

## 咸味感知机制与动物源性咸味肽研究进展

刘 强<sup>1,2</sup>, 刘海霞<sup>1,3</sup>, 陈 锐<sup>1,3</sup>, 王适雨<sup>1</sup>, 孙宇轩<sup>1,3</sup>, 王 敏<sup>1</sup>,  
盖圣美<sup>1</sup>, 韩天龙<sup>1,3\*</sup>, 刘登勇<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>渤海大学食品科学与工程学院 辽宁锦州 121013

<sup>2</sup>辽宁省肉类食品专业技术创新中心 辽宁锦州 121013

<sup>3</sup>辽宁喀左山猪科技小院 辽宁朝阳 122305)

**摘要** 味觉科学近年来备受关注,酸、甜、苦味的感知机制基本明确,然而咸味感知机制与咸味肽之间的关系目前还处于研究求证阶段。本综述旨在总结、探讨当前咸味感知研究领域中的最新进展。咸味是味觉中的一种基本品质,其感知机制涉及多个参与过程,包括咸味受体、信号传导通路和脑部神经网络。本文探讨咸味受体,如 ENaC、ASIC1、TRPV1 和 TMC4 受体及其在咸味感知中的作用;重点介绍动物源性咸味肽的呈味特性和制备鉴定技术;阐述咸味肽在食品工业领域的应用和挑战。这对于探讨咸味感知和咸味肽的作用机制,动物源性咸味肽的制备与工业化应用,探索咸味与健康之间的联系,推动食品减盐具有重要意义,为该领域的未来发展提供了见解。

**关键词** 咸味感知; ENaC; ASIC1; 通道机制; 动物源性咸味肽; 盐替代物

**文章编号** 1009-7848(2025)02-0492-15 **DOI:** 10.16429/j.1009-7848.2025.02.043

咸味作为人类的基本味觉之一,不仅能提高食品的美味,增加食欲,而且还是调制各种复合味的基础<sup>[1]</sup>。NaCl 是咸味产生的主要物质,其中钠离子是维持细胞内、外渗透压平衡的关键阳离子,对细胞膜稳定性和神经信号传导功能起重要作用,是机体不可或缺的物质。除了用作调味剂,盐在食品领域还广泛用于结构改良和防腐,显著提高食品的经济价值和感官风味。

味蕾是味觉感知的基本感觉单位,由味觉受体细胞和支持细胞组成,主要位于菌状乳头、轮廓乳头和叶状乳头中。典型的味蕾包括 50~100 个味觉受体细胞,用于感受酸、甜、苦、咸、鲜等味道<sup>[2]</sup>。研究发现,咸味感知主要与 I 型味觉感受细胞相关。咸味感知的过程是刺激物进入味蕾的味孔,与味觉感受细胞接触,并与相关的传导通道蛋白结合,导致细胞去极化,产生动作电位,释放神经递质并传递信号,最终通过中枢神经系统处理形成

反馈信息<sup>[3]</sup>。咸味的传导机制根据受体上皮钠通道(Epithelial sodium channel, ENaC)是否被阿米洛利(一种上皮细胞 Na<sup>+</sup>通道的抑制剂)阻断可分为阿米洛利敏感途径和阿米洛利不敏感途径<sup>[4]</sup>。由于 ENaC 对 Na<sup>+</sup>具有选择通透性,因此阿米洛利敏感途径对低于 100 mmol/L 浓度的 NaCl 检测具有高度特异性,由位于前舌的菌状乳头配合鼓索神经感知并传导<sup>[5]</sup>。相反,阿米洛利不敏感途径主要介导高浓度盐类的感知,对 Na<sup>+</sup>没有特异性,由位于后舌的轮廓乳头、舌两侧的叶状乳头配合舌咽神经完成 300 mmol/L 或更高浓度盐的感知和传导。这种非选择性途径导致咸味传导机制变得复杂,涉及多种受体和介质,还需进一步研究验证。

### 1 咸味感知机制

盐分子进入口腔发生解离扩散并与味蕾上的味觉受体细胞接触,导致相关离子通道打开,使离子进入细胞内,引起细胞内电位变化,触发电信号的产生<sup>[6]</sup>。这些电信号通过味觉神经纤维(如鼓索神经和舌咽神经)传递到味觉核团,然后由锥体细胞和球体细胞接收并通过突触传递。味觉核团内的神经元通过复杂的连接形成网络,对咸味信号进行处理和整合,识别和区分不同的味道特征<sup>[7]</sup>。对于小鼠而言,处理后的信号可以通过 2 个主要

收稿日期: 2024-02-15

基金项目: 辽宁省教育厅基本科研项目面上项目(JYTMS 20231626);辽宁省“揭榜挂帅”科技计划(重点项目(2022JH1/10900011))

第一作者: 刘强,男,硕士生

通信作者: 韩天龙 E-mail: hantian212@163.com

刘登勇 E-mail: jz\_dyliu@126.com

的路径传递,上行传递将携带味觉信息的信号传递到延髓孤束核(Nucleus of the solitary tract, NTS),并在此更换神经元进入脑干内的脑桥臂旁核(Parabrachial nucleus, PBN),在此再次更换神经元并上行到达丘脑腹后内侧核(Ventroposteromedial thalamic nucleus, VPM),在此形成第 4 级神经元最后传递到大脑皮层的味觉皮质(Gustatory cortex, GC),进行更高级的味觉处理和识别,而灵长类动物从 NTS 发出的神经元直接传递到 VPM,最后到达大脑皮层<sup>[8]</sup>;横行传递通过横行连接刺激其它感官和情绪相关神经区域,在大脑皮层的味觉感觉区域中,对咸味信号进行进一步加工、识别和整合,与其它感官信息交互,形成对咸味的综合体验<sup>[9]</sup>。这些过程涉及多个组织结构和神经递质的联合作用以及特定脑区之间的连接,最终完成咸味的感知。近年来,人们对其它味觉(如酸、甜、苦、鲜味)的感知和传导机制进行了大量研究,而咸味感知受体及其传导机制一直备受争议。以下总结了近几年对咸味传导机制提出的学说和相关试验的研究进展。

### 1.1 ENaC

试验证明,大鼠的咸味感知是由咸味受体细胞中的上皮钠通道传导。ENaC 是一种广泛存在于肾脏、肺部、消化道等器官的上皮组织中的非电压门控性活性阳离子通道<sup>[10]</sup>。目前已发现,大鼠的 ENaC 结构由  $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$  3 种亚基组成,而人体额外表达  $\delta$  亚基。这些亚基共同形成一个稳定的离子通道。每个亚基都具有特定的功能, $\alpha$  亚基是 ENaC 的主要亚基,负责  $\text{Na}^+$  的传导和吸收,并参与维持细胞内外  $\text{Na}^+$  的平衡,它是唯一必须需要的亚基,可以独立产生钠通道活性<sup>[11]</sup>; $\beta$  亚基在 ENaC 通道的组装和表达中起着重要的作用,它与  $\alpha$  亚基相互作用,促进  $\alpha$  亚基的表达和在细胞表面的激活, $\beta$  亚基可以增强钠通道的电流,并提高通道的活性; $\gamma$  亚基也参与 ENaC 的组装和表达功能,增强钠通道的电流,并调节通道的特性和药理学特性,它与  $\alpha$  和  $\beta$  亚基相互作用,促进通道的表达和活性; $\delta$  亚基功能类似于  $\alpha$  亚基,并且在形成  $\text{Na}^+$  通道中起重要作用<sup>[13]</sup>。ENaC 主要参与调节细胞内外的  $\text{Na}^+$  平衡,从而影响体液的体积和压力调节、酸碱平衡等生理过程。经 Akiyuki 实验室长

期试验证明,ENaC 传导的咸味感知机理已经得到明确的论证。他们通过使用在小鼠味觉细胞中的 ENaC $\alpha$  表达荧光钙指示剂 GCaMP3 的方法,发现菌状乳头中的味觉细胞发生动作电位<sup>[13]</sup>,在此之前,II 型味觉受体细胞通过非囊泡机制释放神经递质,并发现 ATP 通过 CALHM 1 和 CALHM 3 亚基组成的离子通道释放,该通道在细胞去极化后响应并打开,并将 ATP 释放到细胞外,作用于传入神经纤维上的 P2X2/X3 ATP 受体,产生刺激信号,通过神经纤维传导至味觉中枢系统并感知咸味<sup>[14]</sup>。Nomura 等<sup>[15]</sup>通过去除 CALHM 1/3 表达细胞中的 ENaC  $\alpha$  亚基,发现这一机制适用于咸味受体细胞,而对其它味觉细胞没有明显影响。以上研究表明,咸味受体细胞通过 CALHM 1/3 通道驱动突触的电压依赖性神经递质释放,并且与 ENaC 共同构成咸味感知途径。尽管在小鼠内对 ENaC 的咸味感知机制有了较深入的研究,但人体对咸味的阿米洛利敏感性感知却备受争议,这可能与亚基的不同有关,关于 ENaC 作为人类咸味感知受体的直接证据仍然需要进一步研究。

### 1.2 辣椒素受体 (Transient receptor potential vanilloid 1, TRPV1)

TRPV1 是阳离子通道瞬时受体电位(TRP)家族的成员之一,通道单体由约 840 个氨基酸残基组成,它主要表达在神经系统的感觉神经末梢和其它上皮组织中,负责传递温度、疼痛和其它刺激信号<sup>[16]</sup>。TRPV1 通道有 6 个跨膜片段(S1~S6),其中 S1~S4 形成电压传感器,S5~S6 构成离子通道的孔道,环状核苷酸结合结构位于 C 末端的跨膜域之后,参与信号传导的调节,N 末端位于外胞浆,包含一些关键的调节位点<sup>[17]</sup>,2 个末端影响通道的开放和关闭<sup>[18]</sup>。Layll 等<sup>[19]</sup>在 2004 年提出 TRPV1 受体变体可能是阿米洛利敏感性盐的受体候选物,该受体在咸味感知方面引起研究者的广泛关注。Katsumata 等<sup>[20]</sup>发现美拉德反应肽(一种咸味肽)与 TRPV1 的亚基 TRPV1t 相互作用,并有调节咸味的功能。在高浓度盐导体系中, $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  等阳离子会激活 TRPV1 受体,引发细胞产生动作电位变化,进而释放神经递质 ATP 或血清素<sup>[21]</sup>。ATP 作用于味觉神经纤维上的 P2X2/P2X3 受体,触发神经传导和神经递质的自由释放<sup>[22]</sup>,最终通过信号

传导至味觉中枢系统,形成咸味的感知。Dias等<sup>[23]</sup>发现,*TRPV1*和*SCNN1B*基因的变异可能会改变人类对盐味的感知,其基因多态性可能会调节超阈值的味觉敏感性,其中携带T等位基因的个体对盐溶液的敏感性显著高于CC基因型。Chamoun等<sup>[24]</sup>通过对65名成人和60名儿童进行味觉受体基因(包括*TRPV1*)的单核苷酸多态性分析比较,发现在儿童中C等位基因与更高的咸味偏好相关,而在成人中,A等位基因与超临界敏感性相关。然而,需要注意的是,该途径不受阿米洛利影响且对Na<sup>+</sup>没有特异性选择,也会对其它阳离子产生响应。因此,近年来关于*TRPV1*是否特异性传导咸味感知的观点存在一定争议。

### 1.3 酸感应离子通道亚基1 (Acid-sensing ion channels 1, ASIC1)

ASIC和ENaC都属于阿米洛利敏感性Na<sup>+</sup>通道ENaC与变性蛋白家族的进化分支,同属于阳离子通道家族,这些通道在化学感觉、疼痛感受以及血压调节中起关键作用<sup>[25]</sup>。ASIC1、ASIC2和ASIC3是ASIC的3个主要亚型,其中ASIC1与高盐咸味感知相关。ASIC1由2个约含500个氨基酸残基的子单元组成,每个子单元包括两个跨膜域(TM1和TM2)和2个胞内领域(N末端和C末端)。原子力显微镜研究表明,ASIC1呈现三聚体结构,3个单元紧密相连形成一个中央离子通道孔<sup>[26]</sup>。在ASIC1中,TM2区域是主要的选择性滤过区域,决定离子通透性,特别是对Na<sup>+</sup>的高选择性<sup>[27]</sup>。因此,当细胞外pH值下降时,ASIC1的Na<sup>+</sup>通透性增加,从而引发神经信号传递等生理响应<sup>[28]</sup>。Lewandowski等<sup>[29]</sup>和Roebber等<sup>[30]</sup>通过小鼠模型的数据表明,高浓度的NaCl可以通过尚未确定的机制激活苦味和酸味受体细胞,引发咸味感知和产生排斥行为。然而,对于味觉感知的复杂性和味觉之间的关联性,以及这些受体和传导机制,仍需要进一步的研究和验证。

### 1.4 跨膜通道4(Transmembrane channel-like 4, TMC4)

TMC是一类在细胞膜上具有特定结构的蛋白质通道,可影响细胞内外的物质转运和信号传导。其中TMC4是TMC家族的成员之一,与味觉、听觉和其它感觉功能相关。TMC4是TMC家族中首

个发现的阴离子通道,是一种电压依赖性Cl<sup>-</sup>通道,具有8个跨膜结构域,N末端和C末端表达在细胞内<sup>[31]</sup>。研究表明,TMC4在轮廓乳头和叶状乳头上具有特异性表达,并与高浓度咸味感知有关<sup>[32]</sup>。Roebber等<sup>[30]</sup>研究报道了氯化物是影响阿米洛利敏感性盐味感知的决定因素,并证明Cl<sup>-</sup>可引发阿米洛利敏感性盐味反应。Lewandowski等<sup>[29]</sup>研究通过测量小鼠外周乳突分离的味觉受体细胞对NaCl和葡萄糖酸钠的反应,使用钙成像确定阿米洛利敏感性盐刺激III型味觉细胞,在没有跨上皮电位的情况下,66%的阿米洛利敏感性盐响应III型味觉细胞仍然表现出阴离子效应。基于以上背景,Kasahara等<sup>[32]</sup>发现,在味觉受体细胞的咸味感知中,Cl<sup>-</sup>内流具有调节细胞膜电位去极化的作用,使细胞恢复静息状态。他们还发现TMC4是一个重要的因子,其在味觉细胞中的功能是在高浓度NaCl溶液中通过阳离子通道的Na<sup>+</sup>内流引发细胞去极化,触发咸味信号的动作电位,产生咸味信号,去极化过程同时激活TMC4,促使Cl<sup>-</sup>内流帮助味觉细胞快速恢复静息电位。因此,TMC4可以加速咸味信号的动作电位循环,进一步增强咸味感知。通过对HEK293T细胞的电生理学分析,研究人员发现,在TMC4缺陷型小鼠中舌咽神经对高浓度NaCl溶液的反应明显减弱,即咸味被显著抑制,而在野生型小鼠中没有观察到这种现象<sup>[33]</sup>。除此之外,研究人员还发现TMC4可以显著增加咸味肽的可识别性,有助于咸味肽感知和开发<sup>[34]</sup>。这些结果表明TMC4在咸味感知中起到关键作用。虽然TMC4的具体机制还在研究当中,但已被确认在咸味味觉信号传导和细胞膜离子通道调控中具有重要功能。

## 2 动物源性咸味肽概述

### 2.1 动物源性咸味肽的提出

NaCl作为主要的调味品之一,适量摄入可为消费者带来愉悦风味和促进机体健康。过量摄入NaCl会诱导机体产生高血压等心血管疾病<sup>[35]</sup>。根据世界卫生组织和我国《中国居民膳食指南(2022)》建议,每日摄入NaCl应少于5g,然而现在在全国大多数人每日食盐摄入量平均为9~11g,对机体健康存在很大威胁。食品加工企业过度使

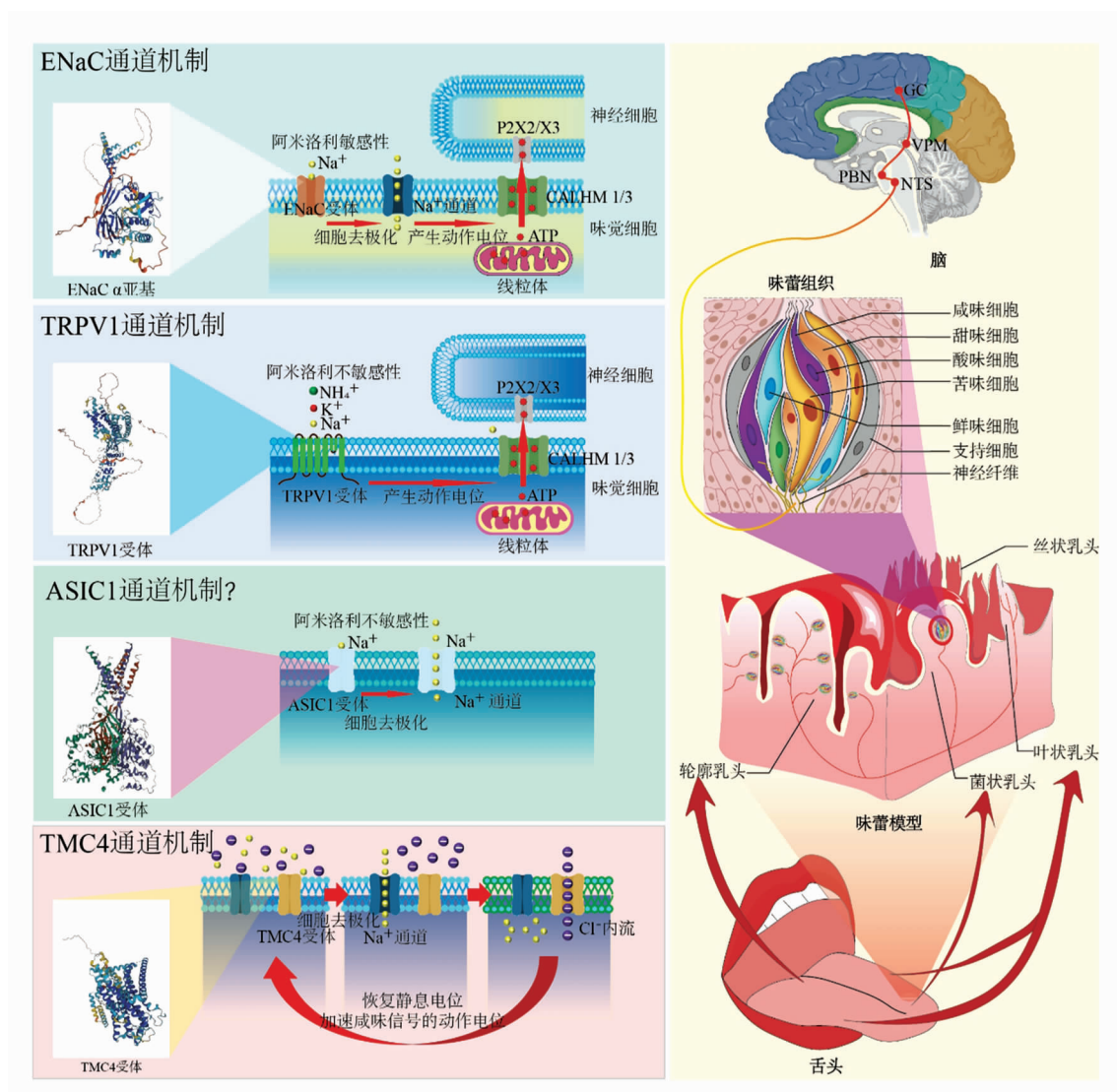


图 1 咸味感知机制示意图

Fig.1 Schematic diagram of salty taste perception mechanism

用 NaCl 和其它调味品吸引消费者,导致实际摄入量达到 2~3 倍甚至更高<sup>[36]</sup>。因此,《国民营养计划(2017—2030 年)》提出在 2030 年之前实现全国人均每日食盐摄入量降低 20% 的目标。尽管已经认识到 NaCl 过量摄入的危害,但其广泛使用仍是减盐的一大挑战<sup>[37]</sup>。因此,寻找新的 NaCl 替代物和有效的减盐方法具有极为重要的意义。目前据报道,减盐技术包括减少钠盐添加量、使用非钠盐替代物与增强咸味感知等<sup>[38]</sup>,其中增强咸味感知的方法有使用超声波、高压、喷雾干燥和内源酶解等处理手段改善 NaCl 在口腔中的溶解和递送速度<sup>[39]</sup>。Konitzer 等<sup>[40]</sup>使用 1.25%粗颗粒氯化钠制作

面包,发现其显著加速钠离子释放和增强咸味感知。Stolle 等<sup>[41]</sup>发现口腔内不同浓度的丝氨酸型内切蛋白酶分解蛋白质在 NaCl 介导的盐味觉感知中起关键作用,这一发现被认为是由于体内产生的盐调节肽来提高机体咸味感知的能力。非钠盐替代物主要是使用其他金属氯化盐(如 KCl、CaCl<sub>2</sub> 等)和咸味肽替代 NaCl。例如,Pietrasik 等<sup>[42]</sup>利用 KCl 部分替代 NaCl,并结合高压处理,发现可延长火腿的保质期且不影响食用品质。然而,Tan 等<sup>[43]</sup>发现使用 CaCl<sub>2</sub> 处理食品会产生苦味、涩味和金属味等异味,表明钙盐在食用方面存在缺陷。随着感官组学的研究和发展,研究人员发现多感官之

间的协同作用也能增强咸味感知,即利用味觉与嗅觉之间的协同作用实现咸味感知提升<sup>[44]</sup>。近年来,随着对肽类的深入研究,发现一些咸味肽在减盐增咸方面表现出显著效果,可以作为钠盐的有效替代品<sup>[45]</sup>。咸味肽不仅能减少源自 NaCl、MSG(谷氨酸钠盐)和其它含 Na<sup>+</sup>的调味品的钠摄入量,还能提供鲜味,提高食物的风味和味觉连续性<sup>[46]</sup>。此外,咸味肽具有绿色健康、安全无毒和天然提取等特点,引起了广泛的研究关注。

## 2.2 动物源性咸味肽的来源

咸味肽是一类由氨基酸组成的多肽分子,能够给食物提供鲜味和咸味。它们通常由多个氨基酸残基通过肽键连接而成,以短肽为主。这些较小分子质量的咸味肽能够与味蕾上的受体结合,使人们感知鲜味和咸味<sup>[27]</sup>。动物源性咸味肽主要存在于富含高蛋白质的畜禽和鱼类肉中。随着研究的深入,人们还发现了来自动物副产物中的咸味肽,例如牛骨<sup>[47]</sup>和肉汤<sup>[48]</sup>等,这减少了食品加工过程中的浪费,使食品原材料物尽其用<sup>[49]</sup>。表1列出了从动物食品及相关副产物中分离鉴定出的咸味肽。

## 2.3 动物源性咸味肽的呈味特性因素

根据目前的研究报道,动物源性咸味肽可分为咸味肽、咸味肽类似物和咸味增强肽。具体的咸味肽结构取决于氨基酸的性质、组成、序列和空间结构。天然氨基酸中,具有增咸作用的肽主要由天冬氨酸和谷氨酸等组成,咸味肽类似物主要含有侧链可质子化的碱性化学基团的氨基酸,如赖氨酸、组氨酸等,而咸味增强肽主要由精氨酸及其衍生物构成<sup>[58]</sup>。党亚丽等<sup>[59]</sup>通过分离纯化巴马火腿中的咸味肽结构发现肽链越长,咸味强度越低。氨基酸的组成不同,对应的咸味肽的咸味阈值也不同。例如,Asp-Glu和Asp-Asp的咸味阈值分别为1.25 mol/L和4.79 mol/L<sup>[60]</sup>。氨基酸序列通过电荷相互作用、结合亲和力的差异以及氨基酸的排列构型来影响咸味肽的呈味特性。Xu等<sup>[61]</sup>在培养的菌状味觉乳头细胞中用5种精氨酸二肽研究了NaCl诱导的应答反应,发现Ala-Arg增加阿米洛利敏感性反应需要ENaC  $\alpha$ 和ENaC  $\delta$ 亚基参与咸味感知。除此以外,食品基质的复杂性是咸味肽决定食品中NaCl的降低程度的重要因素,Reis

Rocha等<sup>[62]</sup>发现不同结构的风味增强剂在马铃薯、奶酪和牛肉汉堡中的增咸作用不同。综上所述,咸味肽的结构与呈味特性因素对其在食品中的咸味表现起着关键作用,不仅取决于氨基酸的性质、组成和序列,还受到空间结构和连接方式的影响,同时也受食品基质的复杂性影响。这些差异性影响着咸味肽的咸味强度和持续时间,为减盐食品和味觉感知研究提供了深入的洞察视角和可能的应用前景。

## 3 动物源性咸味肽制备方法

### 3.1 酶解法

酶解法是制备动物源咸味肽的主要方法之一。该方法利用适当的蛋白酶对动物蛋白质进行解离,产生游离氨基酸和分子质量不同的肽链。该方法具有多项优点:特异性强,仅对特定蛋白质进行催化反应;反应条件温和,有助于保持解离肽的结构和活性;反应效率高,能够在短时间内完成水解反应;可控性强,能够通过调整酶的浓度、温度、pH值和反应时间来精确控制试验;不产生副产物,对于后续鉴定咸味肽的影响较小。因此,酶解法在动物源咸味肽制备中被广泛应用。王欣等<sup>[55]</sup>利用中性蛋白酶和木瓜蛋白酶对哈氏仿对虾蛋白进行酶解,发现单一酶和双酶协同分解效果有明显差异。在使用1%木瓜蛋白酶进行酶解时,咸度从10 mmol/L增加至35 mmol/L,而双酶水解后的咸度增加到55 mmol/L。张顺亮等<sup>[54]</sup>采用复合动物蛋白酶和风味蛋白酶的分步酶解方法对牛骨进行咸味肽制备。他们利用不同类型的凝胶柱色谱对牛骨酶解产物进行分离纯化得到短肽,使用凝胶柱Sephadex G-15得到相对分子质量小于1 000的肽类;使用Sephadex G-50得到相对分子质量在800到2 000之间的肽类,这2种咸味肽均表现出显著的咸味增强效果。

### 3.2 微生物发酵法

微生物发酵法是利用微生物发酵过程中(通常为细菌或酵母)产生相关降解动物源蛋白质的胞外酶,进而产生咸味肽的一种方法。该方法具备高度可重复性,能够稳定地生产出相同质量的咸味肽。该方法具备高效性、高度特异性和生物安全性的特点,在食品工业生产中得到广泛应用。例

表 1 动物源性咸味肽来源

Table 1 Source of animal-derived salty peptides

来源或基质	序列	氨基酸组成	咸味强度	参考文献
蛤仔	KEMQKN	赖氨酸、谷氨酸、甲硫氨酸、谷氨酰胺、天冬酰胺	0.5% NaCl	[50]
	NGKET	天冬酰胺、甘氨酸、赖氨酸、谷氨酸、苏氨酸	0.5% NaCl	
	RGEPNND	精氨酸、甘氨酸、谷氨酸、脯氨酸、天冬酰胺、天冬氨酸	0.5% NaCl	
	LSERYP	亮氨酸、丝氨酸、谷氨酸、精氨酸、酪氨酸、脯氨酸	0.5% NaCl	
	TYLPVH	苏氨酸、酪氨酸、亮氨酸、脯氨酸、缬氨酸、组氨酸	0.5% NaCl	
大口黑鲈	EV	谷氨酸、缬氨酸	0.6%~0.7% NaCl	[51]
	DAF	天冬氨酸、丙氨酸、苯丙氨酸	0.5% NaCl	
	QIF	谷氨酰胺、异亮氨酸、苯丙氨酸	0.5% NaCl	
	RPAL	精氨酸、脯氨酸、丙氨酸、亮氨酸	0.5% NaCl	
	IPVM	异亮氨酸、脯氨酸、缬氨酸、甲硫氨酸	0.5% NaCl	
海参	CSRH	半胱氨酸、丝氨酸、精氨酸、组氨酸	咸度值为 3.01	[52]
	KDINNRF	赖氨酸、天冬氨酸、异亮氨酸、天冬酰胺、精氨酸、苯丙氨酸	咸度值为 2.86	
龙头鱼	RS	精氨酸、丝氨酸	盐度提升至 48~53 mmol/L	[53]
	RV	精氨酸、缬氨酸	盐度提升至 48~53 mmol/L	
	VR	缬氨酸、精氨酸	盐度提升至 48~53 mmol/L	
	RM	精氨酸、蛋氨酸	盐度提升至 48~53 mmol/L	
牛骨	-	-	0.5%~0.6% NaCl	[54]
哈氏仿对虾	-	-	提升至 55 mmol/L	[55]
淘汰蛋鸡	-	-	提升 26.20%	[56]
鸡汤	TPDFVR	苏氨酸、脯氨酸、天冬氨酸、苯丙氨酸、缬氨酸、精氨酸	-	[48]
	TPELLH	苏氨酸、脯氨酸、谷氨酸、亮氨酸、组氨酸	-	
猪骨粉	APGPVGPAG	丙氨酸、脯氨酸、甘氨酸、缬氨酸	-	[49]
	DAINWPTPGEIAH	天冬氨酸、丙氨酸、异亮氨酸、天冬酰胺、色氨酸、脯氨酸、苏氨酸、甘氨酸、谷氨酸、组氨酸	-	
鸡汤	AGPSIVH	丙氨酸、脯氨酸、缬氨酸、丝氨酸、异亮氨酸、甘氨酸、组氨酸	-	[57]
	IKDPHVD	异亮氨酸、赖氨酸、天冬氨酸、脯氨酸、组氨酸、缬氨酸	-	
	TPPKID	苏氨酸、脯氨酸、赖氨酸、异亮氨酸、缬氨酸	-	

注：“-”表示参考文献没有提及明确的咸味强度变化。

如, Bai 等<sup>[63]</sup>使用植物乳杆菌对于腌鲑鱼中的肌原纤维蛋白进行降解, 从而提取相关的风味肽。Chen 等<sup>[64]</sup>从哈尔滨肉干中分离出戊糖片球菌、短乳杆

菌、弯曲乳杆菌和发酵乳杆菌这 4 种乳酸菌, 并通过凝胶电泳的结果显示, 这些菌株均能降解猪肉中的肌浆蛋白并产生具有风味性的游离氨基酸。

值得注意的是,微生物发酵制备动物源咸味肽也面临一些难题,例如生产过程的可扩展性、废弃物处理和产品纯化等问题。

### 3.3 高压处理法

高压处理法是一种用于制备咸味肽的非热加工方法。通过施加超高压改变动物源蛋白质的结构,将其分解成咸味肽。使用该方法可以在相对较低的温度下进行,有助于保持咸味肽的质量和味觉特性。与其它方法不同的是,该方法不需要添加生物化学试剂,不会引入不必要的物质影响后续的结构鉴定。高压处理法适用于处理多种动物源蛋白质,可以制备不同种类和特性的咸味肽。Zhu 等<sup>[65]</sup>使用超高压结合酶解法对阿拉斯加狭鳕进行风味肽提取,探索出超高压酶解的最佳条件并发现常压和超高压水解产物的可溶性肽、游离氨基酸总量和风味氨基酸含量分别为 11.37 mg/mL 与 16.70 mg/mL、5 528 mg/100 g 与 6 234 mg/

100 g、2 145 mg/100 g 与 2 411 mg/100 g,其提取分离效果显著。然而,该方法需要特殊的设备和条件,并对反应参数、反应时间和压力需要精确控制,通常需要与其它制备方法联用。

### 3.4 基因工程法

基因工程法是一种先进制备动物源性咸味肽的方法。它利用基因工程技术来合成咸味肽,根据需要设计和合成具有特定特性的肽类。该方法通过从动物基因组中分离出所需的基因片段,将这些片段导入到转化宿主生物体中,宿主生物体中的表达载体会使目标基因表达成所需的肽链<sup>[66]</sup>。该方法具有高生产效率、无需使用动物原料、高精度性、可获得高纯度产物以及可以进行定量分析等优点。值得注意的是,尽管基因工程法在合成动物源性咸味肽方面具有许多优点,但它也需要复杂的基因工程技术、生物工艺过程以及对生产环境的高度控制。

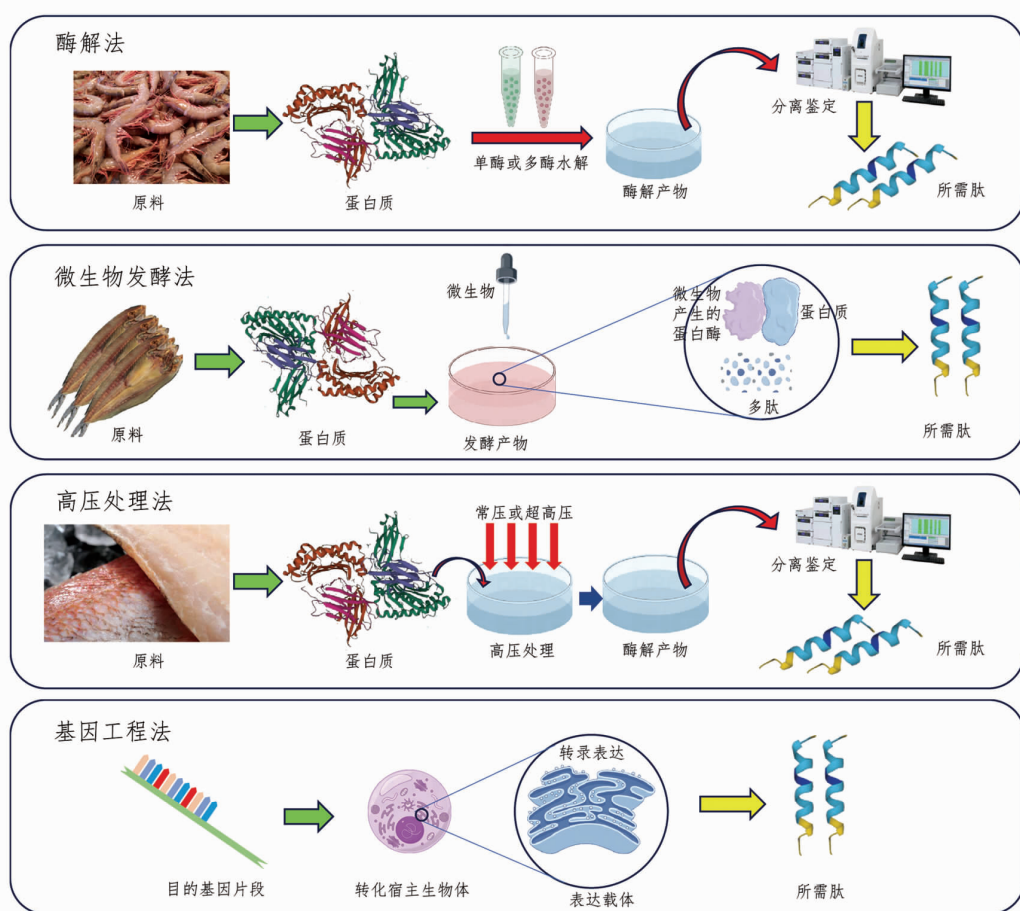


图2 动物源性咸味肽制备方法示意图

Fig.2 Schematic diagram of preparation method of animal-derived salty peptides

表 2 动物源性咸味肽制备方法比较

Table 2 Comparison of preparation methods of animal-derived salty peptides

制备方法	优点	缺点
酶解法	安全性高,定制性强,过程方便控制,特异性强,生产高效	反应条件需要优化,酶成本高,底物限制
微生物发酵法	可持续性强,生产效率高,周期短	产生副产物,发酵过程难控制
高压处理法	保留天然特性,保持营养价值,无需添加试剂	设备成本高,处理时间较长
基因工程法	产量高,纯度高,特异性强	产业化难度大,技术挑战大

## 4 动物源性咸味肽的鉴定方法

动物源性咸味肽的鉴定方法通常包括物理化学分析、生物学分析和感官评价等多种技术。目前主要鉴定技术包括液相色谱质谱联用(Liquid chromatograph mass spectrometer, LC-MS)、核磁共振(Nuclear magnetic resonance, NMR)、红外光谱(Infrared spectroscopy, IR)、分子对接(Molecular docking, MD)和生物传感器等。这些方法通常需要综合应用,以确保对动物源性咸味肽的鉴定分析准确可靠。

### 4.1 液相色谱质谱联用

液相色谱质谱联用是一种先进的分析技术,它结合液相色谱(LC)和质谱(MS)2种仪器,用于分离、鉴定和定量分析咸味肽。使用液相色谱仪器将样品分离成不同的化合物分量,然后使用质谱仪器对这些分离出的化合物进行离子化检测。这种技术的强大之处在于它结合了分离和质谱分析的优点,可用于高灵敏度、高选择性和高分辨率的氨基酸分析,能够精确测量氨基酸序列及其相对分子质量。Li等<sup>[48]</sup>采用超高效液相色谱-四极杆飞行时间质谱联用技术(Ultra performance liquid chromatography-quadrupole-time of flight-mass spectrometry, UPLC-Q-TOF-MS)对原始鸡汤中的16306种多肽进行了分析,通过氨基酸结构比较和电子舌分析,他们发现2种具有厚味的多肽,分别是TPDFVR和TPELLH,电子舌试验证明这2种多肽均具有较强的酸味和咸味。Zhang等<sup>[49]</sup>使用反相高效液相色谱(Reversed phase-high performance liquid chromatographic method, RP-HPLC)和氨基酸分析仪对猪骨粉及其水解物中的游离氨基酸分析得到APGPVGPAG和DAINW-PTPGEIAH等6种肽序列,通过电子舌分析结果表明,这6种肽都具有酸味、咸味、苦味和涩味。

### 4.2 核磁共振

核磁共振是应用于分子结构测定的一项技术,在氨基酸多肽序列鉴定中得到广泛应用。通过分析NMR谱图,可以确定咸味肽的氨基酸序列、立体构型和空间结构。通过比较NMR信号的强度和峰面积,可以定性分析咸味肽的含量并估算浓度。此外,通过分析NMR谱图中的杂质信号,可以评估咸味肽样品的纯度。随着三维及四维核磁共振技术的进步和创新,这些前沿技术在氨基酸多肽序列鉴定领域发挥着重要作用,其具有高分辨率、动态性质的表征能力和卓越的高灵敏度。研究人员利用感官评估和核磁共振技术对鲑鱼、鲑鱼和鸡肉产生的蛋白质水解物进行分离鉴定,通过分析数据建立良好的模型来预测蛋白质水解物的感官特性<sup>[67]</sup>。除此之外,Park等<sup>[68]</sup>利用高效液相色谱法和核磁共振技术对植物和动物的水解混合物进行分析,通过NMR光谱法分析获得一种天然的咸味增强剂。总的来说,尽管NMR是一种强大的工具,可以用于咸味肽的鉴定,但它也存在一些限制,特别是在处理低浓度、高复杂性的样品时需要高度的专业操作技能。

### 4.3 红外光谱

红外光谱是一种常用于分析物质的光谱技术,可以通过测量氨基酸多肽对红外辐射的吸收和散射来研究其分子结构、化学成分和功能团鉴定。目前常用的是傅里叶变换红外光谱(Fourier transform infrared spectroscopy, FT-IR),可以通过特定的振动频率和吸收峰来识别相应的功能团。不同结构的咸味肽通常会表现出不同特征性吸收带,有助于确定其二级结构。相关研究学者使用FT-IR研究肽的酰胺I、II和III条带,可以更详细地表征肽和蛋白质在不同环境中的结构<sup>[69]</sup>。然而,需要注意的是,红外光谱的分辨率有限,无法



提供足够高的分辨率来识别复杂的咸味肽结构。红外光谱通常适用于相对较高浓度的样品,对于低浓度的咸味肽或痕量成分的检测可能不够灵敏,在某些情况下,需要使用已知标准样品进行比对来确保鉴定咸味肽的准确性。

#### 4.4 分子对接

分子对接技术是一种通过受体的特征以及受体和分子之间的相互作用方式来进行设计的方法,用于模拟分子之间的相互作用,尤其是小分子化合物与抗体、酶等蛋白质或其它生物大分子的相互作用。在计算机模拟蛋白质过程中,使用确定的切割位点的蛋白酶水解蛋白质以获得目标咸味肽,然后鉴定它们的活性和序列,可以更加快速和准确地获得目标肽序列<sup>[70]</sup>。Liang等<sup>[57]</sup>通过研究鸡汤中的咸味和鲜味呈味物质,发现了AGPSIVH、IKDPHVD和TPPKID等6种多肽对咸味和鲜味

具有显著增强作用,其利用分子对接技术发现His71、Ser107和Glu301是咸味肽与受体结合的主要位点。Xie等<sup>[50]</sup>通过分子对接技术在香鸡模型中研究TMC4受体和咸味肽,发现Lys568、Trp145、Tyr565、Arg151和Gln155这些结合位点可能在咸味感知中起关键作用。通过分子对接技术,可以模拟咸味受体与不同咸味肽的结合模式和结合位点,有助于揭示咸味受体与特定肽链或化合物的相互作用,以便更好地理解咸味感知机制和咸味物质结构。值得注意的是,分子对接技术通常需要已知的受体结构,不适用对于尚未解析或没有相关结构信息的咸味受体。此外,分子对接模拟精确性受到模型准确度、受体结构分辨率、立体参数和对接方法等因素的影响,因此需要结合试验验证模拟结果的准确性。

表3 动物源性咸味肽鉴定方法比较

Table 3 Comparison of identification methods of animal-derived savory peptides

鉴定方法	优点	缺点
液相色谱质谱联用	高灵敏度,高分辨率,有助于推测其分子结构和序列	得到有限的结构信息,高昂的设备成本和专业知识
核磁共振	高分辨率,定量分析	试验成本较高,耗时长,需要专业分析
红外光谱	非破坏性快速分析,功能团识别,相对成本低	分辨率有限,不适用于低浓度样品鉴定,需要标准样品的支持
分子对接	理解受体与肽的相互作用,筛选咸味肽候选物,节省时间和成本	模拟精度有限,受限于已知结构,需要计算资源

## 5 动物源性咸味肽的应用与挑战

目前,咸味肽在食品领域得到广泛应用,其减少对盐的使用,降低钠含量,有益于健康饮食,特别是解决高盐饮食所带来的健康问题。咸味肽不仅增加了食物的咸味,还改善口感和风味,提升食品品质,深受消费者喜爱。在食品加工中应用咸味肽可以实现口味的平衡,保持食品的健康和营养价值,同时推动了开发低盐或无盐食品的创新,以满足不同消费者的需求,提高产品竞争力。咸味肽促进了多样性和创新,帮助食品制造商推出更多口味独特的产品,推动了食品行业的发展和进步。综上所述,咸味肽的应用在健康、口感、创新和竞争力等方面都具有重要意义,有助于满足广大消费者的口味需求和健康需要。

虽然咸味肽在减盐增咸方面有很多优点,但在工业生产上也面临诸多挑战。质量和稳定性是动物源性咸味肽面临的首要挑战之一。这些肽的质量和稳定性可能受到多种因素影响,包括原料来源的变化、制备过程的控制方法、储存条件的限制,为确保一致的咸味效果,必须在生产过程中严格监测和控制这些因素,以保持产品的稳定性和质量<sup>[71]</sup>。另一重要挑战是肽的结构和口味的关系尚不清楚,现已证明肽的咸味强度或咸味调节活性受到肽链中氨基酸的组成和位置的极大影响<sup>[72]</sup>,而具体的相关生理机制还有待挖掘研究。动物源性咸味肽是从天然产物中分离纯化而来,制备可能需要大量动物原料,这可能对环境的可持续性构成挑战。因此,需要探索更可持续的制备方

法和来源,以减少对自然资源的依赖,降低环境影响。法规和标准在食品工业中起着关键作用,咸味肽的使用必须受到法规和标准的严格监管,需要确保其安全性和合规性,这可能需要进行复杂的法规审查,以确保产品符合所有法律法规的要求。除此之外,目前制备动物源性咸味肽的成本较高,

包括原料采购、加工和纯化等,影响其在食品生产中的广泛应用,因此,寻求降低生产成本的方法是重要的。综上所述,食品行业需要在质量控制、健康导向、可持续性、法规合规和成本效益等方面找到平衡,以应对动物源性咸味肽制备面临的各种挑战。

表 4 盐替代物在肉制品的应用及影响

Table 4 Application and impact of salt substitutes in meat products

肉制品	盐替代物	NaCl 减少率/%	低钠肉制品的品质	参考文献
干腌肉块	7%咸味肽,30% KCl	37.0	色泽、水分含量和风味与添加 100% NaCl 的肉块相似	[73]
	7%咸味肽,30% CaCl <sub>2</sub>	37.0	色泽、风味均有所下降	
	7%咸味肽,30% MgCl <sub>2</sub>	37.0	色泽、风味均有所下降	
咸肉	3%赖氨酸和 5%酵母提取物;32.55% KCl 和 16.15% CaCl <sub>2</sub> (基于对照品的离子强度)	51.3	感官接受度提高,腐臭味、咸味、余味降低	[74]
干腌腊肉	60% KCl,40% NaCl	-	苦味明显,接受度低,硬度降低	[75]
	40% KCl,60% NaCl	-	感官无显著影响,无异味	
热诱导鸡肉糜凝胶	分别为 30%,40%和 50%牛磺酸	30.0~50.0	硬度、内聚性、咀嚼性和持水性均有所下降,通过调节 pH 值至近中性水平可改善其硬度、内聚性、咀嚼性和持水性	[76]
蛤蜊香肠	0.4%文蛤酶解液冻干粉 (F1),50%KCl; 0.2%文蛤酶解液冻干粉 (F2),50%KCl; F1 的 0.6% MRPs(MRPF1),50% KCl	50.0	与对照组 (50% NaCl 和 50% KCl) 相比,F1 的添加提高了感官接受度和风味	[77]
火鸡肉汉堡	2.5%肉鸡背部水解产物	100.0	肉质非常紧凑,几乎海绵状	[78]
	1.5%~2.5%的肉鸡背部水解产物	70.0	口感更美味,柔软,令人愉悦	

注:“-”表示参考文献没有提到具体的 NaCl 减少率。

## 6 结语与展望

咸味感知涉及多种离子通道和传导机制的作用,并与其它味觉之间的交互感知,是一个极其复杂的感知传导过程。目前,虽然关于小鼠等动物的 ENaC、TRPV1 与 TMC4 咸味传导机制研究较多,但对于人体的咸味感知仍未完全明确,需要进一步拓展研究,以更全面地识别和表征不同来源的咸味肽。在咸味肽感知机制中尚未完全理解咸味肽如何与咸味受体相互作用而产生咸味感知,深入了解感知机制有助于更好地利用咸味肽来替代盐。咸味感知受体和咸味肽的研究仍然是一个充满挑战和机会的领域,需要进一步深入的探索以获得更全面的理解,对咸味味觉感知和食品制备、减少盐的使用以及提高公众健康有重大意义。

味,尽管已经对适应性机制进行了研究,但对其详细机制的理解仍然有限。深入了解这一过程将有助于应对高盐饮食对健康的不利影响。目前已经发现部分动物源性咸味肽,但对不同食材中的咸味肽种类和含量的全面了解仍然不足,需要进一步拓展研究,以更全面地识别和表征不同来源的咸味肽。在咸味肽感知机制中尚未完全理解咸味肽如何与咸味受体相互作用而产生咸味感知,深入了解感知机制有助于更好地利用咸味肽来替代盐。咸味感知受体和咸味肽的研究仍然是一个充满挑战和机会的领域,需要进一步深入的探索以获得更全面的理解,对咸味味觉感知和食品制备、减少盐的使用以及提高公众健康有重大意义。

## 参 考 文 献

- [1] BEAUCHAMP G K. Basic taste: A perceptual concept[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2019, 67(50): 13860–13869.
- [2] SUGITA M. Taste perception and coding in the periphery [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2006, 63(17): 2000–2015.
- [3] TARUNO A, GORDON M D. Molecular and cellular mechanisms of salt taste[J]. *Annual Review of Physiology*, 2023, 85(1): 25–45.
- [4] BIGIANI A. Electrophysiology of sodium receptors in taste cells[J]. *Journal of Biomedical Science and Engineering*, 2016, 9(8): 367–383.
- [5] CHANDRASHEKAR J, KUHN C, OKA Y, et al. The cells and peripheral representation of sodium taste in mice[J]. *Nature*, 2010, 464(7286): 297–301.
- [6] BRIAND L, SALLES C. Taste and trigeminal perception; from detection to integration [M]// *Flavor* (2nd ed). Cambridge: Woodhead Publishing, 2023: 105–126.
- [7] WANG P H, YE X, LIU J, et al. Recent advancements in the taste transduction mechanism, identification, and characterization of taste components[J]. *Food Chemistry*, 2024, 433: 137282.
- [8] JARVIE B C, CHEN J Y, KING H O, et al. Satb2 neurons in the parabrachial nucleus mediate taste perception[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 224.
- [9] MATSUMOTO I. Gustatory neural pathways revealed by genetic tracing from taste receptor cells[J]. *Bio-science, Biotechnology, and Biochemistry*, 2013, 77(7): 1359–1362.
- [10] PURI S, LEE Y. Salt sensation and regulation[J]. *Metabolites*, 2021, 11(3): 175.
- [11] LOSSOW K, HERMANS–BORGMEYER I, MEYERHOF W, et al. Segregated expression of ENaC subunits in taste cells[J]. *Chemical Senses*, 2020, 45(4): 235–248.
- [12] STAHLER F, RIEDEL K, DEMGENSKY S, et al. A role of the epithelial sodium channel in human salt taste transduction? [J]. *Chemosensory Perception*, 2008, 1(1): 78–90.
- [13] TARUNO A, NOMURA K, KUSAKIZAKO T, et al. Taste transduction and channel synapses in taste buds [J]. *Pflügers Archiv – European Journal of Physiology*, 2021, 473(1): 3–13.
- [14] FINGER T E, DANILOVA V, BARROWS J, et al. ATP signaling is crucial for communication from taste buds to gustatory nerves [J]. *Science*, 2005, 310(5753): 1495–1499.
- [15] NOMURA K, NAKANISHI M, ISHIDATE F, et al. All–electrical  $Ca^{2+}$ –independent signal transduction mediates attractive sodium taste in taste buds [J]. *Neuron*, 2020, 106(5): 816–829.
- [16] AROKE E, POWELL–ROACH K, JAIME–LARA R, et al. Taste the pain: The role of TRP channels in pain and taste perception [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(16): 5929.
- [17] ZHANG K, JULIUS D, CHENG Y. Structural snapshots of TRPV1 reveal mechanism of polymodal functionality [J]. *Cell*, 2021, 184(20): 5138–5150.
- [18] BENITEZ–ANGELES M, MORALES–LAZARO S L, JUÁREZ–GONZÁLEZ E, et al. TRPV1: Structure, endogenous agonists, and mechanisms [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(10): 3421.
- [19] LYALL V, HECK G L, VINNIKOVA A K, et al. The mammalian amiloride–insensitive non–specific salt taste receptor is a vanilloid receptor–1 variant: A VR–1 variant mammalian non–specific salt taste receptor [J]. *The Journal of Physiology*, 2004, 558(1): 147–159.
- [20] KATSUMATA T, NAKAKUKI H, TOKUNAGA C, et al. Effect of Maillard reacted peptides on human salt taste and the amiloride–insensitive salt taste receptor (TRPV1t) [J]. *Chemical Senses*, 2008, 33(7): 665–680.
- [21] BIGIANI A. The origin of saltiness: Oral detection of NaCl [J]. *Current Opinion in Physiology*, 2021, 19: 156–161.
- [22] KINNAMON S C, FINGER T E. Recent advances in taste transduction and signaling [J]. *F1000 Research*, 2019, 8: 2117.
- [23] DIAS A G, ROUSSEAU D, DUAIER L, et al. Genetic variation in putative salt taste receptors and salt taste perception in humans [J]. *Chemical Senses*, 2013, 38(2): 137–145.
- [24] CHAMOUN E, CARROLL N, DUIZER L, et al.

- The relationship between single nucleotide polymorphisms in taste receptor genes, taste function and dietary intake in preschool-aged children and adults in the guelph family health study [J]. *Nutrients*, 2018, 10(8): 990.
- [25] BOSCARDIN E, ALIJEVIC O, HUMMLER E, et al. The function and regulation of acid-sensing ion channels (ASICs) and the epithelial Na<sup>+</sup> channel (ENaC): IUPHAR review 19 [J]. *British Journal of Pharmacology*, 2016, 173(18): 2671-2701.
- [26] CARNALLY S M, DEV H S, STEWART A P, et al. Direct visualization of the trimeric structure of the ASIC1a channel, using AFM imaging [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2008, 372(4): 752-755.
- [27] HANUKOGLU I. ASIC and ENaC type sodium channels: Conformational states and the structures of the ion selectivity filters [J]. *The FEBS Journal*, 2017, 284(4): 525-545.
- [28] SHEIKH Z P, LYNAGH T P, PLESS S A. Ion selectivity in acid-sensing ion channels and epithelial sodium channels [J]. *Biophysical Journal*, 2018, 114(3): 24a.
- [29] LEWANDOESKI B C, SUKUMARAN S K, MARGOLSKEE R F, et al. Amiloride-insensitive salt taste is mediated by two populations of type iii taste cells with distinct transduction mechanisms [J]. *The Journal of Neuroscience*, 2016, 36(6): 1942-1953.
- [30] ROEBBER J K, ROPER S D, CHAUDHARI N. The role of the anion in salt (NaCl) detection by mouse taste buds [J]. *The Journal of Neuroscience*, 2019, 39(32): 6224-6232.
- [31] KASAHARA Y, NARUKAWA M, KANDA S, et al. Transmembrane channel-like 4 is involved in pH and temperature-dependent modulation of salty taste [J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2021, 85(11): 2295-2299.
- [32] KASAHARA Y, NARUKAWA M, ISHIMARU Y, et al. TMC4 is a novel chloride channel involved in high-concentration salt taste sensation [J]. *The Journal of Physiological Sciences*, 2021, 71(1): 23.
- [33] KASAHARA Y, NARUKAWA M, NAKAGITA T, et al. Ibuprofen inhibits oral NaCl response through transmembrane channel-like 4 [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2021, 573: 76-79.
- [34] SHEN D Y, PAN F, YANG Z C, et al. Identification of novel saltiness-enhancing peptides from yeast extract and their mechanism of action for transmembrane channel-like 4 (TMC4) protein through experimental and integrated computational modeling [J]. *Food Chemistry*, 2022, 388: 132993.
- [35] DELALIO L J, HAHN S, KATAYAMA P L, et al. Excessive dietary salt promotes aortic stiffness in murine renovascular hypertension [J]. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*, 2020, 318(5): H1346-H1355.
- [36] LE B, YU B, AMIN M S, et al. Salt taste receptors and associated salty/salt taste-enhancing peptides: A comprehensive review of structure and function [J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2022, 129: 657-666.
- [37] QI L L, GAO X C, PAN D D, et al. Research progress in the screening and evaluation of umami peptides [J]. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2022, 21(2): 1462-1490.
- [38] 于海燕, 刘新广, 李永, 等. 调味品减盐增鲜的研究进展 [J]. *食品科学*, 2023, 44(5): 375-382.
- YU H Y, LIU X G, LI Y, et al. Progress in reducing salt and enhancing umami in condiments [J]. *Food Science*, 2023, 44(5): 375-382.
- [39] GAO T T, HUANG X C, CHEN X, et al. Advances in flavor peptides with sodium-reducing ability: A review [J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2024, 64(26): 11-17.
- [40] KONITZER K, PFLAUM T, OLIVEIRA P, et al. Kinetics of sodium release from wheat bread crumb as affected by sodium distribution [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2013, 61(45): 10659-10669.
- [41] STOLLE T, GRONDINGER F, DUNKEL A, et al. Quantitative proteomics and SWATH-MS to elucidate peri-receptor mechanisms in human salt taste sensitivity [J]. *Food Chemistry*, 2018, 254: 95-102.
- [42] PIETRASIK Z, GAUDETTE N J, JOHNSTON S P. The use of high pressure processing to enhance the quality and shelf life of reduced sodium naturally cured restructured cooked hams [J]. *Meat Science*, 2016, 116: 102-109.
- [43] TAN H, TAN T, EASA A M. The use of salt substitutes to replace sodium chloride in food products: A review [J]. *International Journal of Food Science &*

- Technology, 2022, 57(11): 6997–7007.
- [44] WU X, SONG M Y, QIU P J, et al. A metabolite of nobiletin, 4'-demethylnobiletin and atorvastatin synergistically inhibits human colon cancer cell growth by inducing G0/G1 cell cycle arrest and apoptosis[J]. Food & Function, 2018, 9(1): 87–95.
- [45] IWANIAK A, MINKIEWICZ P, DAREWICZ M, et al. Food protein-originating peptides as tastants – Physiological, technological, sensory, and bioinformatic approaches[J]. Food Research International, 2016, 89(P1): 27–38.
- [46] RHYU M R, SONG A Y, KIM E Y, et al. Kokumi taste active peptides modulate salt and umami taste[J]. Nutrients, 2020, 12(4): 1198.
- [47] 李迎楠, 刘文营, 张顺亮, 等. 色谱纯化和质谱分析法研究牛骨源咸味肽[J]. 肉类研究, 2016, 30(3): 25–28.
- LI Y N, LIU W Y, ZHANG S L, et al. Separation, purification and analysis of salty peptides derived from bovine bone by chromatography and mass spectrometry[J]. Meat Research, 2016, 30(3): 25–28.
- [48] LI Y, BI J C, LIN Z Y, et al. Mining of kokumi peptides in chicken broth with peptidomics[J]. International Journal of Gastronomy and Food Science, 2023, 32: 100693.
- [49] ZHANG Y, KE H, BAI T, et al. Characterization of umami compounds in bone meal hydrolysate[J]. Journal of Food Science, 2021, 86(6): 2264–2275.
- [50] XIE X N, DANG Y L, PAN D D, et al. The enhancement and mechanism of the perception of saltiness by umami peptide from *Ruditapes philippinarum* and ham[J]. Food Chemistry, 2023, 405: 134886.
- [51] BU Y, SUN C N, GUO J Q, et al. Identification novel salt-enhancing peptides from largemouth bass and exploration their action mechanism with transmembrane channel-like 4 (TMC4) by molecular simulation[J]. Food Chemistry, 2024, 435: 137614.
- [52] BU Y, ZHOU Y, SUN C N, et al. Identification novel salty-enhancing peptides from sea cucumber collagen: AlphaFold2 modeling and molecular simulation[J]. Food and Bioprocess Technology, 2023, 17(8): 2435–2445.
- [53] 安灿, 王欣, 陈美龄, 等. 蛋白酶水解龙头鱼产生咸味的研究[J]. 中国食品添加剂, 2017(1): 135–140.
- AN C, WANG X, CHEN M L, et al. Fish enzymatic hydrolysis protein enhances salt taste of bombay duck[J]. China Food Additives, 2017(1): 135–140.
- [54] 张顺亮, 成晓瑜, 乔晓玲, 等. 牛骨酶解产物中咸味肽组分的分离纯化及成分研究[J]. 食品科学, 2012, 33(6): 29–32.
- ZHANG S L, CHENG X Y, QIAO X L, et al. Isolation, purification and composition analysis of salty peptides from enzymolyzed bovine bone[J]. Food Science, 2012, 33(6): 29–32.
- [55] 王欣, 安灿, 陈美龄, 等. 酶水解哈氏仿对虾蛋白提高咸味的研究[J]. 中国调味品, 2017, 42(5): 12–16.
- WANG X, AN C, CHEN M L, et al. Enzymatic hydrolysis of *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) protein for enhancing saltiness[J]. China Condiment, 2017, 42(5): 12–16.
- [56] 陈瑞霞. 淘汰蛋鸡蛋白咸味增强肽的制备及其在广式腊肠中的应用研究[D]. 烟台: 烟台大学, 2020.
- CHEN R X. Preparation of salt-enhanced peptide by spent hen protein and its application in cantonese sausage[D]. Yantai: Yantai University, 2020.
- [57] LIANG L, DUAN W, ZHANG J C, et al. Characterization and molecular docking study of taste peptides from chicken soup by sensory analysis combined with nano-LC-Q-TOF-MS/MS[J]. Food Chemistry, 2022, 383: 132455.
- [58] 张康逸, 屈凌波, 温青玉, 等. 咸味肽的制备技术研究进展[J]. 中国调味品, 2022, 47(6): 204–211.
- ZHANG K Y, QU L B, WEN Q Y, et al. Research progress on the preparation technology of salty peptides[J]. China Condiment, 2022, 47(6): 204–211.
- [59] 党亚丽, 张中健, 闫小伟, 等. 巴马火腿酶解物中呈味肽的分离纯化及其结构研究[J]. 食品科学, 2010, 31(13): 127–131.
- DANG Y L, ZHANG Z J, YAN X W, et al. Isolation, purification and structural identification of flavor peptides from enzymolyzed parma ham[J]. Food Science, 2010, 31(13): 127–131.
- [60] 张铭霞, 陈思羽, 李露, 等. 食品中呈味肽类组分研究进展[J]. 中国食品学报, 2016, 16(2): 209–217.
- ZHANG M X, CHEN S Y, LI L, et al. Research progress in flavor peptides in food[J]. Journal of

- Chinese Institute of Food Science and Technology, 2016, 16(2): 209–217.
- [61] XU J J, ELKADDI N, GARCIA-BLANCO A, et al. Arginyl dipeptides increase the frequency of NaCl-elicited responses via epithelial sodium channel alpha and delta subunits in cultured human fungiform taste papillae cells[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 7483.
- [62] REIS ROCHA R A, REIS ROCAH L C, RIBEIRO M N, et al. Effect of the food matrix on the capacity of flavor enhancers in intensifying salty taste[J]. Journal of Food Science, 2021, 86(3): 1022–1032.
- [63] BAI W D, LIANG J X, ZHAO W H, et al. Umami and umami-enhancing peptides from myofibrillar protein hydrolysates in low-sodium dry-cured Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) under the action of *Lactobacillus plantarum*[J]. International Journal of Food Science & Technology, 2022, 57(8): 5494–5503.
- [64] CHEN Q, LIU Q, SUN Q X, et al. Flavour formation from hydrolysis of pork sarcoplasmic protein extract by a unique LAB culture isolated from Harbin dry sausage[J]. Meat Science, 2015, 100: 110–117.
- [65] ZHU W H, ZHU L W, YANG W L, et al. Optimization of the enzymatic hydrolysis assisted by ultra-high pressure processing of alaska pollock frame for improving flavour[J]. Journal of Aquatic Food Product Technology, 2020, 29(6): 567–576.
- [66] GOMES C, FERREIRA D, CARVALHO J P F, et al. Current genetic engineering strategies for the production of antihypertensive ACEI peptides[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2020, 117(8): 2610–2628.
- [67] STEINSHOLM S, OTERHALS Å, UNDERHAUG J, et al. Sensory assessment of fish and chicken protein hydrolysates. Evaluation of NMR metabolomics profiling as a new prediction tool[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(12): 3881–3890.
- [68] PARK S Y, JEONG Y J, KIM M Y, et al. An analytical method for the validation of a salt-enhancing peptide using a liquid chromatography and a nuclear magnetic resonance (NMR) spectroscopy[J]. Journal of Life Science, 2017, 27(11): 1324–1330.
- [69] ADOCHITEI A, DROCHIOIU G. Rapid characterization of peptide secondary structure by FT-IR spectroscopy[J]. Academia Română Revue Roumaine de Chimie, 2011, 56(8): 783–791.
- [70] HAKIMI S, KARI N M, ISMAIL N, et al. Evaluation of taste active peptides and amino acids from anchovy proteins in fish sauce by *in silico* approach[J]. Food Science and Biotechnology, 2022, 31(7): 767–785.
- [71] PEI J Y, GAO X C, PAN D D, et al. Advances in the stability challenges of bioactive peptides and improvement strategies[J]. Current Research in Food Science, 2022, 5: 2162–2170.
- [72] ZHANG J C, ZHANG J C, LIANG L, et al. Identification and virtual screening of novel umami peptides from chicken soup by molecular docking[J]. Food Chemistry, 2023, 404: 134414.
- [73] 侯婷婷, 刘鑫, 崔福顺, 等. 低钠发酵肉制品理化特性及风味分析[J]. 食品与机械, 2019, 35(10): 126–130, 205.
- HOU T T, LIU X, CUI F S, et al. Study on physicochemical property and flavor of fermented meat products with low sodium[J]. Food & Machinery, 2019, 35(10): 126–130, 205.
- [74] VIDAL V A S, SANTANA J B, PAGLARINI C S, et al. Adding lysine and yeast extract improves sensory properties of low sodium salted meat[J]. Meat Science, 2020, 159: 107911.
- [75] LI F, ZHUANG H, QIAO W W, et al. Effect of partial substitution of NaCl by KCl on physicochemical properties, biogenic amines and *N*-nitrosamines during ripening and storage of dry-cured bacon[J]. Journal of Food Science and Technology, 2016, 53(10): 3795–3805.
- [76] 赵颖颖, 徐幸莲, 王霞, 等. 咸味肽(鸟胺牛磺酸)添加量对低钠肉糜热凝胶特性的影响[J]. 肉类研究, 2012, 26(5): 17–21.
- ZHAO Y Y, XU X L, WANG X, et al. Effect of orn-taurine as a salty peptide on textural properties of heat-induced minced chicken gels at low ionic strength[J]. Meat Research, 2012, 26(5): 17–21.
- [77] BU Y, XU W T, ZHU W H, et al. Effects of different of salt-reducing formulas on the quality characteristics of clam sausage[J]. E3S Web of Conferences, 2020, 213: 01016.
- [78] ZANELLO P P, SFORZA S, DOSSENA A, et al.

Antimicrobial activity of poultry bone and meat trimmings hydrolyzates in low-sodium turkey food[J].

Food Funct, 2014, 5(2): 220–228.

## Research Progress on Saltiness Sensing Mechanisms and Animal-derived Saltiness Peptides

LIU Qiang<sup>1,2</sup>, LIU Haixia<sup>1,3</sup>, CHEN Rui<sup>1,3</sup>, WANG Shiyu<sup>1</sup>, SUN Yuxuan<sup>1,3</sup>, WANG Min<sup>1</sup>,  
GAI Shengmei<sup>1</sup>, HAN Tianlong<sup>1,3\*</sup>, LIU Dengyong<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>College of Food Science and Engineering, Bohai University, Jinzhou 121013, Liaoning

<sup>2</sup>Meat Innovation Center of Liaoning Province, Jinzhou 121013, Liaoning

<sup>3</sup>Liaoning Kazuo Hybrid Wild Boar Science and Technology Backyard, Chaoyang 122305, Liaoning)

**Abstract** Taste science has attracted much attention in recent years, and the perception mechanism of sour, sweet, and bitter taste has been clarified. However, the relationship between salty taste perception mechanism and salty peptide is still in the stage of research and verification. The purpose of this review was to summarize and discuss the latest progress in the field of salty taste perception. Salty taste was a basic quality in taste, and its perception mechanism involved many participating processes, including salty taste receptors, signal transduction pathways, and brain neural networks. The salty receptors, such as ENaC, ASIC1, TRPV1, and TMC4 receptors, and their roles in salty taste perception were deeply discussed. The taste characteristics and preparation and identification techniques of animal-derived salty peptides were introduced. The application and challenges of salty peptides in the food industry were summarized. These studies were of great significance in exploring the salty taste perception, the mechanism of salty peptides, the preparation and industrial application of animal-derived salty peptides, the relationship between salty taste and health, and the promotion of salt reduction, and provide insights into the future development of this field.

**Keywords** salty taste perception; ENaC; ASIC1; channel mechanism; salty peptides of animal origin; salt substitute