, 2019, 35(11): 145-151.
- [54] XU Y S, GE L H, JIANG X Q, et al. Inhibitory effect of aqueous extract of *Allium* species on endogenous cathepsin activities and textural deterioration of ice-stored grass carp fillets [J]. Food and bioprocess technology, 2015, 8(10): 2171-2175.
- [55] 吴锁连, 康怀彬, 李冬姣. 微冻技术在水产品保鲜中的研究进展 [J]. 农产品加工, 2019(18): 81-84.
- [56] KAALE L D, EIKEVIK T M, RUSTAD T, et al. Superchilling of food: A review [J]. Journal of food engineering, 2011, 107(2): 141-146.
- [57] 陈依萍, 崔文莹, 高瑞昌, 等. 冷藏与微冻贮藏过程中鲟鱼肉品质变化 [J]. 渔业科学进展, 2020, 41(1): 178-186.
- [58] 杨胜平. 带鱼生物保鲜剂及气调包装保鲜技术的研究 [D]. 上海:上海海洋大学,2010.
- [59] BANERJEE R, MAHESWARAPPA N B. Superchilling of muscle foods: Potential alternative for chilling and freezing [J]. Critical reviews in food science and nutrition, 2019, 59(8): 1256-1263.
- [60] 罗华彬, 林露, 高星, 等. 电子束辐照对带鱼鱼糜内源性蛋白酶活性及其构象单元的影响 [J]. 食品科学, 2019, 40(9): 23-28.
- [61] 张晗, 吕鸣春, 梅卡琳, 等. 电子束辐照对鲟鱼肉杀菌保鲜效果及品质的影响 [J]. 食品科学, 2018, 39(21): 66-71.
- [62] 张晗, 高星, 宣仕芬, 等. 电子束辐照对鲟鱼肉肌原纤维蛋白生化特性及其构象的影响 [J]. 食品科学, 2019, 40(13): 81-86.
- [63] YANG Z, WANG H Y, WANG W, et al. Effect of 10MeV E-beam irradiation combined with vacuum-packaging on the shelf life of Atlantic salmon fillets during storage at 4°C [J]. Food chemistry, 2014, 145: 535-541.
- [64] LIN X P, YANG W G, XU D L, et al. Improving gel properties of haitrail surimi by electron irradiation [J]. Radiation physics and chemistry, 2015, 110: 1-5.
- [65] 陈茜茜, 黄明, 邹玉峰, 等. 辐照和反复冻融对牛肉蛋白质氧化及食品品质的影响 [J]. 食品科学, 2014, 35(19): 1-5.
- [66] 李斌, 杨秦, 肖洪, 等. 辐照对食品品质的影响及辐照食品的研究进展 [J]. 粮食与油脂, 2019, 32(4): 4-6.
- [67] 王琨. 蛋白质组学在鱼肉品质研究中的应用 [J]. 饲料博览, 2019(5): 10-13.