

不同月龄和部位羊肉中一磷酸腺苷激活蛋白激酶活性与肉品质的关系

宋晓彬¹, 袁倩¹, 刘树军², 靳焱^{1,*}

(1. 内蒙古农业大学食品科学与工程学院, 内蒙古 呼和浩特 010018;

2. 乌拉特中旗农区畜牧业专项推进办公室, 内蒙古 巴彦淖尔 015300)

摘要: 选取巴美肉羊5、6、8月龄和12月龄不同部位的骨骼肌, 分别测定并比较它们的一磷酸腺苷激活蛋白激酶(AMP-activated protein kinase, AMPK)活性、糖酵解指标和肉质指标, 以探讨AMPK与宰后肌肉品质的相关性。结果表明: AMPK活性随着月龄的增加呈下降的趋势($P < 0.05$), 背最长肌的AMPK活性显著高于股二头肌和臂三头肌($P < 0.05$); AMPK活性与肌糖原含量、乳酸含量和己糖激酶活性呈极显著正相关($P < 0.01$), 与 b^* 值呈显著负相关($P < 0.05$), 与 L^* 值、 a^* 值、剪切力和熟肉率呈负相关($P < 0.05$)。提示AMPK活性与肌糖原、己糖激酶、乳酸、肉的色泽、剪切力和熟肉率具有相关性, AMPK可能通过调节糖酵解进程进而影响肉品质。

关键词: 一磷酸腺苷激活蛋白激酶; 糖酵解; 肉品质

Correlation between AMPK Activity and Meat Quality of Lamb Meat for Different Ages and Parts

SONG Xiao-bin¹, YUAN Qian¹, LIU Shu-jun², JIN Ye^{1,*}

(1. College of Food Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010018, China;

2. Animal Husbandry Special-Purpose Facilitation Office of Wulate Middle Banner, Bayannur 015300, China)

Abstract: AMP-activated protein kinase (AMPK), glycolysis indexes and meat quality indexes were measured on different skeletal muscles of Bamei lambs slaughtered at 5, 6, 8 and 12 months of age. Based on these measurements, we studied the correlation between AMP-activated protein kinase (AMPK) activity and meat quality. The results showed that the AMPK activity displayed a significantly decreasing tendency with increasing age ($P < 0.05$) and was significantly higher in *longissimus dorsi* than in *biceps femoris* and *triceps brachii* ($P < 0.05$). AMPK activity had a highly significant positive correlation with muscle glycogen content, lactic acid (LD) content and hexokinase activity ($P < 0.01$), but had a significant negative correlation with b^* value ($P < 0.05$) and a negative correlation with L^* value, a^* value, shearing force and cooked meat yield ($P > 0.05$). Therefore, AMPK activity has correlations with meat quality indexes, including muscle glycogen content, hexokinase, lactic acid content, meat color, shearing force and cooked meat yield, and AMPK may improve meat quality by regulating glycolysis.

Key words: AMP-activated protein kinase (AMPK); glycolysis; meat quality

中图分类号: TS201.2

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630 (2014) 11-0017-04

doi:10.7506/spkx1002-6630-201411004

腺苷激活蛋白激酶(AMP-activated protein kinase, AMPK)于1973年首次被Beg等^[1]发现。随后的研究表明, 这种酶的活性受一磷酸腺苷(adenosine monophosphate, AMP)的调控, 因此, 1988年此酶被命名为AMPK。AMPK是由3种亚基(α 、 β 和 γ)构成的异源三聚体^[2], α 为催化亚基, β 和 γ 为调节亚基^[3], 12种亚型组合分布于身体各处, 广泛存在于真核生物体内。

AMPK活性受到体内AMP/ATP比值调控, 体内多种因素可激活AMPK, 如缺血缺氧、葡萄糖缺乏、饥饿、电刺激和热应激。AMPK能感知细胞能量状态, 通过调节细胞中多种物质代谢环节来维持能量供求平衡^[4]。AMPK对动物营养代谢具有调控作用^[5], AMPK可以调节机体的糖代谢, 包括以下几个方面: 1) AMPK活化后可磷酸化糖酵解过程的关键酶(己糖激酶、磷酸果糖激酶

收稿日期: 2013-07-30

基金项目: 国家自然科学基金地区科学基金项目(31160330)

作者简介: 宋晓彬(1988—), 女, 硕士研究生, 研究方向为食品科学。E-mail: songxiaobin1988717@126.com

*通信作者: 靳焱(1964—), 男, 教授, 博士, 研究方向为畜产品加工。E-mail: jinyeyc@sohu.com

和丙酮酸激酶), 提高它们的活性, 促进糖酵解^[6-8], 甚至AMPK可通过增强糖酵解关键酶的基因表达发挥作用^[9], 2) AMPK可以促进葡萄糖的吸收^[10], 3) AMPK可能通过调节糖原合成酶和糖原磷酸化酶的活性来调节糖原的合成和分解^[11]。AMPK广泛介入机体主要糖脂代谢组织的代谢调控过程, 调节胰岛 β 细胞胰岛素分泌, 调节肝脏、脂肪和肌肉的糖脂代谢^[12]。

宰后肌肉品质一直是肉类研究领域关注的重要问题, 受到多种因素的影响, 其中pH值的变化速度和幅度是影响肉品品质(风味、色泽、嫩度、系水力等)的主要因素^[13]。而宰后pH值下降的主要原因是肌肉糖酵解, 因此推测与糖酵解相关的AMPK可以影响肉品质。

本实验以宰后新鲜羊肉为原料, 研究探讨宰后动物肌肉中AMPK活性、糖酵解指标和肉质指标之间的相关关系, 作为进一步研究AMPK改善肉质机理的基础。

1 材料与方法

1.1 材料

选取来自内蒙古巴彦淖尔市乌拉特中期农区畜牧业专项推进办公室巴美肉羊育种园区的5、6、8月龄和12月龄巴美羊各5只, 屠宰放血后, 取股二头肌、背最长肌和臂三头肌, 切成小块, 投入液氮, 置于-80℃冰箱中待测。

1.2 试剂与仪器

二硫苏糖醇(DL-dithiothreitol, DTT) 德国Merck公司; D-甘露醇、Tris-HCl、EGTA 美国Amresco公司; 其他试剂均为分析纯; 绵羊AMPK酶联免疫吸附测定试剂盒 武汉新启迪生物科技有限公司; 肌/肝糖原测定试剂盒、乳酸测定试剂盒、己糖激酶(hexokinase, HK)测定试剂盒、考马斯亮蓝蛋白测定试剂盒 南京建成生物工程研究所。

ELX800型酶标仪 美国Bio-Tek Instruments公司; TU 1810紫外-可见分光光度计 北京普析通用仪器有限责任公司; H2500R-2高速冷冻离心机 长沙湘仪离心机仪器有限公司; TC-P2A全自动测色色差仪 北京奥依克光电仪器有限公司; CLM-3型嫩度仪 东北农业大学工程学院。

1.3 方法

参照Underwood等^[14]的方法提取AMPK; 参照试剂盒说明测定并计算AMPK活性、肌糖原、乳酸、己糖激酶和匀浆蛋白质含量。

pH值测定: 在屠宰后45 min内, 用pH-STAR型胴体直测式pH计测定屠宰羊的股二头肌、背最长肌和臂三头肌肌肉pH值, 计作pH₁。屠宰后24 h再次测定pH值, 计作pH₂₄。

色泽测定: 选取3 cm×3 cm×1 cm的股二头肌、背最长肌和臂三头肌, 在屠宰后1~2 h内测定样品肉颜色, 用亮度(L*)、红度(a*)和黄度(b*)表示。L*值越大, 色泽越白; a>0表示红色程度, a*<0表示绿色程度; b*>0表示黄色程度, b*<0表示蓝色程度。

嫩度测定: 取羔羊股二头肌、背最长肌和臂三头肌测定剪切力。将肉样切成2.5 cm×3 cm×5 cm大小的肉块, 密封后放入75℃水浴锅中煮45 min, 取出肉块, 室温下待肉块变凉后顺着肌纤维方向将肉切成3 cm×1 cm×1 cm的条状, 再于嫩度仪上测量。

熟肉率测定: 在屠宰后12 h内测定, 选取股二头肌、背最长肌和臂三头肌, 剥离外膜及附着的脂肪后, 称取30~50 g, 沸水煮45 min后取出, 室温下冷却30 min后称质量。

$$\text{熟肉率}/\% = \text{煮后肉样质量} / \text{煮前肉样质量} \times 100$$

1.4 数据处理

用SAS9.0软件进行统计分析, 数据处理用Proc AVONA分析。平均值的差异用Duncan's检验来比较。所有数据用 $\bar{x} \pm s$ 表示。

2 结果与分析

2.1 AMPK活性

表1 不同月龄和部位肌肉AMPK活性($\bar{x} \pm s$, n=5)

Table 1 AMPK activities of different skeletal muscles at different months of age ($\bar{x} \pm s$, n=5)

月龄	股二头肌	背最长肌	臂三头肌	不同部位AMPK活性平均值
5	7.544±0.853	8.709±0.474	6.743±0.474	7.665±1.017 ^B
6	4.663±0.75	6.338±1.454	4.889±1.398	5.297±1.384 ^C
8	11.318±0.825	11.660±2.832	10.769±1.413	11.249±1.789 ^A
12	3.224±1.895	4.559±1.673	2.480±1.079	3.421±1.718 ^D
不同月龄AMPK活性平均值	6.687±3.353 ^B	7.816±3.199 ^A	6.220±3.284 ^B	

注: 大写字母不同表示不同月龄 AMPK 活性平均值差异显著($P < 0.05$); 小写字母不同表示不同部位 AMPK 活性平均值差异显著($P < 0.05$)。下同。

由表1可知, 不同月龄骨骼肌肌肉中AMPK活性不同, 同一月龄不同部位AMPK活性存在较大差异($P < 0.05$), AMPK活性整体呈下降的趋势, 而Reznick等^[15]研究发现给活体老鼠注射AMPK激活剂, 28月龄鼠的AMPK- α_2 活性小于3月龄鼠, 与本研究结果一致。8月龄的AMPK活性显著高于其他月龄, 原因可能是肉羊宰前强烈的应激反应导致能量状态改变迅速激活AMPK。同一部位不同月龄羊肉中AMPK活性不同, 背最长肌大于股二头肌和臂三头肌; 按月龄加和平均后, 同一部位不同月龄平均值背最长肌的AMPK活性显著大于股二头肌和臂三头肌($P < 0.05$)。

2.2 糖酵解指标

表2 不同月龄和部位的肌肉的糖酵解指标 ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)
Table 2 Glycolysis indices of different skeletal muscles at different months of age ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)

糖酵解指标	月龄	股二头肌	背最长肌	臂三头肌	不同部位平均值
糖原含量/ (mg/g)	5	7.429±0.996 ^a	6.423±0.505 ^a	2.980±1.394 ^a	5.324±2.337 ^a
	6	3.783±2.078 ^b	6.705±1.971 ^a	4.354±1.640 ^{ab}	4.947±2.197 ^a
	8	3.964±2.579	6.689±3.751	4.163±2.524	4.939±3.011 ^a
	12	0.851±0.362 ^b	4.245±2.034 ^a	1.403±0.843 ^b	2.166±1.947 ^b
	不同月龄平均值	3.819±2.838 ^b	5.928±2.437 ^a	3.175±1.933 ^b	1.125±0.269 ^b
乳酸含量/ (mmol/g pro)	5	1.012±0.232	1.316±0.209	1.048±0.295	1.125±0.269 ^b
	6	1.152±0.410	1.383±0.481	1.133±0.396	1.223±0.415 ^b
	8	1.690±0.314	1.669±0.174	1.688±0.185	1.682±0.216 ^a
	12	1.905±0.453	2.127±0.772	1.418±0.332	1.817±0.595 ^a
	不同月龄平均值	1.440±0.504 ^{ab}	1.624±0.545 ^a	1.322±0.385 ^b	1.125±0.269 ^b
己糖激酶活性/ (U/g pro)	5	46.796±14.690	53.450±14.467	55.010±14.424	51.752±13.946 ^a
	6	27.861±13.773	38.611±12.780	42.812±12.676	36.428±13.757 ^{BC}
	8	48.718±21.061	43.840±15.922	47.548±17.505	46.481±16.642 ^{AB}
	12	40.369±6.474 ^a	25.382±3.841 ^b	35.622±14.515 ^{ab}	33.791±10.876 ^C
	不同月龄平均值	40.526±15.612	40.321±15.589	45.127±15.325	33.791±10.876 ^C

表3 不同月龄和部位肌肉的pH值 ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)
Table 3 pH values of different skeletal muscles at different months of age ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)

指标	月龄	股二头肌	背最长肌	臂三头肌	不同部位平均值
pH _i	5	6.574±0.120	6.602±0.224	6.792±0.212	6.656±0.203 ^{AB}
	6	6.730±0.225	6.454±0.107	6.464±0.298	6.549±0.246 ^{BC}
	8	6.874±0.515	6.830±0.269	6.742±0.508	6.815±0.416 ^A
	12	6.362±0.202	6.416±0.183	6.370±0.359	6.382±0.242 ^C
	不同月龄平均值	6.635±0.341	6.575±0.251	6.592±0.378	6.635±0.341
pH ₂₄	5	5.864±0.158	5.788±0.162	5.998±0.419	5.883±0.270 ^{AB}
	6	5.868±0.140	5.806±0.148	5.872±0.086	5.848±0.122 ^{AB}
	8	5.656±0.205	5.762±0.240	5.918±0.306	5.778±0.260 ^B
	12	5.828±0.143 ^b	5.810±0.323 ^b	6.366±0.355 ^a	6.001±0.378 ^A
	不同月龄平均值	5.804±0.175 ^a	5.791±0.211 ^b	6.038±0.353 ^a	6.038±0.353 ^a

由表2、3可知, 同月龄不同部位糖原含量随着月龄的增加而下降; 乳酸含量随着月龄的增加而增加; 己糖激酶活性随月龄的增加呈下降趋势; pH值下降幅度随着月龄的增加呈下降趋势。董武子等^[16]研究发现鸵鸟机体中的乳酸脱氢酶活性在3月龄和4月龄时最高, 其他月龄逐渐降低, 这就说明动物肌肉中酶活性随年龄呈线性变化趋势, 在适龄达到最高, 其他月龄动物机体代谢率下降, 酶活性逐渐降低。实验中8月龄羊的己糖激酶活性高于12月龄羊, 可能是8月龄羊的机体代谢率高于12月龄羊, 此外, 运动有利于提高酶活性, 8月龄羊宰前运动量大于12月龄羊也可能导致此结果产生。

同部位不同月龄, 背最长肌的糖原含量和乳酸含量普遍高于股二头肌和臂三头肌, 差异显著 ($P<0.05$); 己糖激酶活性无显著差异 ($P>0.05$); 各部位pH值下降幅度不同, 背最长肌和股二头肌的降幅较大, 臂三头肌的降幅最小。谢华等^[17]报道, 宰后猪肉0~24 h中, 背最长肌、股二头肌、肱二头肌和颈背肌的pH值下降幅度不

同。其中, 背最长肌的pH值下降幅度最大, 股二头肌下降幅度最小。

2.3 不同月龄不同部位肉质指标

表4 不同月龄和部位肌肉的剪切力 ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)
Table 4 Shearing force of different skeletal muscles at different months of age ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)

月龄	股二头肌	背最长肌	臂三头肌	不同部位剪切力平均值
5	49.960±13.391	48.876±11.803	62.446±15.840	53.760±14.260 ^B
6	61.422±12.395	57.374±10.651	56.922±18.065	58.572±13.188 ^{AB}
8	41.972±9.897	30.236±12.021	42.406±11.468	38.204±11.870 ^C
12	77.836±27.028	69.942±16.060	48.637±11.707	66.674±22.088 ^A
不同月龄剪切力平均值	57.797±20.873	51.607±18.902	52.811±15.645	52.811±15.645

表5 不同月龄和部位肌肉的色泽 ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)
Table 5 Color parameters of different skeletal muscles at different months of age ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)

指标	月龄	股二头肌	背最长肌	臂三头肌	不同部位平均值
L*	5	28.494±1.504	26.218±1.910	27.016±2.308	27.242±2.040 ^A
	6	27.216±3.854	27.180±5.951	29.066±4.810	27.820±4.669 ^A
	8	25.864±2.428	25.010±1.391	26.218±2.671	25.697±2.134 ^{AB}
	12	21.146±3.236 ^a	24.766±2.632 ^{ab}	28.092±2.006 ^c	24.668±3.839 ^B
	不同月龄平均值	25.680±3.895	25.793±3.329	27.598±3.092	25.680±3.895
a*	5	17.414±14.685	14.362±3.513	18.234±2.933	16.670±8.400
	6	17.936±5.154	13.340±3.624	16.858±3.022	16.044±4.252
	8	11.596±3.470	12.304±3.518	16.002±4.166	13.300±3.992
	12	18.044±7.762	11.790±3.501	15.982±4.104	15.272±5.725
	不同月龄平均值	16.247±8.594	12.949±3.402	16.769±3.438	16.247±8.594
b*	5	5.334±0.456 ^a	3.184±1.221 ^b	4.440±1.795 ^{ab}	4.319±1.496 ^A
	6	1.874±1.145	1.878±1.817	2.646±1.693	2.132±1.509 ^B
	8	2.996±0.981	2.848±0.501	4.446±2.179	3.430±1.503 ^A
	12	4.424±1.115	3.184±1.877	3.780±0.507	3.796±1.307 ^A
	不同月龄平均值	3.657±1.622 ^{ab}	2.773±1.451 ^b	3.828±1.704 ^a	3.657±1.622 ^{ab}

表6 不同月龄和部位肌肉的熟肉率 ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)
Table 6 Cooking yields of different skeletal muscles at different months of age ($\bar{x} \pm s$, $n=5$)

月龄	股二头肌	背最长肌	臂三头肌	不同部位熟肉率平均值
5	71.809±0.193	68.624±0.106	70.500±0.039	70.297±0.124
6	65.503±0.014	70.583±0.064	67.148±0.048	67.745±0.048
8	66.590±0.025 ^b	71.216±0.045 ^{ab}	75.019±0.086 ^a	70.941±0.064
12	71.853±0.058	68.760±0.038	74.911±0.064	71.841±0.057
不同月龄熟肉率平均值	69.120±0.100	69.754±0.064	72.235±0.067	69.120±0.100

由表4~6可知, 同月龄不同部位, 剪切力随着月龄的增加呈增加的趋势。8月龄羊的剪切力值低于其他月龄可能是由于肌肉中脂肪含量的影响。L*值随着月龄的增加呈递减趋势, a*值平均值随着月龄的增加呈递减的趋势, b*值随月龄的增加呈递增趋势。熟肉率平均值随着月龄的增加呈增加的趋势。张桂枝等^[18]研究发现槐山羊剪切力值随着月龄的增加而增加, 并说明年龄对羊肉嫩度的影响是通过可溶性胶原蛋白含量和肌纤维直径的粗细作用的。邱翔等^[19]研究发现都麻羊肉随着月龄的增加熟肉率极显著增加。

同部位不同月龄, 背最长肌的剪切力值较低, 嫩度

较好,股二头肌的剪切力值高,嫩度较差。曾勇庆等^[20]研究发现山羊肉不同部位间剪切力值背最长肌<股二头肌,这表明背最长肌较为细嫩,股二头肌较为粗老,本实验结果与曾勇庆等^[20]的研究结果一致。同种动物的不同部位肉嫩度的差异是由于肉块结缔组织含量不同造成的,前后腿结缔组织含量相对较多,腰背部结缔组织含量低,另一个原因是胴体冷却时每块肌肉承受的拉伸力的大小不同,腰背部肌肉块比腿部肌肉受到的拉伸力大,所以肉块较嫩^[21]。

同部位不同月龄,臂三头肌的 L^* 值、 a^* 值和 b^* 值均高于股二头肌和背最长肌。郑永静研究发现小尾寒羊不同部位间肉色,臂三头肌>股二头肌>背最长肌,并说明部位之间存在的差异,可能是因为经常运动的肌肉有氧呼吸占优势,肌红蛋白和血红蛋白含量较高所致^[22]。本实验中,运动量较大的臂三头肌肉色最亮最深,这一结果与郑永静^[22]的报道一致。

2.4 AMPK活性与糖酵解和肉质各项指标的相关性分析

表7 AMPK活性与糖酵解指标和肉质指标的相关性分析
Table 7 Correlation analysis between AMPK and either glycolysis indexes or meat quality indexes

指标	5月龄	6月龄	8月龄	12月龄
pH _i	0.050 33	0.180 08	0.185 44	-0.109 81
pH ₂₄	-0.012 30	-0.200 85	-0.338 17	-0.377 22
肌糖原含量	0.370 16	0.607 31*	0.136 83	0.674 25**
乳酸含量	0.783 17**	0.008 22	-0.214 77	0.047 05
己糖激酶活性	0.307 23	0.238 82	0.777 55**	-0.280 70
L^* 值	0.310 26	-0.419 39	-0.025 06	0.103 09
a^* 值	-0.460 06	-0.340 63	-0.452 63	-0.426 03
b^* 值	-0.228 65	-0.681 74*	-0.179 80	-0.359 21
剪切力	0.007 93	0.007 50	-0.401 39	-0.272 34
熟肉率	-0.148 52	0.355 20	-0.261 17	-0.418 12

注:*,显著相关($P < 0.05$);**,极显著相关($P < 0.01$)。

由表7可知,AMPK活性总体上与肌糖原含量呈正相关,特别是与6月龄羊的肌糖原含量呈显著正相关($P < 0.05$),与12月龄羊的肌糖原含量呈极显著正相关($P < 0.01$)。AMPK活性与5月龄羊的乳酸含量呈极显著正相关($P < 0.01$),与8月龄羊的己糖激酶活性呈极显著正相关($P < 0.01$)。AMPK活性与6月龄羊 b^* 值呈显著负相关($P < 0.05$)。

3 结论

不同月龄羊肉的AMPK活性和糖酵解指标有差异,同一月龄羊的不同部位间AMPK活性和糖酵解指标也不同,这些导致了不同月龄和部位间羊肉肉质的差异。AMPK活性与糖酵解指标和肉质指标均具有一定的相关性,我们知道糖酵解的程度会直接影响宰后肉的品质,因而推测AMPK可能通过调节宰后肌肉糖酵解进程进而影响肉品质,有待进一步实验研究证明。

参考文献:

- [1] KEMP B E, MITCHELHILL K I, STAPLETON D, et al. Dealing with energy demand: the AMP-activated protein kinase[J]. Trends in Biochemical Sciences, 1999, 24(1): 22-25
- [2] HARDIE D G. AMP-activated protein kinase: a key system mediating metabolic responses to exercise[J]. Medicine and Science in Sports and Exercise, 2004, 36(1): 28-34
- [3] SHEN Q W, MEANS W J, THOMPSON S A, et al. Pre-slaughter transport, AMP-activated protein kinase, glycolysis, and quality of pork loin[J]. Meat Science, 2006, 74(2): 388-395
- [4] 陈代文, 张克英. AMPK对动物营养代谢的调节作用[J]. 动物营养学报, 2002, 14(3): 1-6
- [5] 徐晶, 姜玉杰, 张桂山. AMPK对动物营养物质代谢调控的研究进展[J]. 中国饲料, 2011(21): 25-27.
- [6] OJUKA E O, NOLTE L A, HOLLOSZY J O. Increased expression of GLUT-4 and hexokinase in rat epitrochlearis muscles exposed to AICAR *in vitro*[J]. Journal of Applied Physiology, 2000, 88(3): 1072-1075.
- [7] MARSIN A S, BERTRAND L, RIDER M H, et al. Phosphorylation and activation of heart PFK-2 by AMPK has a role in the stimulation of glycolysis during ischaemia[J]. Current Biology, 2000, 10(20): 1247-1255.
- [8] FORETZ M, ANCELLIN N, ANDREELLI F, et al. Short-term overexpression of a constitutively active form of AMP-Activated protein kinase in the liver leads to mild hypoglycemia and fatty liver[J]. Diabetes, 2005, 54(5): 1331-1339.
- [9] 郭金玲, 李梦云, 刘延贺, 等. AMPK 对骨骼肌中糖代谢的调节作用及对肉质的影响[J]. 饲料工业, 2008, 29(10): 51-53.
- [10] MCGEE S L, HOWLETT K F, STARKIE R L, et al. Exercise increases nuclear AMPK alpha 2 in human skeletal muscle[J]. Diabetes, 2003, 52(4): 926-928.
- [11] CARLING D, HARDIE D G. The substrate and sequence specificity of the AMP-activated protein kinase. Phosphorylation of glycogen synthase and phosphorylase kinase[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1989, 1012(1): 81-86.
- [12] 杨航, 杨吉春, 管又飞. AMPK在机体糖脂代谢中的作用[J]. 生理科学进展, 2009, 40(3): 249-252.
- [13] 刘正远, 袁纁. 影响肉质的生物化学和组织学因素[J]. 饲料工业, 2005(11): 44-46.
- [14] UNDERWOOD K R, MEANS W J, ZHU M J. AMP-activated protein kinase is negatively associated with intramuscular fat content in longissimus dorsi muscle of beef cattle[J]. Meat Science, 2008, 79(2): 394-402.
- [15] REZNICK R M, ZONG H H, LI J, et al. Aging-associated reductions in AMP-activated protein kinase activity and mitochondrial biogenesis[J]. Cell Metabolism, 2007, 5(2): 151-156.
- [16] 董武子, 张彦明, 尹燕博, 等. 不同月龄鸵鸟主要血液生化参数测定[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2002, 30(1): 93-95.
- [17] 谢华, 张春晖, 王永林. 猪PSE肉的pH值判定及其与汁液流失关系的研究[J]. 肉类工业, 2006(10): 45-46.
- [18] 张桂枝, 李婉涛, 靳双星. 不同月龄的槐山羊屠宰性能及肉用品质比较[J]. 中国农学通报, 2007(7): 64-66.
- [19] 邱翔, 王杰, 黄艳玲, 等. 成都麻羊肉理化性状的研究[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(17): 7256-7259.
- [20] 曾勇庆, 孙玉民, 王慧, 等. 青山羊肉理化性状及其食用品质的研究[J]. 山东农业大学学报, 1999(4): 384-389.
- [21] 刘寿春, 钟赛意, 葛长荣. 肉品嫩化理论及嫩化方法的研究进展[J]. 肉类工业, 2005(10): 19-21.
- [22] 郑永静. 小尾寒羊肌肉组织学和理化性状的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2008.