

**ACTIVIDAD ENZIMÁTICA DE LAS CALPAÍNAS CATEPSINAS Y CASPASAS EN EL
ESTRÉS OXIDATIVO DE LA CARNE DE CERDO DURANTE LA CONVERSIÓN Y
MADURACIÓN.**

DIEGO ENRIQUE OCHOA FLOREZ

**UNIVERSIDAD NACIONAL ABIERTA Y A DISTANCIA UNAD
ESCUELA DE CIENCIAS BÁSICAS TECNOLOGÍA E INGENIERÍA.
ESPECIALIZACIÓN EN PROCESOS DE ALIMENTOS Y BIOMATERIALES**

2022

**ACTIVIDAD ENZIMÁTICA DE LAS CALPAÍNAS CATEPSINAS Y CASPASAS EN EL
ESTRÉS OXIDATIVO DE LA CARNE DE CERDO DURANTE LA CONVERSIÓN Y
MADURACIÓN.**

DIEGO ENRIQUE OCHOA FLOREZ

**Monografía para optar al título de Especialista en procesos de alimentos y
biomateriales**

Asesor Temático

MARCO MASON

PhD in Mountain, Environment and Agriculture (MEA)

**UNIVERSIDAD NACIONAL ABIERTA Y A DISTANCIA UNAD
ESCUELA DE CIENCIAS BÁSICAS TECNOLOGÍA E INGENIERÍA.
ESPECIALIZACIÓN EN PROCESOS DE ALIMENTOS Y BIOMATERIALES**

2022

Nota de aceptación:

Firma del presidente del jurado

Firma del jurado

Firma del jurado

Cúcuta, 10 de octubre 2022

DEDICATORIA

A Dios por su guía, a mí por tanta paciencia y a mi madre su compañía y apoyo. Los tres pilares fundamentales que permitieron la realización y el alcance de este logro.

Yo describo así el arte de investigar.

“Lo que define al filósofo es el valor de no guardarse ninguna pregunta en el corazón. Debe parecerse al Edipo de Sófocles, quien indagó sin cesar para descubrir su terrible destino, aunque intuía que las respuestas que obtuviera tenían que precipitarlo a lo más horrible”.

Arthur Schopenhauer

CONTENIDO

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 10 |
| INTRODUCCION | 11 |
| OBJETIVOS..... | 13 |
| | |
| CAPITULO 1 | 14 |
| <u>CADENA PRODUCTIVA Y ESTRÉS OXIDATIVO DE LA CARNE DE CERDO</u> | |
| 1.1 GENERALIDADES Y CADENA PRODUCTIVA DE LA CARNE DE CERDO | 14 |
| 1.1.1 Crianza y razas comerciales | 14 |
| 1.1.2 Índices de producción y comercialización | 23 |
| | |
| 1.2 PROCESO DE CONVERSIÓN Y MADURACIÓN DE MUSCULO A CARNE | 26 |
| 1.2.1 Proceso de conversión de la carne de cerdo | 26 |
| 1.2.2 Maduración de la carne <i>postmortem</i> | 31 |
| | |
| 1.3 PARÁMETROS DE CALIDAD EN LA CARNE DE CERDO | 32 |
| 1.3.1 Capacidad de retención de agua. | 32 |
| 1.3.2 Terneza | 33 |
| 1.3.3 Actividad proteolítica..... | 34 |
| 1.3.4 Color..... | 35 |
| | |
| 1.4 FACTORES QUE INFLUYEN EN LA CALIDAD FINAL DE LA CARNE DE CERDO | 36 |
| 1.4.1 Razas y genotipos: | 36 |
| 1.4.2 Sexo y castración | 38 |
| 1.4.3 Rendimiento de canal y composición magra..... | 38 |

| | |
|--|-----------|
| 1.4.4 Temperatura | 39 |
| 1.4.5 Alimentación y estado físico | 40 |
| 1.4.6 El pH..... | 42 |
| 1.4.7 Actividad proteolítica y enzimática..... | 43 |
| | |
| 1.5 ESTRÉS OXIDATIVO Y SU EFECTO EN LA CARNE DE CERDO..... | 44 |
| 1.5.1 Etiología..... | 45 |
| 1.5.2 Epidemiología | 46 |
| 1.5.3 Metabolismo muscular y esquelético | 47 |
| 1.5.4 Fisiopatología | 48 |
| 1.5.5 Síntomas y manifestaciones | 50 |
| 1.5.6 Diagnostico | 51 |
| | |
| CAPITULO 2..... | 52 |
| <u>ACTIVIDAD ENZIMÁTICA E INCIDENCIA DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS EN EL ESTRÉS OXIDATIVO</u> | |
| 2.1. PROTEASAS DE MAYOR INCIDENCIA EN EL estrés OXIDATIVO DE LA CARNE DE CERDO..... | 53 |
| 2.1.1. Calpaínas | 53 |
| 2.1.2. Catepsinas..... | 57 |
| 2.1.3. Caspasas..... | 58 |
| 2.1.4. Efecto de las proteasas en la calidad de la carne..... | 59 |
| 2.2. ACCIÓN DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS EN EL ESTRÉS OXIDATIVO..... | 62 |

| | |
|--|-----------|
| CAPITULO 3 | 68 |
| <u>MÉTODOS Y TÉCNICAS DE INHIBICIÓN DE LA ACTIVIDAD ENZIMÁTICA DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS.</u> | |
| 3.1. INACTIVACIÓN ENZIMÁTICA..... | 68 |
| 3.2. METODOS NO CONVENCIONALES DE INHIBICIÓN ENZIMATICA | 68 |
| 3.2.1. Nanomateriales..... | 69 |
| 3.2.2. Irradiación..... | 70 |
| 3.2.3. Altas presiones | 71 |
| 3.2.4. Electro procesado..... | 71 |
| 3.2.5. Ultrasonidos..... | 72 |
| 3.3. MÉTODOS DE INHIBICIÓN ENZIMÁTICOS IMPLEMENTADOS EN PROTEASAS..... | 73 |
| 3.3.1. Inhibición de la actividad enzimática de las calpaínas | 74 |
| 3.3.2. Inhibición de la actividad enzimática de las catepsinas | 77 |
| 3.3.3. Inhibición de la actividad enzimática de caspasas..... | 79 |
| 3.4. VENTAJAS DE LA INACTIVACIÓN ENZIMÁTICA DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS..... | 84 |
| CONCLUSIONES | 86 |
| BIBLIOGRAFÍA | 88 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Ciclo reproductivo del cerdo. | 16 |
| Figura 2. Morfología general de un cerdo. | 17 |
| Figura 3. Raza Large White. | 18 |
| Figura 4. Raza Yorkshire. | 18 |
| Figura 5. Raza Landrace. | 18 |
| Figura 6. Raza Chester White. | 19 |
| Figura 7. Raza Pietrain. | 19 |
| Figura 8. Raza Hampshire. | 20 |
| Figura 9. Raza Tamworth. | 20 |
| Figura 10. Raza Poland China. | 21 |
| Figura 11. Raza Berkshire. | 21 |
| Figura 12. Raza Duroc Jersey. | 21 |
| Figura 13. Raza El Congo Santandereano. | 22 |
| Figura 14. Raza Curí. | 22 |
| Figura 15. Raza Cambouroug 22. | 23 |
| Figura 16. Índices de precios para carnes comerciales a finales del 2021. | 25 |
| Figura 17. Beneficio de ganado porcino en Colombia durante el 2019 y 2020. | 26 |
| Figura 18. Esquema de la estructura miofibrilar. | 28 |
| Figura 19. Estructura miofibrilar del músculo. | 31 |
| Figura 20. Oxido reducción de los pigmentos en la carne. | 35 |
| Figura 21. Requerimiento nutricional en la alimentación del cerdo según su etapa de crecimiento. | 40 |
| Figura 22. Alimentación adecuada de los cerdos durante la crianza. | 41 |
| Figura 23. Evolución del pH durante la conversión. | 43 |
| Figura 24. Estructura y contracción celular del musculo porcino. | 49 |
| Figura 25. Estructura de las m-calpaínas. | 53 |
| Figura 26. Estructura esquemática de la calpaína. | 54 |
| Figura 27. Estructura de la catepsina K. | 57 |
| Figura 28. caspasa Estructura de la 9. | 58 |
| Figura 29. Tasa de síntesis proteica al iniciar la inactividad muscular. | 60 |
| Figura 30. Activación de proteasas e inicio de autofagia oxidativa en las células musculares. | 61 |

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Etapas de crianza de un cerdo..... | 15 |
| Tabla 2. Razas generales y comerciales de cerdo..... | 18 |
| Tabla 3. Tecnologías de inhibición enzimática empleadas en proteasas. | 81 |

RESUMEN

El estrés oxidativo o síndrome de estrés porcino es una de las patologías que tienen mayor impacto sobre la calidad final de la carne de cerdo. Este síndrome se genera por factores fisicoquímicos durante la conversión y maduración; tales como el pH, la temperatura y la capacidad de retención de agua. Sin embargo, en los últimos años se ha asociado la actividad enzimática de ciertas proteasas con su incidencia en este síndrome en la carne de cerdo. El objetivo de esta monografía es exponer el efecto de la actividad enzimática de las calpaínas, catepsinas y caspasas en el estrés oxidativo de la carne de cerdo durante la conversión y maduración. Teniendo como fin comprender su acción, efectos y métodos de inhibición en pro de evitar carnes con baja calidad en la industria de alimentos. La incidencia de estas proteasas ha sido de alto impacto en la industria, generando importantes pérdidas económicas y materiales. Así mismo, se han indagado en métodos de inhibición enzimáticos, físicos, químicos y algunas tecnologías emergentes tales como campos magnéticos, ultrasonidos, irradiación e incluso altas presiones hidrostáticas que permitan regular la actividad enzimática de la carne durante la conversión reduciendo significativamente las pérdidas al nivel industrial. La aplicación de estos métodos permite tener mayor control sobre la actividad enzimática de estas proteasas, reduciendo los episodios de estrés que puede sufrir la carne durante la conversión y maduración. Actualmente, no solo se deben asociar factores químicos y físicos a las pérdidas de calidad, sino también factores enzimáticos. El estudio de estas últimas ha aumentado con el fin de regular los factores que inciden en el estrés oxidativo y de esta manera dar solución a la problemática presentada.

INTRODUCCION

En los últimos 35 años la industria porcina ha tenido que seleccionar y clasificar las carnes post mortem debido a la incidencia del fenómeno conocido como estrés oxidativo o porcino en el producto final del sacrificio que es la carne y piezas en canal (Bonelli & Schifferli, 2001). Se han asociado innumerables causales como la temperatura, el pH y factores genéticos de esta condición en la carne de cerdo que desencadena patologías en las misma y finalmente carnes con características pálidas, suaves y exudativas denominadas como PSE. La industria ha logrado mantener controladas las variables que influyen en esta condición, más no el efecto enzimático de las proteasas, las cuales son la principal causa de estrés en la carne definiendo la calidad y sus características finales. Estas enzimas, tras su activación desencadenan desnaturalización de las proteínas, aumento de la terneza, ablandamiento y palidez en la carne de cerdo, siendo responsables del estrés oxidativo en la carne durante el proceso de conversión y maduración (Morton et al., 2018).

Macías, (2020) encontró que los cerdos poseen de un 10 a un 30% de predisposición al estrés porcino, y por ende a desarrollar la característica PSE. Autores como Zequan et al., (2020) indicaron que, de cada 150 cerdos sacrificados, 54 de estos tienen predisposición a desarrollar estrés oxidativo y finalmente 43 de estos desarrollan características PSE tras la conversión de la carne. A partir de esto, aproximadamente el 28,7% de las canales de cerdo obtenidas en Colombia en 2020 desarrollaron este síndrome, lo cual equivale a 922.467 canales con características PSE, generando así grandes pérdidas económicas en la industria, que ascienden los \$ 5.557.863.675,00 COP (Finagro, 2020).

La industria de alimentos ha tenido que evaluar la actividad de las calpaínas, catepsinas, y caspasas, de las cuales hay efectos sin estudiar, e indagar en métodos de inhibición y activación durante el proceso de conversión. Dada la problemática planteada y a raíz del riesgo que tiene la carne de cerdo a desarrollar estrés oxidativo, es necesario aportar soluciones a la industria porcina considerando el efecto de la actividad enzimática de las proteasas sobre el estrés porcino y la incidencia de características PSE en la carne durante la conversión y maduración. Por lo anterior, surge la necesidad de mitigar los índices de pérdidas reportados y tener mayor control

sobre la actividad enzimática, para obtener mejores rendimientos en canal y mejorar la calidad y características finales de la carne.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Exponer el efecto de la actividad enzimática de las calpaínas, catepsinas y caspasas en el estrés oxidativo de la carne de cerdo durante la conversión y maduración.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar la incidencia del estrés oxidativo de la carne de cerdo durante la conversión y maduración.
- Relacionar la actividad enzimática de las calpaínas, catepsinas y caspasas en el estrés oxidativo de la carne de cerdo durante la conversión y maduración.
- Identificar metodologías de inhibición enzimática de las calpaínas, catepsinas y caspasas en la carne de cerdo durante la conversión y maduración con el fin de mitigar su efecto negativo en la industria cárnica.

CAPITULO 1

CADENA PRODUCTIVA Y ESTRÉS OXIDATIVO DE LA CARNE DE CERDO

1.1 GENERALIDADES Y CADENA PRODUCTIVA DE LA CARNE DE CERDO

El cerdo (*Sus scrofa domesticus*) es considerado una de las especies animales más importantes al nivel mundial. Esta es una de las carnes más consumidas en el mundo desde hace muchos años. La porcicultura muestra una mejora significativa en los indicadores de producción a comparación de otros tipos de carnes comerciales. La carne de cerdo es una fuente de proteína estable, económica, saludable para los humanos y además es una de las más apetecidas por sus sabores y jugos (Lopez-Bote, 2000).

La creciente importancia de los cerdos como fuente de alimento ha llevado a la evolución de su crianza hasta la tecnología de procesamiento en una forma de producción más masiva e industrializada. Hoy en día la cría de cerdos es un trabajo más técnico, basado nuevos métodos creados por la demanda en el mercado. Este mercado actual de carne de cerdo ha crecido significativamente a nivel nacional e internacional, presentando alta demanda del consumidor por calidad de la carne obtenida de este animal (Monserrate, 2021). Es por esto, que estudiar la cadena productiva desde las razas hasta el sacrificio se hace sumamente importante con el fin de no solo garantizar la demanda, sino aportar carne de calidad al consumidor.

1.1.1 Crianza y razas comerciales.

La crianza y razas de cerdos inicia con el ciclo productivos de los mismos y su manejo en la industria porcina. El ciclo empieza con un correcto y adecuado nacimiento, ya que desde este factor inicial se determinará la calidad de animal en crianza. Así mismo se debe garantizar que este tenga una buena etapa de lactancia la cual dura en promedio de 21 a 63 días. Posteriormente, la crianza evoluciona en el primer periodo que es la

iniciación. Esta fase comprende el destete hasta que el animal alcance un peso promedio de 20 Kg para seguir al levante. En esta fase de crianza, se clasifican los animales desde los 20 hasta los 45 Kg o 120 días de edad del animal. Esto indica que el animal está preparado para el engorde. En esta fase, se acelera el metabolismo, por lo cual la disponibilidad de nutrientes es mayor. Esta se realiza con el fin de que el animal alcance los 110 Kg (Carrero, 2005). De esta manera, la crianza del cerdo esta esquematizada para que la industria porcina, aproveche al máximo el desarrollo del animal y así obtener carne de la mejor calidad. En la tabla 1 se observan cada una de las fases mencionadas con el rango de edad o peso en kilogramos que comprende cada una.

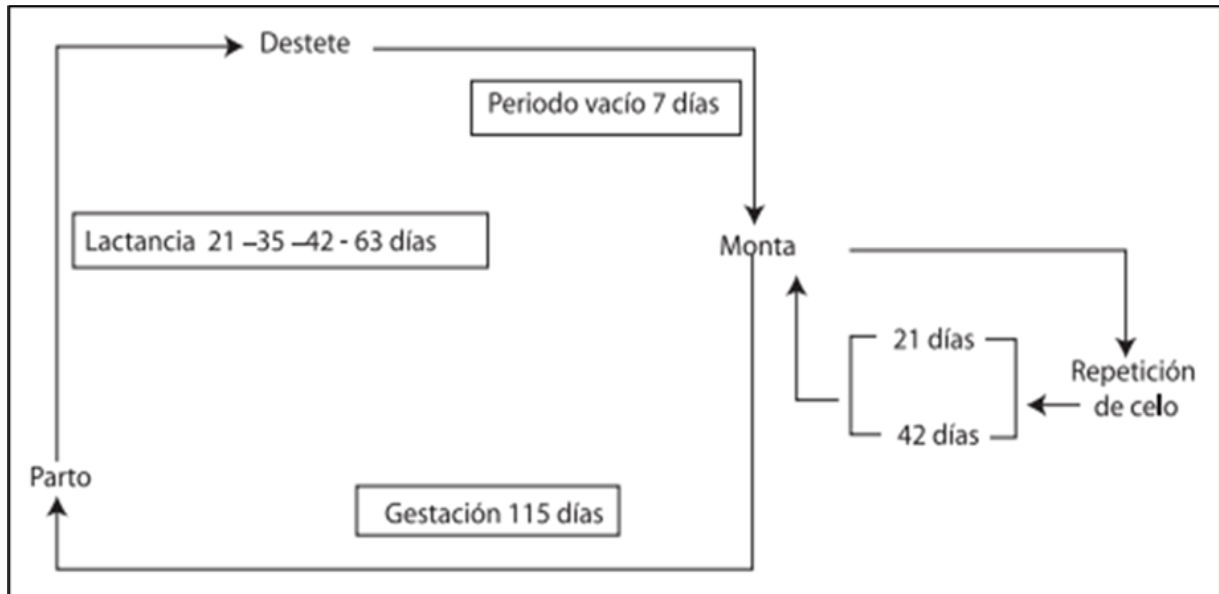
Tabla 1. Etapas de crianza de un cerdo.

| 0 DIAS | 21-63 DIAS | DESPUES DE 20 Kg | ENTRE 20 – 40 Kg | MAS DE 90 Kg |
|---------------|-------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------|
| Parto | Lactancia | Destete y precebo | Levante | Engorde y ceba. |

Fuente: Carrero, (2005).

Tras la crianza, se debe definir el ciclo productivo o gestante de una cerda. La gestación de una hembra es en promedio de 115 días, tiempo en el cual la hembra se prepara para la etapa de lactancia de su cría. Cuando se realiza el destete total, la hembra empieza a recuperar su metabolismo que en promedio tarda siete días, para finalmente alcanzar un nuevo celo. La fase reproductiva o el calor, dura unos 21 días y este celo se repite hasta 42 días donde es el rango en el que se puede alcanzar la preñez. Si es positiva la preñez, el ciclo de gestación se repite hasta que la fase fértil de la hembra se haga latente (Camacho *et al.*, 2013). En la figura 1 se observa el esquema del ciclo reproductivo anteriormente expresado.

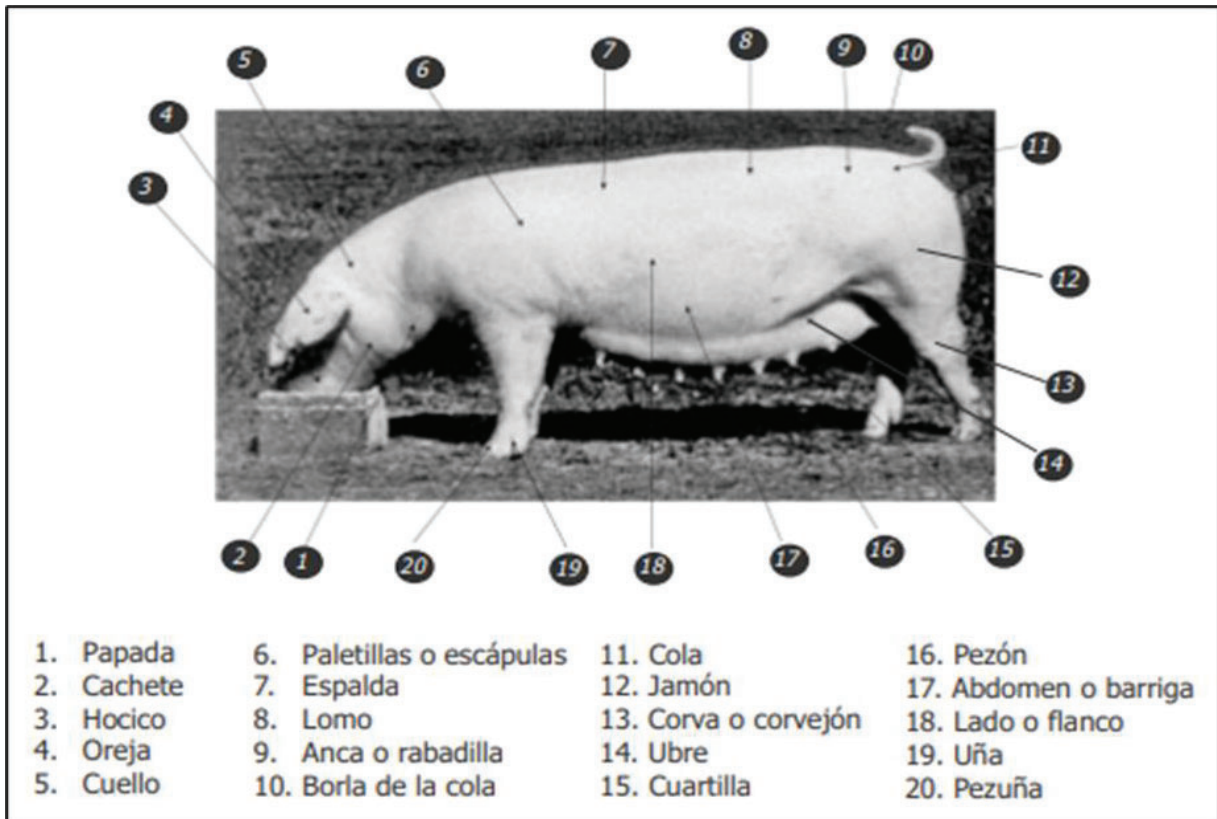
Figura 1. Ciclo reproductivo del cerdo.



Fuente: Carrero, (2005)

Dentro de las razas comerciales de cerdo, se parte del hecho de que de manera general todas las razas de cerdo provienen de una mezcla inicial de dos especies. Estas son *Sus scrofa*, que es el cerdo europeo y *Sus vittatus*, que es el cerdo salvaje del este y sudeste de Asia (Camacho *et al.*, 2013). Tras el cruce genético de estos dos se clasificó la especie que se conoce como cerdo y sus razas secundarias. Inicialmente, hay que tener en cuenta que la fisiología de los cerdos y sus razas presentan diferencias, de esta manera se clasifican en variedades y subvariedades dependiendo del tipo de variación y lugar de procedencia. En la figura 2 se muestra un esquema general de las partes que comprende a un cerdo característico proveniente de dos cruces iniciales.

Figura 2. Morfología general de un cerdo.



Fuente: Carrero, (2005)

En la tabla 2 se observa de manera general las razas de cerdo y las características específicas de estas. Al nivel mundial las razas de cerdo son varias y estas surgen de razas madres. Las razas madres fueron aquellas que se usaron para realizar cruces genéticos y obtener razas con cualidades específicas. Donde ciencias como la genética aprovechó los genotipos de algunas, con el fin de cruzarlas con otras y modificar las razas. Sin embargo, también se han evaluado ciertas razas salvajes las cuales generalmente se conocen como razas criollas que son originarias de ciertas regiones específicas al nivel mundial (Lopez-Bote, 2000).

Tabla 2. Razas generales y comerciales de cerdo.

LARGE WHITE

Es de origen inglés del condado de York, esta es una mezcla originaria de China, Napolitana y Yorkshire. Su color característico es blanco con espalda recta y patas cortas. Esta es la raza de mayor fertilidad, su adaptación al medio le permite ser la más resistente y es la raza cuya carne es mayormente comercializada dado a sus altos jugos y sabores estimulantes al paladar.

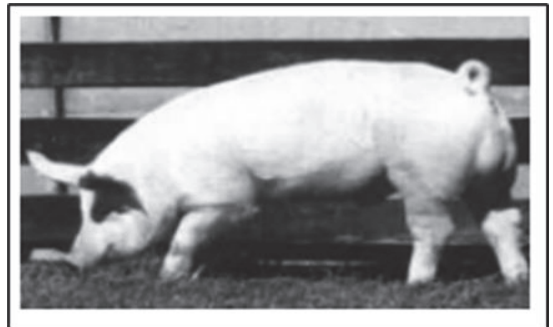
Figura 3. Raza Large White.



YORKSHIRE

Esta raza de cerdo es de origen inglés en mezcla de la raza Large White. Su color es blanco, de cara cóncava, orejas de tamaño mediano y erectas. Las hembras presentan alta fertilidad y producción de carne. Así mismo, son las más usadas para generar mezclas y obtener cerdos mestizos o híbridos con características específicas para la producción de carne.

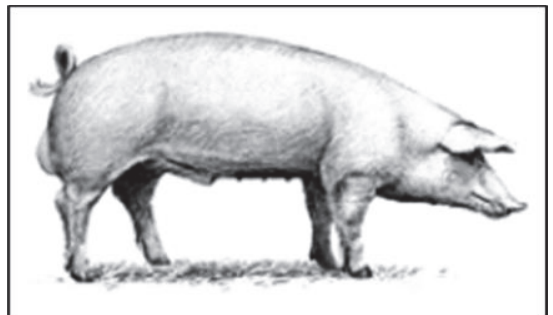
Figura 4. Raza Yorkshire.



LANDRACE

La raza Landrace es originaria de Dinamarca, con mezclas de razas portuguesas, inglesas e incluso españolas. Así mismo, tiene variedades como el cerdo alemán, francés, danés y americano. Su color general es

Figura 5. Raza Landrace.

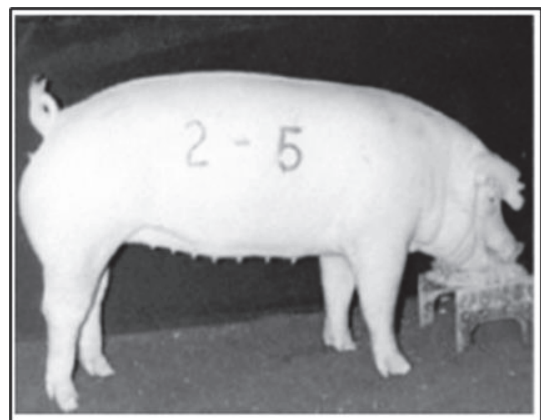


blanco, sus orejas son caídas, presentan un vientre profundo, cuerpo alargado y las hembras presentan una alta masa mamaria que la caracteriza sobre las demás especies.

CHESTER WHITE

Raza estadounidense por cruce de razas inglesas. Su color es blanco, aunque hay variedades de color azulado. Su cabeza es recta y orejas de tamaño mediano. Hacen parte de las razas más mansas, buenos productores de carnes y sabores apetecibles en la elaboración de productos cárnicos como los jamones.

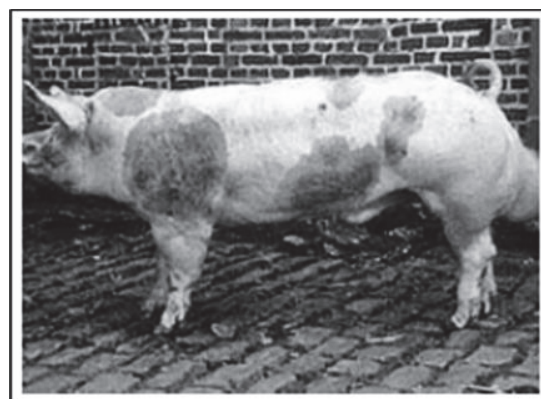
Figura 6. Raza Chester White.



PIETRAIN

Esta raza de nombre belga es una de las más famosas y comercial al nivel mundial. Esta es una mezcla de razas nativas siendo la primera raza mestiza o mutada. Presenta piel blanca pálida con manchas negras en su cuerpo. Ligeramente cóncava con cabeza y orejas pequeñas. La calidad en canal es sin igual y es las de mayor rendimiento. Presenta baja comercialización y alto costo dado a la baja fertilidad que presentan; sin embargo, se cruzan con otras razas con el fin de mejorarlas y aportar características específicas de la raza Pietrain.

Figura 7. Raza Pietrain.



HAMPSHIRE

Es una raza resultante entre las razas Duroc y Landrace. Es originario de Estados Unidos por la mezcla de estas razas en 1960.

Su cabeza es pequeña y posee papada y orejas alargadas y rectas. Es una raza de alta producción y rendimiento medio en canal. Una de las mayores cualidades que posee, es que es de las razas con menos sensibilidad al síndrome del estrés porcino, o estrés oxidativo.

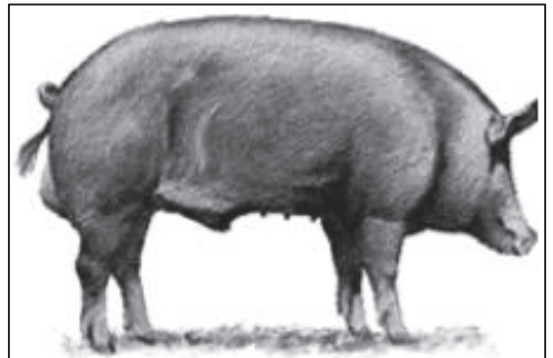
Figura 8. Raza Hampshire.



TAMWORTH

Raza de origen inglés de mayor antigüedad. Es ampliamente usada en el pastoreo y crianza porcino. Su cabeza es chata y en algunas ocasiones larga con perfil cóncavo y recto.

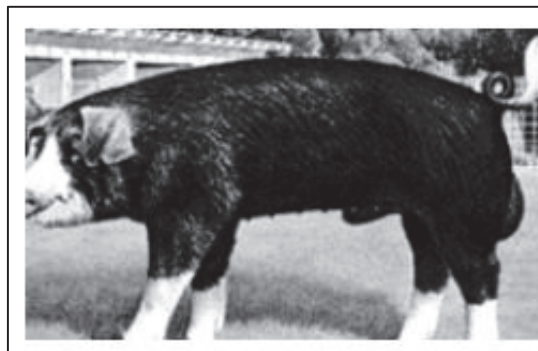
Figura 9. Raza Tamworth.



POLAND CHINA

Originario de Estados Unidos, es un cruce de razas Berkshire y otras razas no especificadas. Su color depende de la variedad. Unos son completamente negros y otros con manchas dorsales. Es de las razas de mayor cuerpo y orejones. Sus extremidades son largas, planas y de pezuña corta. Es muy conocido por su hocico punteado y cola corta y puntiaguda.

Figura 10. Raza Poland China.



BERKSHIRE

Raza inglesa con aspecto tercio o doblado. Sus miembros cortos hacen que esté presente una curvatura en su espalda y dorso. Característico de color o pardo rojizo con manchas negras difusas. Es una de las razas de mayor comercio dado a su disposición al cebo, grasas y rendimiento magro.

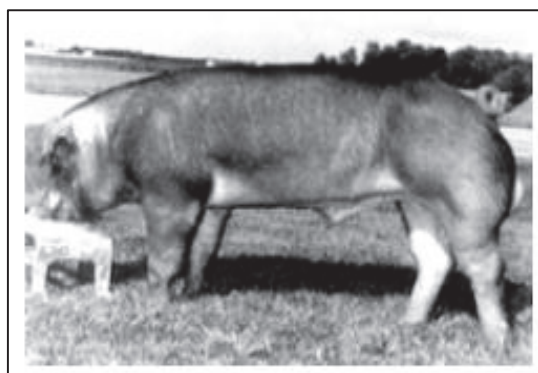
Figura 11. Raza Berkshire.



Figura 12. Raza Duroc Jersey.

DUROC JERSEY

Mezcla de razas estadounidenses, inglesas y portuguesas. Presenta color rojo con variantes doradas. Puede llegar a ser confundido con el Landrace, pero su parte posterior es única, ya que tiene un perfil recto semi cóncavo. Es altamente usado en los cruces de otras razas y es de las razas de menor producción de leche,



lo cual dificulta los procesos de crianza ya que el destete se da a la mitad del tiempo de las razas convencionales.

CONGO SANTANDEREANO

De color negro, cabeza pequeña, aplanada y achatada. Es originario de Colombia de las zonas cafeteras.

Es de las razas más mansas, y tiene alto índice de grasa en su dorso. Presenta alto metabolismo por lo cual en el engorde son los de mayor peso alcanzando más de 100 Kg en pie.

Figura 13. Raza El Congo Santandereano.



CURÍ

Es semejante a una raza de baja comercialización que es el Congo. Su cuerpo es más cilíndrico con patas cortas y trompa aguda.

Posee un color similar al Hampshire pero más opaco. Dentro de la producción es criado con fines de engorde cebo dado a su contenido graso en espalda y dorso.

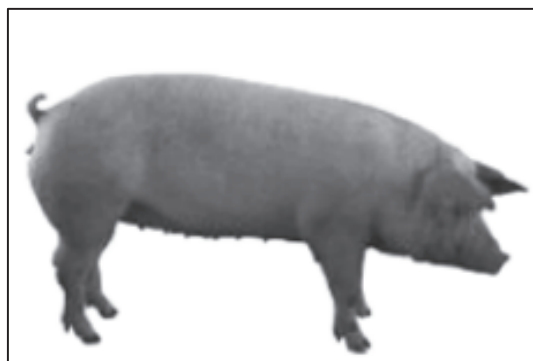
Figura 14. Raza Curí.



CAMBOUROUG 22

Figura 15. Raza Cambouroug 22.

Esta raza es sin duda la más comercial dentro de los cerdos cruzados o mestizos. Es altamente conocido ya que esta libre del gen de estrés, y puede producir más de 25 lechones por año. Es de los de mayor rendimiento en canal y presenta alta adaptación a la variedad climática. Sin duda las alteraciones genéticas, le han permitido ser una de las razas más predominantes en la cadena productiva porcina.



Fuente: Carrero, (2005)

1.1.2 Índices de producción y comercialización

La producción mundial de carne de cerdo fue en promedio de 122 millones de toneladas en 2021, un 11,2 % más que en 2020, concentrada principalmente en China, con un aumento previsto de 12 millones de toneladas, lo que representa el 94 % de la expansión mundial. Después de perder millones de cerdos debido a la peste porcina africana entre 2018 y 2020, la alta producción de China refleja principalmente el fuerte aumento en la liquidación de existencias de cerdos por parte de los granjeros para minimizar las pérdidas por la caída de los precios internos, mientras que el inventario de cerdos aumentó. Se anticipa que la producción en China se equilibrará con los requisitos nacionales con el lanzamiento de un mecanismo de monitoreo de precios en junio de 2022, junto con el plan para comprar carne de cerdo congelada en el mercado y establecer un precio mínimo (FAO, 2021).

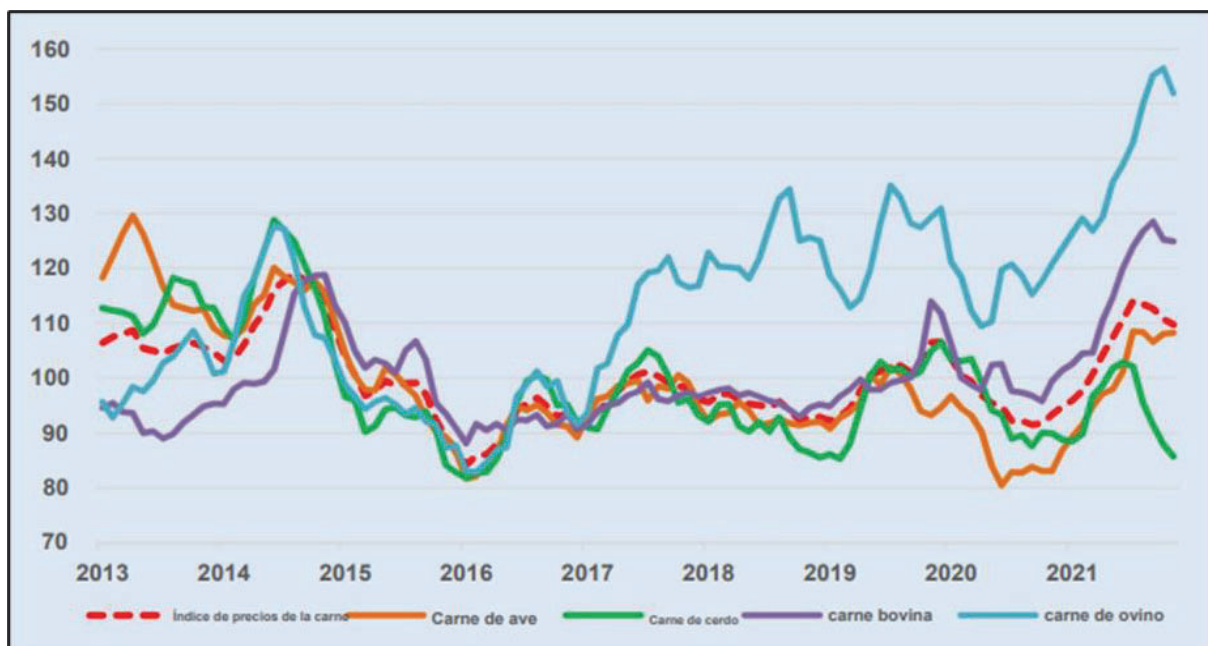
Aunque la peste porcina africana sigue siendo una amenaza en muchas partes del mundo, con casos activos en Asia y Europa y nuevas detecciones en la República

Dominicana y Haití, se prevén expansiones de la producción en la Unión Europea, Brasil, Vietnam, la Federación Rusa y los Estados Unidos. Sin embargo, se anticipan disminuciones de la producción en ciertas zonas de Estados Unidos, Filipinas, Myanmar y la República de Corea, compensando parcialmente las ganancias. La producción de carne de cerdo en la Unión Europea aumentó alrededor de un 3% de enero a agosto del 2021 en comparación con el mismo período del año anterior a este. Sin embargo, es probable que la perspectiva anual se limite a un aumento del 1,7 por ciento, lo que refleja la posibilidad de una desaceleración de la producción en el último trimestre del 2022 para controlar una situación de exceso de oferta derivada de las restricciones a la exportación relacionadas con la peste porcina africana, el aumento de los costos de alimentación y la demanda interna limitada (FAO, 2021; Monserrate, 2021)

Se prevé que Brasil y la Federación de Rusia aumenten la producción en alrededor de un 5,5 y un 2,4%, respectivamente, respaldados por un alza de las importaciones, hacia China, Indonesia, Egipto y la República de Corea que están absorbiendo gran parte de la producción porcina prevista gracias al aumento del consumo interno de carne de cerdo, mientras que es probable que Estados Unidos, la Federación de Rusia y Canadá importen menos en el 2022. Con el desarrollo de la producción porcina, las razas extranjeras, como Duroc, Large White y Yorkshire, se utilizan ampliamente en la producción porcina en China. Los cerdos mestizos Duroc Large White Yorkshire (DLY) son la primera preferencia para la producción de carne, especialmente para las grandes exportaciones a nivel mundial (Tang *et al.*, 2010).

Tras la peste porcina africana la FAO (organización de las naciones unidas para la alimentación y agricultura) reporto en diciembre del 2021 una baja significativa en el costo de la carne de cerdo en comparación a las otras carnes comerciales. Esto dado a los efectos de la peste que desencadenaron enormes pérdidas en la industria. En la figura 16 se observa el reporte emitido por esta organización.

Figura 16. Índices de precios para carnes comerciales a finales del 2021.



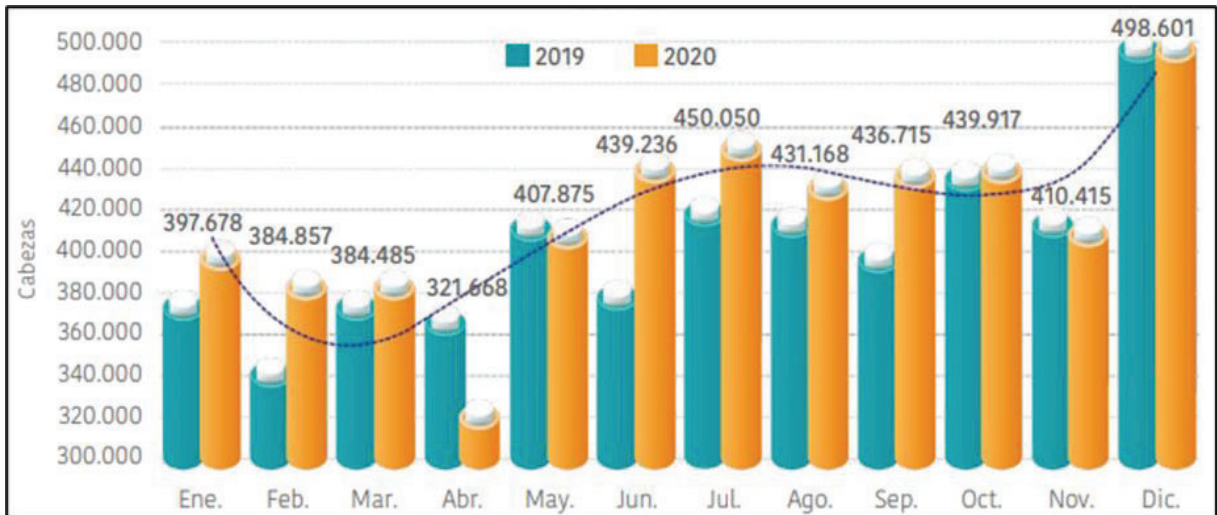
Fuente: FAO, (2021).

Como se expresó anteriormente, en el año 2021 la carne de cerdo presentó el más bajo costo de venta al nivel mundial con respecto a las demás carnes de consumo. Esta, ni siquiera alcanzó a estar sobre el precio índice promedio debido a la problemática de la peste y problemas en la calidad de la carne como el estrés oxidativo, entre otros (FAO, 2021; Tomey & Ortega, 2000). Por otro lado, la producción nacional de cerdo y beneficio formal del año 2020 en Colombia fue de 5'002.665 cabezas y se registró un crecimiento del 3,7%, frente al resultado del 2019, representado en 178.331 cabezas adicionales.

El comportamiento en el año 2020 estuvo sujeto a las medidas de reactivación, la recuperación de la demanda y del precio, así como los inventarios en granja. Al igual que en años anteriores, el beneficio en diciembre del 2019 y 2020, que fue de 498.601 cabezas, terminó siendo el máximo histórico de la porcicultura nacional. En la figura 17 se observa el beneficio de cabezas porcinas para el año 2019 y 2020. Pese a la coyuntura del sector en estos años, se logró continuar con la tendencia de crecimiento

que se registró desde el 2019, claro está que en el año 2020 se desaceleró, si se tiene en cuenta que fue de 3,7%, mientras en 2019 se ubicó en 8,8%. En el periodo 2019-2020, el beneficio nacional se aumentó en 2'505.032 cabezas y creció a una tasa promedio año de 7,8% (FAO, 2021).

Figura 17. Beneficio de ganado porcino en Colombia durante el 2019 y 2020.



Fuente: FAO, (2021)

1.2 PROCESO DE CONVERSIÓN Y MADURACIÓN DE MUSCULO A CARNE

1.2.1 Proceso de conversión de la carne de cerdo

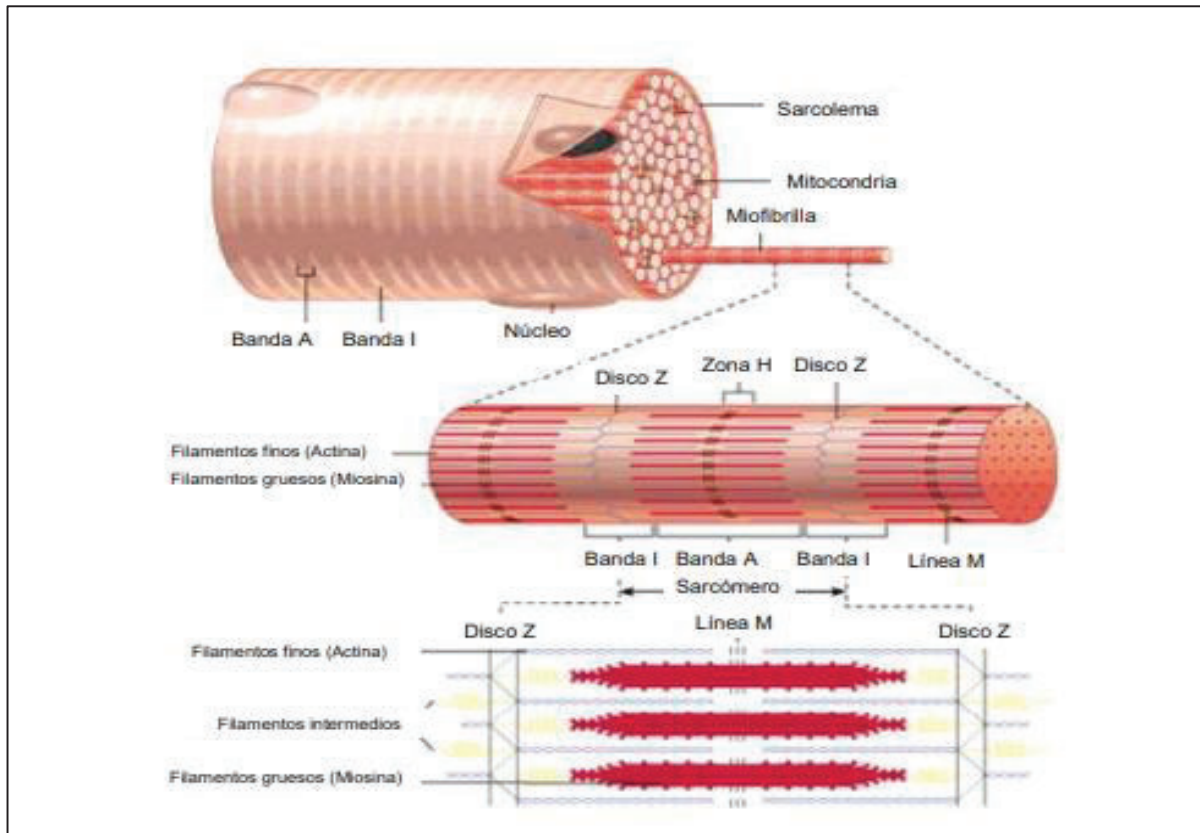
El proceso de conversión de músculo a carne esta dado por las interacciones bioquímicas en la canal tras el sacrificio, por lo cual la conversión se define como el proceso bioquímico que sufre el músculo para obtener carne. El proceso de conversión es el que define la ternura final de la carne, y esta a su vez está asociada a proteínas como la titina, nebulina, desmina (Zeng *et al.*, 2017) y troponina-T (Ouali *et al.*, 2013). Tras el sacrificio, empieza el periodo de conversión del músculo, iniciando con una disminución de la energía disponible al detenerse el metabolismo aeróbico que cambia a anaeróbico. Estos cambios aceleran la producción de ácido láctico, lo cual hace que el pH del medio muscular disminuya de neutro a 5,4 -5,8 aproximadamente.

Seguidamente, se presenta un aumento en la fuerza iónica debido a la nula actividad de las bombas de calcio, sodio y potasio, activándose así la actividad proteica muscular miofibrilar (Huff Lonergan *et al.*, 2010).

El proceso de conversión inicia con las células musculares, que poseen una estructura de bandas o estrías llamadas miofibrillas. Estas son las encargadas de los movimientos contráctiles de la célula muscular en una cantidad infinitesimal. Esas unidades repetidas son llamados sarcómeros, los cuales se encargan de los actos y movimientos físicos al nivel molecular y proteómico (Fraterman *et al.*, 2007). Estos sarcómeros son también conocidos como la unidad básica de la célula muscular y es el centro de altas interacciones proteicas (Badui Dergal, 2006).

Los sarcómeros contienen todos los elementos estructurales necesarios para el desarrollo físico de la contracción. La alineación de los sarcomas es lo que le da a la célula muscular su apariencia rayada tal cual como se observa en la figura 18. A partir de la figura, las líneas aparecen debido a la alternancia de regiones de proteína más densa (banda A) y regiones de proteína menos densa (Banda I) en las miofibrillas. Las bandas A e I están divididas a la mitad por regiones estrechas de intensidad de contraste, por lo que las bandas I estarán divididas por una línea oscura llamada banda o disco Z y las bandas A por una línea más clara o menos intensa llamada zona H. Además, en el medio de la región o zona H hay una línea delgada y densa que se llama línea M. La estructura entre dos líneas Z se denomina sarcómero. La banda I consta principalmente de filamentos finos, mientras que la banda A consta de filamentos gruesos y algunos filamentos delgados entrelazados. La actina, la troponina y la tropomiosina para los filamentos finos y la miosina para los filamentos gruesos son las principales proteínas del aparato de contracción muscular, tal cual como se observa en la figura 18 (Sierra, 2010).

Figura 18. Esquema de la estructura miofibrilar.



Fuente: Sierra, (2010)

En otros aspectos, una de las actividades de mayor importancia para los procesos de concesión es la mitocondrial, esta desencadena los procesos bioquímicos que finalmente generan la carne. La actividad mitocondrial es la reguladora redox del metabolismo energético. La actividad mitocondrial se ve acelerada por la apoptosis, lo cual es un indicador que las mitocondrias actúan como estabilizadores de la actividad muscular con el fin de evitar la degradación muscular y proteica. La estabilidad redox en los músculos esqueléticos disminuye considerablemente con el sacrificio, y por lo tanto, el músculo post mortem ya no puede mantener su entorno reductor. Este es un proceso que implica estrés oxidativo, que podría inducir la inflamación de la membrana mitocondrial o la pérdida del potencial de la membrana, lo que resultaría en una sobrecarga de Ca^{2+} y acumulación de especies reactivas de oxígeno (Zequan *et al.*, 2020).

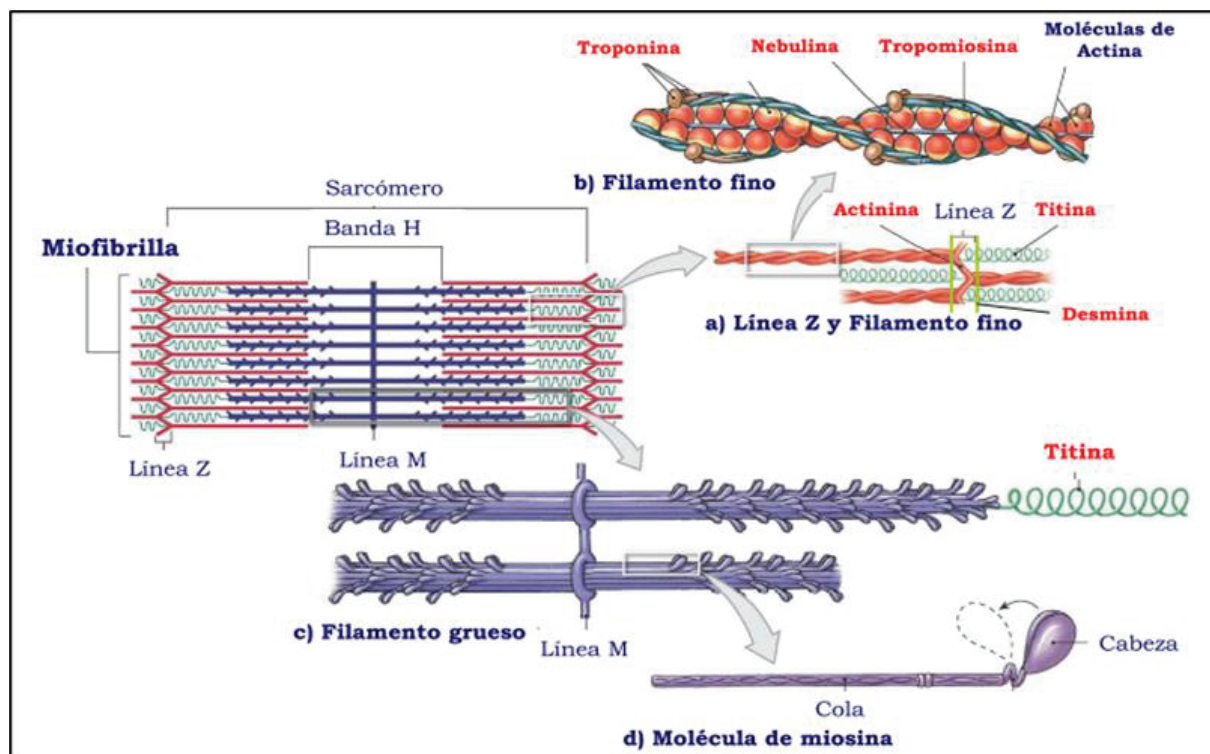
El proceso de transformación del músculo en carne consta de tres etapas: la fase *pre-rigor*, durante la cual el músculo sigue siendo vital, correspondiente a la fase de supervivencia del sistema nervioso, la fase apretada en la que se agotan los componentes energéticos (ATP, fosfocreatina, glucosa), y finalmente la fase cárnica, estrictamente una maduración posterior o fase blanda en la que se altera la estructura del músculo. Después de sacrificar al animal, el suministro de oxígeno y nutrientes a los músculos se reduce repentinamente debido al sangrado, lo que resulta en una disminución gradual de la energía disponible (Sierra, 2010). En este caso, el músculo se ve obligado a utilizar las reservas de glucógeno para sintetizar ATP a partir de la glucosa con el fin de mantener la temperatura y la integridad estructural, lo que da como resultado un cambio metabólico de aeróbico a anaeróbico (Aalhus *et al.*, 2017). Cuando los niveles de ATP disminuyen, se produce fosfato inorgánico, que estimula la descomposición de la glucosa en piruvato. En condiciones hipóxicas, esta vía continúa hasta la formación de lactato y un aumento en el lactato provoca una disminución gradual del pH muscular que continúa hasta que se agotan las reservas de glucógeno o se desactivan las enzimas que controlan el metabolismo muscular. Cuando las reservas musculares se agotan, la pérdida de ATP, que mantiene la integridad estructural del músculo, da como resultado una despolarización lenta de las membranas celulares, lo que resulta en un aumento de la fuerza iónica, en parte debido a una bomba de Ca^{2+} dañada, Na^+ y K^+ dependen del ATP, lo que lleva a la extracción de Ca^{2+} de esta manera se genera lo que se conoce como actividad mitocondrial por fuerza iónica en la conversión (Huff Lonergan *et al.*, 2010; Sierra, 2010).

Además de reducir la capacidad de la célula para mantener estados reducidos, estas iones Ca^{2+} reaccionan con la troponina, en esta reacción cambian su configuración, desbloqueando el sitio para estimular la unión de la actina al medio. Cuando están libres, las cabezas de miosina se unen a la actina, creando un enlace irreversible entre ellas en los sitios previamente ocupados por la troponina. De esta manera, las fibras finas se transfieren a las fibras gruesas, acortando el músculo (acortamiento del sarcómero) sin acortar las fibras, sino solo desplazándolas. La formación de actomiosina hace que los músculos se vuelvan tensos y rígidos, lo que da como resultado un cadáver rígido o estado de *rigor mortis* (Sierra, 2010).

Después del *rigor mortis*, comienza la fase de ablandamiento, lo que conduce a una mejora en la terneza de la carne debido a la ruptura fundamental de la estructura miofibrilar por parte de un importante sistema proteolítico endógeno. Sin embargo, a pesar de años de conocimiento acumulado sobre los procesos que conducen al endurecimiento de la canal y los que ocurren en el período posterior al endurecimiento, la variación en la terneza final de la carne aún no ha sido dilucidada, por lo que en los últimos años se ha producido una transformación en los procesos de sacrificio hasta la obtención de la canal (Liu *et al.*, 2018). Varias teorías han surgido en el proceso cárnico que han abierto la puerta a nuevas áreas de investigación. La información de los estudios sobre diversas patologías como el cáncer, la enfermedades neuronales y neuromusculares, etc., ocurren bajo las mismas condiciones de estrés e isquemia que se presentan en las primeras horas después del nacimiento. Cuando se presentan animales muertos y hemorragias a continuación, parecen indicar que los cambios en la estructura celular y proteica observada en el músculo después de la muerte del animal no ha sido dilucidada y puede estar relacionada con el proceso de muerte celular programada (PCM). Estos procesos se han observado en tejidos vivos sometidos a condiciones isquémicas y son estrategias que provocan que algunas de sus células se “suiciden” o mueran, con el objetivo final de asegurar la supervivencia del tejido y evitar daños mayores (Sierra, 2010).

Los principales cambios que ocurren en la estructura del músculo son el acortamiento de los sarcómeros, seguido por cambios proteolíticos en la estructura de las miofibrillas y proteínas relacionadas durante el envejecimiento de la carne. Estudios proteómicos recientes estiman que la estructura de los sarcómeros está determinada por lo menos 65 proteínas, excluyendo varias isoformas que están estrechamente coordinadas. En la figura 19 se observa la estructura miofibrilar y las proteínas implicadas en la actividad muscular en el proceso de conversión. Según la autora Sierra, (2010) la estructura miofibrilar tiene a ser general en mamíferos, componiéndose de filamentos finos de actina (troponina, nebulina y tropomiosina) y líneas Z de desmina, filamentos gruesos los cuales componen las miofibrillas implicadas en la actividad muscular.

Figura 19. Estructura miofibrilar del músculo.



Fuente: Sierra, (2010).

1.2.2 Maduración de la carne *postmortem*

La maduración cárnica se define como el proceso generado tras la conversión en el que la carne establece sus características (PSE o DFD), jugos y textura final. La maduración de la carne de cerdo determina lo que se conoce como el grado de envejecimiento de esta, lo cual define las características finales de la carne. Tras el proceso de conversión, la maduración define la ternura, jugosidad y calidad general de la carne, factores que están directamente relacionados a la actividad muscular y la actividad enzimática de las proteasas (Liu *et al.*, 2019). Así mismo la maduración de la carne establece la industrialización de esta, es decir los productos finales en los que esta se puede emplear. Si bien controlar la maduración permite definir las características con las que se desea la carne, sin embargo, cuando se presentan fallas las características finales con las que quede la carne son irreversibles (Macías, 2020).

1.3 PARÁMETROS DE CALIDAD EN LA CARNE DE CERDO

Entre el sistema de evaluación de la calidad de la canal de cerdo, se evalúan varios aspectos de gran relevancia. Unos de los más importantes son: el rendimiento de la canal, el cual tiene que ver directamente entre el peso de la canal y el peso del animal en vivo. De igual manera en algunos casos se evalúa la morfología (longitud de la canal) y su composición (porcentaje de tejido magro, grasa y hueso). La evaluación de parámetros *postmortem* es de gran importancia en la determinación de la calidad de la canal, ya que analizando indicadores como: terneza, color, capacidad de retención de agua, pH, conductividad eléctrica, y porcentaje de grasa intramuscular, se puede indicar una valoración *postmortem* con respecto al sacrificio del animal hasta la comercialización de la canal (Macías, 2020).

1.3.1 Capacidad de retención de agua.

La capacidad de la carne para retener la humedad durante el almacenamiento *post mortem* se denomina capacidad de retención de agua o por sus siglas en inglés (WHC). La capacidad de retención de agua está asociada a la ausencia de goteo, purga o pérdida de fluidos de la carne tras el sacrificio en los procesos de conversión y maduración (Zhang *et al.*, 2006). Dentro de los problemas más comunes en la industria cárnica en cuanto a la evaluación de la calidad de la carne esta la capacidad de retención de agua. Este es uno de los puntos críticos en animales de mayor masa muscular y más magros, dado a que estas razas provienen de cruces genéticos de animales que son susceptibles al estrés; presentando así una carne pálida, suave y exudativa (PSE) y carne oscura, firme y seca (DFD). Cuando dichos animales son sometidos a situaciones de estrés ya sean por el transporte o sacrificio suelen tener caídas de pH, generando así características PSE. Por ello se recomienda el manejo *post mortem* de las canales, como regular la temperatura y las condiciones de maduración para evitar afectar la calidad de la carne final.

El manejo *pre mortem* se ha estudiado en el beneficio de cerdos, donde se sacrificaron dos grupos con las siguientes características: el primer grupo fue insensibilizados de

manera individual y posteriormente su sacrificio, el segundo grupo fue hacinado en un corral y llevados a bandas de transporte para su insensibilización y posterior sacrificio. Los animales que fueron sacrificados de manera individual tuvieron valores de pH y temperatura normal y sin variación entre ellos, mientras que los que fueron sacrificados de manera grupal presentaron cambios en pH y además de ello los valores variaron entre la población. Lo anterior dado a que el sistema circulatorio de los cerdos presenta la posibilidad de proveer suficiente oxígeno al organismo, sólo cuando se encuentra en condiciones de tranquilidad, es por ello que el sacrificio individual o grupal de manera controlada ayudan a mantener su homeostasis obteniendo al final del sacrificio una carne de características normales, situación que no se presentó con los que fueron hacinados grupalmente ya que su oxigenación sanguínea no se realizó de la manera correcta produciendo estrés en el animal (Janacua *et al.*, 2006). La capacidad de retención de agua se mide gravimétricamente evaluando la exudación que presenta la carne tras ser sometida a presiones específicas, esto influye significativamente en la actividad de las proteasas, ya que una alta actividad de agua genera rompimiento de los enlaces de hidrogeno de la carne, causando sinéresis y por ende pérdida de la capacidad de retención de agua (Uzcátegui-Bracho & Jerez-Timaure, 2008).

1.3.2 Terneza

Dentro del consumo de la carne de cerdo, la terneza es uno de los parámetros que indica la calidad de esta, así mismo se define como la suavidad en boca, sabores y baja dureza de la carne. Los consumidores habituales, indican que la terneza está directamente relacionada con la jugosidad y sabor de la carne. Para esto es importante que la humedad de la carne sea ideal, y esta no se vea afectada por factores como exudación que desencadenen dureza y resequedad (Ouali *et al.*, 2013). Autores como Huff Lonergan *et al.*, (2010) asocian la terneza con la sensibilidad que tiene el musculo ante la actividad proteica para finalmente convertirse y madurar en carne. Desde un punto de vista físico, la terneza de la carne depende de la estabilidad del musculo esquelético y la actividad adecuada de proteínas, sin alterar la matriz extracelular del musculo (Juárez *et al.*, 2012). Además del análisis organoléptico, la ternura de la carne

se puede evaluar mediante una variedad de métodos mecánicos (corte, prensado, oscurecimiento), estructurales o químicos.

Uno de los métodos más comunes para medir la dureza de las herramientas es el corte mecánico con la unidad Warner-Bratzler, que mide la fuerza requerida para cortar un trozo de carne con una cuchilla roma. Hay muchas fuentes de variación de la ternura, que se pueden atribuir no solo a las diferencias en la raza, el sexo, la alimentación, el peso vivo y la presión previa al sacrificio, sino también desde un punto de vista físico, la ternura de la carne depende del proceso de conversión y de que no se genere rigidez cadavérica. La estructura e integridad de las células del músculo esquelético, variación en la longitud del sarcómero, número de enlaces cruzados entre el tejido conectivo y las fibras de colágeno, tamaño y cantidad de grasa muscular y actividad de las enzimas proteolíticas en las proteínas de la fibra muscular pueden generar alta dureza en la carne, dado al bajo metabolismo celular durante los procesos de conversión. La ternura se relaciona con la capacidad de retención de agua, pero hay que tener presente que una carne tierna no llega a ser ni dura ni exudativa (Sierra, 2010).

1.3.3 Actividad proteolítica.

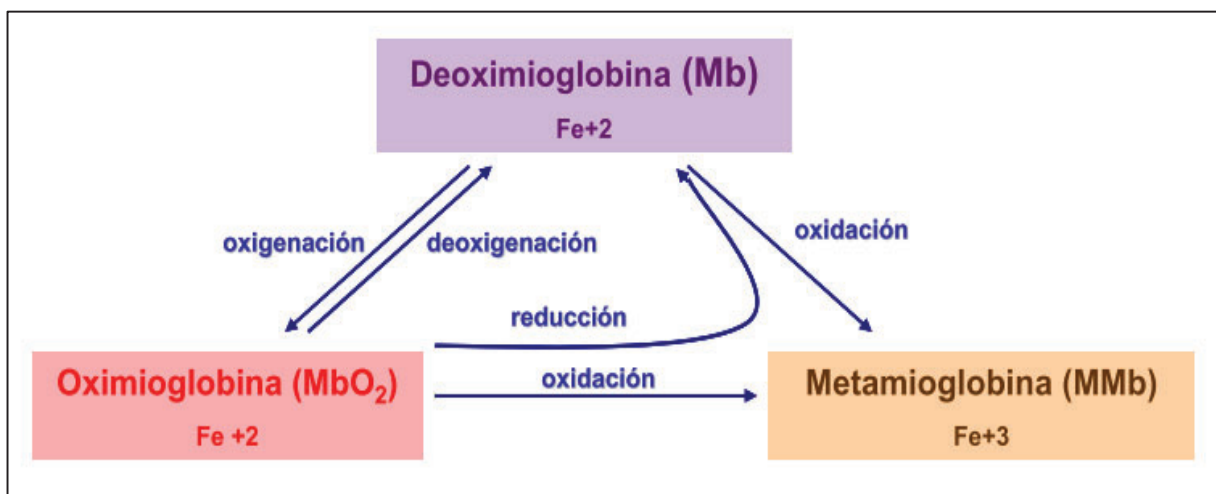
Una consideración primordial para el desarrollo de la calidad de la carne es la oxidación de proteínas. La oxidación de la cadena pesada de miosina puede resultar en una disminución de la ternura de la carne. Además, el entrecruzamiento de la cadena pesada de la miosina con la titina puede disminuir la solubilidad de la proteína y, posiblemente, la ternura de la carne. Se sabe que la oxidación de calpaína inhibe la degradación de proteínas catalizadas por calpaínas y, por lo tanto, los prooxidantes derivados del sodio tienen el potencial de afectar negativamente la ternura de la carne al estimular la agregación de proteínas y al inhibir su degradación. Se necesita investigación adicional para determinar los factores enzimáticos que gobiernan estos eventos dentro del músculo esquelético post mortem para desarrollar métodos mediante los cuales la ternura se pueda alterar o predecir de manera efectiva (Huff Lonergan *et al.*, 2010)

1.3.4 Color

El color es una de las características más importantes de la carne porque es el primer atributo que los consumidores pueden apreciar, lo que a su vez inspira su aceptación y elección de compra. El color de la carne depende de la estructura y el tipo de músculo, la concentración de hemo (principalmente mioglobina) en el músculo y su estado de oxidación. La cantidad de mioglobina en el músculo depende de diferentes factores de producción como la especie, la raza, la edad, el músculo, la dieta, etc. Su estado de oxidación o desnaturalización dependerá del proceso *post-mortem* afectado por la reducción, así como el tiempo de almacenamiento y las condiciones de comercialización. Según el estado de oxidación de los átomos de hierro en el grupo hemo, podemos distinguir tres formas diferentes de pigmento que le darán a la carne diferentes tonalidades (Sierra, 2010).

En la figura 20 se observa el proceso redox para los pigmentos cárnicos asociados anteriormente. Por lo tanto, en ausencia de oxígeno, el pigmento se parecerá a la deoximioglobina o mioglobina reducida (Mb), que es de color rojo púrpura. Cuando se expone al aire, el pigmento se oxida y se convierte en oximioglobina (MbO₂), dando el color rojo brillante es más atractivo para los consumidores. Tanto la mioglobina como la deoximioglobina pueden reaccionar con el oxígeno para formar la forma oxidada del pigmento llamado metamioglobina (MMb), que es de color marrón oscuro y los consumidores perciben que degrada el producto (Wakamatsu *et al.*, 2020).

Figura 20. Oxido reducción de los pigmentos en la carne.



Fuente: (Sierra, 2010).

1.4 FACTORES QUE INFLUYEN EN LA CALIDAD FINAL DE LA CARNE DE CERDO

Dentro de los factores que influyen en la calidad de la canal de cerdo, están asociados la edad, el sexo, la alimentación, y la base genética. Evaluando dichos factores, se parte de la idea que la carne se ve afectada desde la crianza, el transporte, sacrificio, hasta la distribución de sus productos finales del animal (Janacua *et al.*, 2006). Dentro de estos se destacan:

1.4.1 Razas y genotipos:

La selección genética del ganado porcino en las últimas décadas ha permitido el aumento del porcentaje magro en la calidad de la canal, a lo cual el consumidor ha preferido dicha carne sobre cualquier otra. Por ello según Mendel, (2004) se han establecido diversas alternativas para aumentar la calidad de la canal a través de un mayor grado de engrosamiento magro como:

- La utilización de razas precoces, mejorando así la grasa intramuscular. Dentro de dichas razas se destaca principalmente la Duroc.
- Implementar la castración de los machos; aunque ello reduce los índices de conversión de musculo a carne, permite elevados crecimientos del animal aumentando así su grasa intramuscular.
- Un correcto programa de alimentación con ingesta de lisina, permitiendo el crecimiento muscular y el correcto desarrollo de la grasa

Cualquier de las anteriores técnicas pueden ser usadas con o sin modificaciones. Lo realmente importante es la mejora de la calidad de la canal, no obteniendo solamente canales con grasa, sino que además de ello exista grasa al nivel tisular (intercelular o intracelular) en los músculos. El cruce entre razas en especial la raza Duroc permite tales características, de igual manera se pueden usar razas como: Meishan, que además

de su alta prolificidad, es un animal altamente precoz y puede ayudar en la deposición de grasa intramuscular en el cerdo, con altos rendimientos en cuanto al peso, pero con bajos índices de conversión de músculo a carne. A las razas y genotipos se les asocia con la pérdida de calidad, predisposición al estrés oxidativo y carnes con características PSE. Esto dado a que según el genotipo los cerdos pueden tener menor capacidad de retención de agua y generar goteo acelerando la actividad enzimática y por ende el estrés oxidativo (Hernández *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2006).

La industria porcina evalúa la incidencia de las variantes o defectos (PSE) carne pálida, suave y exudativa y (DFD) carne oscura, firme y seca en la calidad de la canal relacionándolas con razas de mayor predisposición. Según Castrillón *et al.*, (2007) dentro de dichas variantes la más común es la PSE ya que está reportada entre 10 y 30% de la población, aunque en algunos casos puede aumentar a 60%. Las características PSE en la carne van asociadas a una tasa rápida de glucólisis *postmortem*, presentando así una acidificación previa al sacrificio con una decadencia del pH. Esto sucede principalmente en cerdos con características genéticamente sensibles al estrés debido al mal manejo del animal antes del sacrificio. Santamaría *et al.*, (2016) indica que la característica de estrés en el cerdo está dada por el gen halotano sensitivo (nn), por eso las razas más susceptibles al estrés porcino son: halotanos positivos (nn) Pietrain, Belgian Landrace, Poland China y German Landrace. Esto en concordancia con Benjamin, (2005) quien manifestó que, *“El conocimiento sobre una proteína membranal llamada receptor a la rianodina, debido a su afinidad con esta sustancia, cumple la función del canal liberador de calcio y a su vez como puente que conecta el retículo sarcoplásmico y el túbulo transversal en la fibra muscular, esto puede ser responsabilidad del gen receptor a la rianodina (RYR). Favoreciendo la incidencia del síndrome del estrés porcino u oxidativo (PSS), también conocido como hipertermia maligna (HM)”*. Por lo cual, los cerdos con presencia de este gen desarrollan carnes PSE, con altos contenidos de carnes magras, poco apetecibles en la industria debido al gen halotano, el cual tiene efectos negativos sobre varias características de la calidad de la carne, entre éstas sobresalen el color y el exudado del músculo, de forma que las canales que proceden de animales halotano positivos o portadores tienen una carne más pálida y exudativa que la que procede de animales halotano negativos. Sin

embargo, se creía que el gen tenía un efecto positivo sobre la calidad de la carne, pero dicha hipótesis no ha sido comprobada científicamente (Santamaría *et al.*, 2016).

Finalmente, la base genética es de gran importancia al momento de evaluar la calidad de la canal porcina. De acuerdo con lo anterior, factores como la edad, sexo y alimentación van enlazados a la base genética ya que estos llegan a alterar la carne. Por lo cual, aspectos como la morfología, composición y variables fisicoquímicas se ven dependientes de la base genética del animal, o los genes propios de este, influyendo directamente en la calidad de la canal (Sierra, 2010).

1.4.2 Sexo y castración

Durante el crecimiento de los animales, cuando se observan altos pesos cerca de su sacrificio, se obliga a castrar al animal para evitar la presencia de olores sexuales en la carne y ocasionar un aumento en su peso y mayores rendimientos *postmortem*. Según Lopez-Bote, (2000) la castración del animal produce cambios considerables en el metabolismo corporal, produciendo así una mayor producción de grasa total, intra e intermuscular. Esta característica es de gran importancia ya que aporta componentes que realzan el aroma y el sabor, mejorando así las características de la canal. Por otro lado, la carne de los machos se vuelve más firme con la edad que la carne de las hembras, posiblemente en parte porque la testosterona puede tener un efecto estimulante sobre los niveles de colágeno. Sin embargo, en general, la carne de hembra tiene mejores cualidades organolépticas que la carne del macho (Sierra, 2010).

1.4.3 Rendimiento de canal y composición magra

Los cruces entre razas permiten elevados rendimientos de canal que igualan o superan a las variedades genéticas puras. En machos el rendimiento tiende a ser mayor que en las hembras, donde las pérdidas por oreo suelen ser mayor por su bajo contenido graso en la canal. Así mismo, el entrecruzamiento de razas permite canales más grasas donde el espesor graso puede llegar a medir 1,8 a 2,2 mm en razas Duroc. Estos

factores varían desde la raza, sexo y edad, ya que en razas como Pietrain puede superar los 4,0 mm. Igualmente el espesor suele ser mayor en machos castrados que en los no castrados, mientras que las hembras su espesor no varía considerablemente (Lopez-Bote, 2000).

1.4.4 Temperatura

Desde que se han reportado los primeros casos de estrés oxidativo en la carne, los estudios e investigaciones han asociado esta patología principalmente a factores como el pH y la temperatura (Bonelli & Schifferli R, 2001). La temperatura, sin duda ha sido uno de los factores que tienen mayor incidencia en la calidad final de la carne de cerdo. Cuando la temperatura del musculo se ve afectada de manera rápida antes del proceso de conversión, genera acortamiento del musculo previo al rigor; esto dado en un rango de 14 a 20°C. Por lo anterior, es necesario que tras el *rigor mortis* las canales sean sometidas a temperaturas entre 0 y 10°C, lo cual genera una extensión muscular dada por la actividad de los sarcómeros. Es fundamental no emplear temperaturas mayores a 10°C, ya que si esto sucede vuelve a ocurrir el acortamiento muscular de manera irreversible. Someter las canales a temperaturas de refrigeración constante reduce las implicaciones de baja terneza y estrés oxidativo. Además, reduce la carga y proliferación bacteriana del medio cárnico, obteniendo así un producto conforme y sin alteraciones en el proceso de conversión (Huff Lonergan *et al.*, 2010).

Por otra parte, cuando se presentan canales demasiado grandes con capas gruesas de grasa el gradiente de temperatura cambia y la actividad muscular se desarrolla de manera distinta. Las capas de grasa generan calor interno en el musculo, por lo cual es necesario que las temperaturas de enfriamiento sean más agresivas o en algunos casos se recomienda separar la canal con el fin de aumentar el área de contacto de enfriamiento. Como la tasa de enfriamiento disminuye, se llega a recomendar someter la canal a temperaturas no mayores a 5°C por tiempos prolongados; de esta manera se reduce la probabilidad de alteraciones fisicoquímicas (Rosenvold *et al.*, 2010). Dentro del análisis del efecto de la temperatura, se evalúa la velocidad de enfriamiento muscular, estando directamente relacionada con el metabolismo del musculo *pre rigor* y

post mortem, siendo precursor de la energía y el metabolismo ATP generado durante la conversión (Huff Lonergan *et al.*, 2010).

1.4.5 Alimentación y estado físico

La alimentación y la dieta nutricional a la que se sometan los cerdos durante su desarrollo determinará la pre-disponibilidad a patologías como el estrés oxidativo. Existe un efecto contradictorio del bajo nivel nutricional sobre la calidad de la carne de los cerdos. La restricción de la ingesta de energía resulta en una disminución del contenido de grasa intramuscular y el bajo consumo de aminoácidos como la lisina, mejora la ternura. Cuando el contenido proteico es tan bajo, que las proteasas como las calpaínas, catepsinas y caspasas se activan, pero no generan apoptosis ni degradación miofibrilar muscular (Tang *et al.*, 2010). En la figura 21, se observan los requerimientos nutricionales básicos de los cerdos según la etapa de crecimiento representada para el peso en kilogramos del animal.

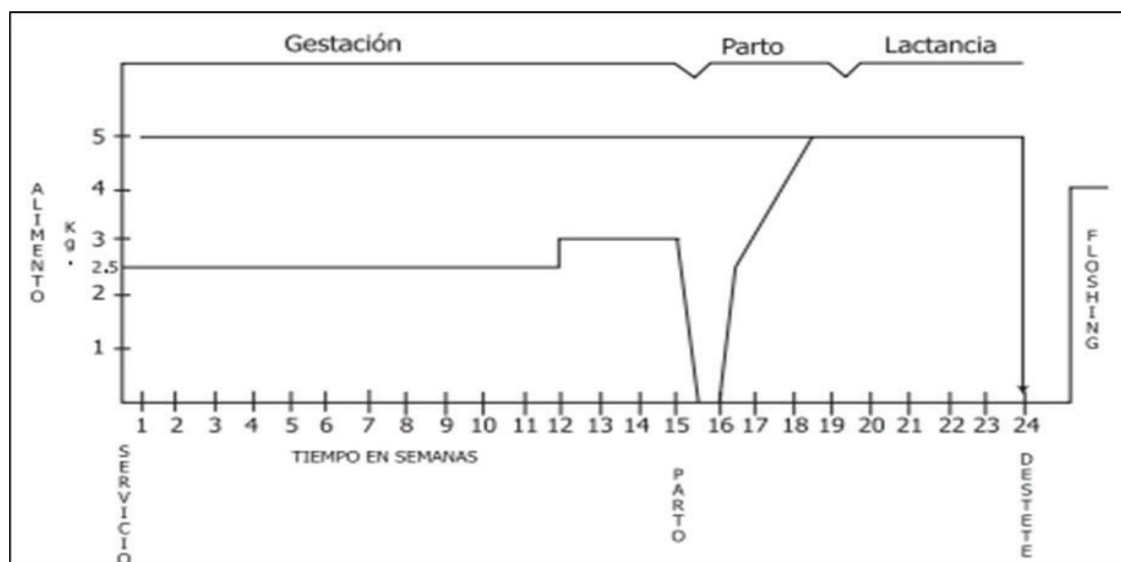
Figura 21. Requerimiento nutricional en la alimentación del cerdo según su etapa de crecimiento.

| Ciclo de vida | ETAPAS DE CRECIMIENTO | | | | |
|---------------------------|------------------------------|---------|---------|---------|----------|
| Peso corporal | 5 – 10 | 10 – 20 | 20 – 35 | 35 – 60 | 60 – 100 |
| Energía digestible | 3500 | 3500 | 3500 | 3500 | 3500 |
| Kcal | | | | | |
| Proteína cruda % | 22 | 18 | 16 | 14 | 13 |
| Calcio % | 0,80 | 0,65 | 0,65 | 0,50 | 0,50 |
| Fosforo % | 0,60 | 0,50 | 0,50 | 0,40 | 0,40 |
| Fibra cruda % | ---- | ---- | 5 | 7 | 7 |
| Grasa % | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |

Fuente: Monserrate, (2021)

Dentro de los alimentos disponibles para la crianza de cerdos están principalmente las bellotas, pasto, lactosueros, proteínas y concentrados. Generalmente se estima que en una dieta de 1 kg en peso por cada 8 o 10 kg de bellota fresca consumida, generan una mayor digestión de los animales aumentando así el aprovechamiento de los componentes de las bellotas produciendo ganancias en masa muscular. Mientras que las cantidades ingeridas de pasto varían según la raza del cerdo. Por tal motivo es recomendable establecer las necesidades nutricionales de cada raza según el estado fisiológico del cerdo y posteriormente ser alimentado (Santamaría *et al.*, 2016). En la figura 22 se observa un requerimiento en kilogramos promedio de un cerdo durante la crianza. De esta manera se garantiza un adecuado desarrollo y calidad en la carne final. Inicialmente, se observa que durante el crecimiento de la cría hasta la semana 12 es fundamental una alimentación de 2,5 Kg. Sin embargo, cuando llega el parto, la demanda de alimentación disminuye dado a que el animal se centra en dicha etapa y una vez termina la demanda de alimento se eleva hasta 5 Kg con el fin de lactar hasta el destete.

Figura 22. Alimentación adecuada de los cerdos durante la crianza.



Fuente: Carrero, (2005)

Según la raza y el tipo de cerdo que se esté criando, el ejercicio físico incrementa la textura de un producto final elaborado con la carne de cerdo. Las actividades físicas recurrentes favorecen la acumulación de pigmentos hemínicos, mejorando su adaptación fisiológica y su metabolismo. De esta manera se producen coloraciones

rojas alrededor de la carne con altos contenidos de hierro regulando las reacciones de oxidación cárnica (Lopez-Bote, 2000).

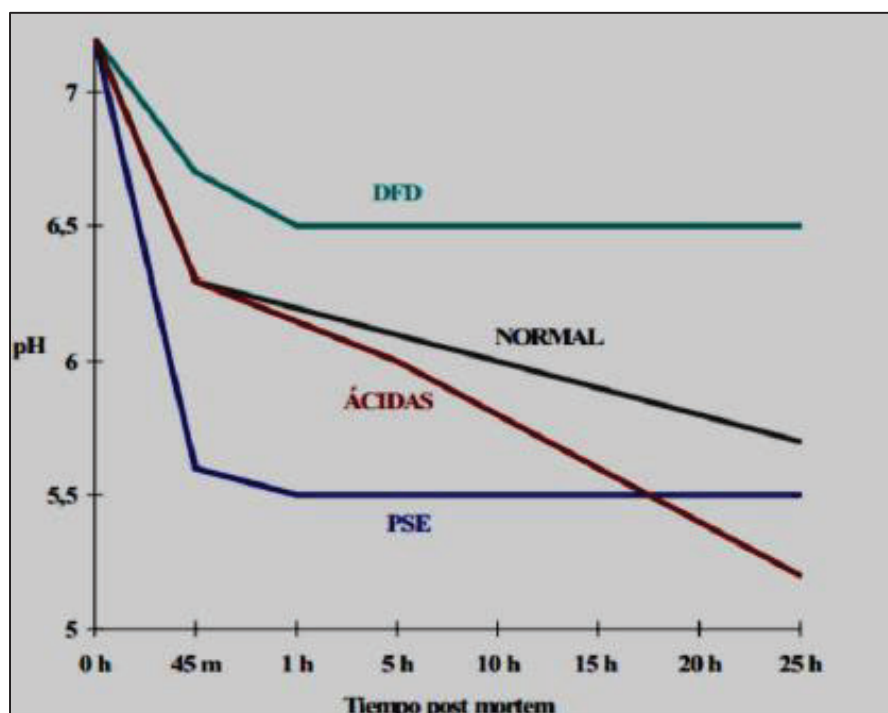
1.4.6 El pH

El pH incide en los procesos bioquímicos que tienen lugar durante la conversión de músculo a carne, afectando directamente la estabilidad, propiedades de las proteínas y las propiedades fisicoquímicas de la carne. Después de que el animal muere, se corta el flujo sanguíneo, se produce ATP a partir de la glucosa almacenada en el músculo como glucógeno a través de la glucólisis anaeróbica. La acumulación de metabolitos intermedios de esta vía, particularmente el lactato y otros ácidos orgánicos, conduce a una disminución del pH muscular, que va desde cerca de 7 en bovinos y porcinos hasta valores finales entre 5,5-5,7, llegando a las 24 o 48 horas postmortem. Los cambios en el pH después del sacrificio pueden tener un efecto profundo en las propiedades organolépticas y técnicas de la carne, afectando el color, la textura y el grado de exudación de la carne, así como la degradación proteolítica de la carne (Sierra, 2010).

En la figura 23 se observa la calidad o características finales de la carne, según el comportamiento que tenga el pH durante la conversión y maduración. Esto indica que las carnes de mejor calidad son aquellas que están entre 5,0 y 6,0 tras 24 horas de conversión post mortem (Macías, 2020). Según la figura anterior, tras el *rigor* se desencadena el metabolismo anaerobio, por lo cual las reservas de lactato son convertidas a ácido láctico. El pH baja a 5,2 aproximadamente obligando a la vía glucolítica a ser la única fuente de ATP para terminar el proceso de conversión y maduración (Huff-Lonergan & Lonergan, 2005). Otro factor post mortem temprano que es muy similar al desarrollo del rigor es la tasa de disminución del pH. Al igual que la disminución de la temperatura, la disminución del pH también puede desempeñar un papel importante en el desarrollo de la sensibilidad muscular. Si bien la disminución del pH está parcialmente asociada con el desarrollo del rigor, este si presenta altas variaciones puede influir en la terneza final de la carne (Melody *et al.*, 2004). Se ha observado que la carne que tiene un pH alto o bajo a las 3 horas post mortem puede generar productos con una terneza menos aceptable que la carne que tiene un pH intermedio a las 3 h post mortem. Por lo tanto, una tasa de disminución del pH

moderadamente acelerada puede ser bastante beneficiosa para el desarrollo de la ternura. Se ha sugerido que este es el caso de los modelos de estimulación eléctrica ejercer una influencia sobre las enzimas proteolíticas que residen en la célula del músculo esquelético en presencia de pH medianamente ácidos (Rosenvold *et al.*, 2010). Una característica muy importante tener en cuenta es que la tasa de disminución del pH puede desempeñar un papel importante en la tasa de proteólisis de las proteínas miofibrilares por parte de la calpaína y proteasas en general. La disminución acelerada del pH post mortem temprano parece favorecer una autólisis y una activación más acelerada de la μ -calpaína, así como una proteólisis acelerada (Melody *et al.*, 2004).

Figura 23. Evolución del pH durante la conversión.



Fuente: Macías, (2020).

1.4.7 Actividad proteolítica y enzimática.

Autores como Huff & Lonergan, (2005) asociaron que una de mayor incidencia en la pérdida de la calidad de la carne de cerdo durante la conversión está dada a la

actividad proteolítica. Ya que esta degrada el citoesqueleto y proteínas estructurales que general firmeza en la carne, de esta manera tras la degradación citoesquelética y proteica se genera flacidez, palidez y finalmente goteo en la carne (Aaslyng & Hviid, 2020). Así mismo se ha relacionado la actividad enzimática con factores como alteraciones del pH debido a la generación de ácidos orgánicos por proteólisis, sinéresis excesiva en la canal por la degradación de enlaces de hidrogeno y finalmente, la actividad enzimática se ha asociado con características organolépticas como DFD y PSE.

1.5 ESTRÉS OXIDATIVO Y SU EFECTO EN LA CARNE DE CERDO

La evidencia de trastornos de estrés y mutaciones en cerdos se remonta a principios del siglo XX en Alemania. La carne de cerdo con flujo claro no es adecuada para la industria alemana de salchichas, que se describió en el país en 1914. Se observó insuficiencia cardíaca degenerativa aguda y manifestaciones pálidas y exudativas de los músculos esqueléticos en cerdos alemanes entre 1920 y 1930. El síndrome asociado con la consanguinidad se relaciona con el manejo del estrés y el transporte de animales. La mutación PSS (síndrome de estrés porcino) parece haber sido propagada por cerdos Pietrain. La raza apareció en la ciudad de Pietrain en la provincia belga de Brabante alrededor de 1920 debido a una mutación de PSS. Debido a sus efectos únicos de desarrollo muscular, fue ampliamente seleccionado y reconocido oficialmente como raza en 1950. El término "degeneración muscular" se aplicó en 1948 a los cerdos Landrace que murieron de PSS por calor y estrés social con músculos pálidos, sensibles y flácidos. El término "trastorno de estrés porcino PSS" fue introducido con el desarrollo de la prueba del halotano en 1974, se descubrió la mutación PSS. Esta prueba consiste en someter al cerdo a inhalación de vapores analgésicos de halotano con el fin de analizar si presenta contracturas o espasmos. Un animal negativo quedaba dopado sin dicha sintomatología, pero otros con PSS indicaban mutaciones genéticas. Los cerdos de Hampshire, Duroc, Large White y Yorkshire se caracterizan por presencias del gen halotano. Por otro lado, en la década de 1950, los Pietrain belgas y alemanes se cruzaron con Landrace, y en los Estados Unidos con Poland China, lo que

resultó en cerdos musculosos con PSS y PSE Pietrain y los estudios con Poland China realizados a mediados de la década de 1960 mostraron un vínculo entre la vulnerabilidad genética al estrés, las respuestas fisiológicas exageradas al estrés social, el calor, y el desarrollo muscular PSE. Durante la década de 1970, el porcentaje y la ubicación geográfica de los cerdos Landrace sometidos a la prueba de halotano mostraron que la mutación se había extendido desde Bélgica y Alemania: 85 % en Bélgica, 68 % en Alemania, 22 % en los Países Bajos, 18 % en Francia, 15 % en Suecia, 14% en Suiza y Sudáfrica, 11% en el Reino Unido, 7% en Dinamarca y 5% en Noruega, Irlanda y Australia. A través del Pietrain Poland China, y en particular de la raza Landrace, la mutación se ha extendido durante varias décadas y, de hecho, se ha extendido a otras razas de cerdos domésticos utilizados para la producción intensiva de carne en todo el mundo (Bonelli & Schifferli, 2001).

1.5.1 Etiología

Durante cuatro décadas, la industria porcina de todo el mundo ha estado tratando de seleccionar cerdos magros. Sin embargo, a partir de la década de 1960, se descubrió que la selección estaba asociada con una mayor mortalidad relacionada con el estrés. Se ha demostrado que los criadores que seleccionan mejores características magras y tejido muscular más desarrollado seleccionan animales con enfermedades o portadores de PSS y transmiten este rasgo a su descendencia. Ahora se sabe que PSS es un patrón de herencia recesivo mendeliano simple. La enfermedad está controlada por un gen recesivo llamado gen del receptor de rianodina Ryr1, anteriormente conocido como el gen del halotano, ubicado en el cromosoma 6 en los cerdos. El gen Ryr1 tiene una longitud de 15.105 nucleótidos y tiene dos alelos expresados: el alelo normal es dominante sobre el alelo mutante. El control genético de la enfermedad implica que la expresión del alelo recesivo en el individuo debe ser homocigoto recesivo para que el estado heterocigoto sea normal y el alelo mutante permanezca oculto y se transmita a la descendencia. Los cerdos pueden tener tres genotipos diferentes:

- Cerdos normales: sanos, no portan genes de enfermedades, homocigotas dominantes (CC).

- Portadores de genes: sanos, portan el alelo T mutado para la descendencia, portadores del alelo mutado, heterocigotos (ST).
- Pacientes con la enfermedad: mutación genética portadora de alelo, homocigoto recesivo (TT). Ambos alelos exhiben poca penetrancia. El canal liberador de calcio (CRC) está codificado por tres genes Ryr1, Ryr2 y Ryr3 con expresión específica de tejido.

Solo el gen Ryr1 se expresa en el músculo esquelético y en el cerebro, especialmente en las células de Purkinje del cerebelo. El gen Ryr2 se expresa en el corazón, el endotelio y principalmente en el cerebro. El gen Ryr3 se expresa en el músculo liso, el epitelio y el cerebro (Bonelli & Schifferli, 2001) .

1.5.2 Epidemiología

Los trastornos de estrés porcino ocurren en todo el mundo, pero la incidencia del estrés varía ampliamente entre razas y regiones. En algunos países europeos, la incidencia de este síndrome ha aumentado en los últimos años. Este es un problema grave en la cría de cerdos en la actualidad. Este hecho se debe a la selección descuidada o negligente de este síndrome en los programas de mejoramiento, especialmente en los programas basados únicamente en el rendimiento. La enfermedad puede ocurrir en todas las razas de cerdos, pero es más común en cerdos más delgados, menos gordos y más carnosos. Esto es particularmente común en las razas Pietrain, Poland China y Landrace, donde el índice de reproducción incluye un sistema de puntuación que tiene en cuenta el tono muscular, la tasa de crecimiento, la tasa de conversión alimenticia y la grasa dorsal (Betancur, 2017). Está ampliamente aceptado que los cerdos son una de las especies más sensibles a la transmisión del estrés. Esto se debe a por lo menos a tres factores:

Termorregulación: Aunque los cerdos tienen glándulas sudoríparas activas, la capacidad de perder calor a través de la transpiración es prácticamente nula. Esto lo hace particularmente sensible a las altas temperaturas, especialmente cuando otros

mecanismos de pérdida de calor, como la vasodilatación periférica, se ven interrumpidos por la respuesta al estrés.

Tensión social: El cerdo es un animal social cuyos grupos están organizados jerárquicamente. Esto se debe a las interacciones positivas. Al mezclar cerdos de diferentes grupos, se debe restablecer la jerarquía. La agresión puede ser dañina para los animales y, por otro lado, es un fuerte factor de estrés.

Sensibilidad al estrés: cambios en la membrana basal de las fibras musculares estriadas en animales genéticamente susceptibles. Como resultado, la concentración de calcio citoplasmático que provoca las contracciones musculares permanece anormalmente alta durante períodos prolongados. Esto dificulta que los animales sensibles al estrés controlen las contracciones musculares. En situaciones de estrés, los animales crípticos homocigotos desarrollan hipertermia y acidosis, que a menudo es fatal. Los individuos homocigotos recesivos y heterocigotos tienden a tener una carne pálida, suave y exudativa que depende de las reservas de glucógeno muscular. (Bonelli & Schifferli, 2001).

1.5.3 Metabolismo muscular y esquelético

Los procesos oxidativos en la carne conducen al deterioro de la calidad. La carne tiene antioxidantes (ácido láctico), prooxidantes (compuestos de sodio) endógenos y las células vivas bacterias ácido lácticas) que tienen varios mecanismos de protección contra los procesos oxidativos, incluidas las enzimas antioxidantes como el superóxido dismutasa (SOD), la catalasa y el glutatión peroxidasa (GSH-Px) (Hernández *et al.*, 2004).

Los músculos esqueléticos realizan muchas funciones en el cuerpo, principalmente el tejido muscular que permite el movimiento y la postura. Una característica importante de los músculos esqueléticos es su capacidad para pasar rápidamente de un estado relajado a un estado activo. En la actividad del músculo esquelético, los procesos que ocurren con el tiempo incluyen: la transmisión de señales reductoras colinérgicas desde las vértebras, la propagación de este potencial activo en la superficie de la membrana plasmática a la cisterna fina. Cuantitativamente, el músculo esquelético es el tejido

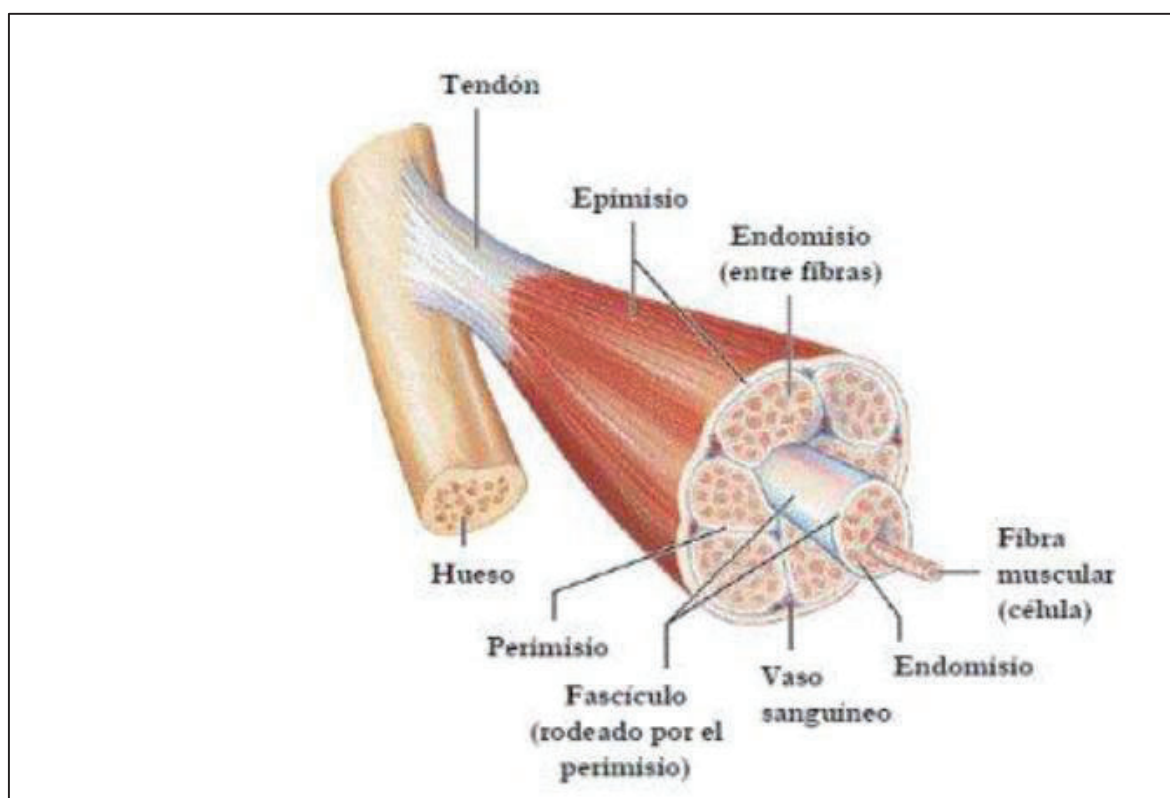
corporal más importante y representa el 60% del peso de una canal de cerdo de 105 kg. Se compone principalmente de agua (73%), proteínas (20%), lípidos (1-6%) y carbohidratos (1-2%). Además, las fibras musculares constituyen del 75 al 90% del volumen muscular, siendo el resto tejido adiposo, tejido conectivo, vasos sanguíneos y nervios. Las fibras musculares del cerdo se clasifican en Tipo I (lentas, oxidadas y rojas), Tipo II A (rápidas, medias y rojas) y Tipo II B (rápidas, glicosiladas y blancas). Los músculos del cerdo contienen los tres tipos de fibras, pero las proporciones varían según la unidad motora. Por lo tanto, el contenido relativo de fibra de I:IIA:II B (8:8:84) en comparación con el ganado bovino (50:40:10) tendió a producir carne caracterizada por PSE y DFD en el músculo de la espalda larga de los cerdos. De manera similar, las tendencias en animales de rápido crecimiento con menor contenido de grasa y mayor masa muscular favorecen más fibra blanca sobre roja. Así, en el LD, músculo bíceps, músculo semimembranoso, músculos de la cabeza y glúteos, se observó una reducción del enrojecimiento, muchas veces acompañada de una mayor hidratación superficial, aunque sin un verdadero exudado (Bonelli & Schifferli, 2001).

1.5.4 Fisiopatología

En el cromosoma 6 del cerdo, el gen Ryr1 codifica una proteína llamada receptor de rianodina o canal de liberación de calcio estriatal (CRC), que tiene un peso molecular de 564.743 Dalton. También se encontraron mutaciones puntuales en el gen Ryr1 asociadas con hipertrofia maligna en seis razas de cerdos domésticos. Esta mutación cambia timina a citosina en la posición 1843 de la secuencia de ADN complementaria del gen Ryr1, lo que resulta en un cambio de arginina a cisteína en la posición 615 de CRC en animales susceptibles. La presencia de homocigotos del gen Ryr1 (TT) altera la liberación de calcio en la matriz del músculo esquelético. La red de sustratos es un importante regulador de los niveles de calcio en el músculo esquelético. A través del CRC, el calcio abandona el citoplasma de las células musculares y se une a los filamentos de troponina, que inician la contracción muscular. El calcio se une a las fosfoquinasas y activa la glucólisis (glucógeno glucosa) y las vías de síntesis de ATP necesarias para la contracción muscular (Bonelli & Schifferli, 2001). A través de la

bomba de ATP, el calcio ingresa a la matriz reticular, provocando la expansión. Ambos mecanismos mantienen el equilibrio energético en las células musculares. En el CCR patológico, la liberación de calcio se produce de forma continua con aumento de los niveles de calcio en el citoplasma de las células musculares, metabolismo aeróbico, aumento de la glucólisis, consumo de ATP, glucosa y oxígeno, producción excesiva de dióxido de carbono, lactato, potasio y calor en la sangre y alteraciones en el equilibrio de iones internos y externos de las células, lo que también conduce a la acumulación de agua en él. La contracción continua de las células musculares conduce a la hipertrofia muscular y al consiguiente aumento del crecimiento muscular (Betancur, 2017). La figura 24 muestra la estructura muscular donde se producen las contracciones celulares que conducen a la hipertrofia maligna (Bonelli & Schifferli, 2001).

Figura 24. Estructura y contracción celular del musculo porcino.



Fuente: Sierra, (2010).

1.5.5 Síntomas y manifestaciones

Uno de los momentos más preocupantes es cuando los animales comienzan a sufrir Hipertermia maligna (HM). Esta puede ser causada por animales sensibles a anestésicos fuertes y volátiles como el halotano o la succinilcolina. Se caracteriza por aumento del metabolismo muscular durante la anestesia, rigidez muscular, acidosis láctica, tasa metabólica basal marcadamente aumentada, aumento del consumo de oxígeno, producción de dióxido de carbono, hipertermia grave, taquicardia, taquiarritmias y muerte. Una vez que se desarrolla el síndrome, es irreversible y el aturdimiento aparentemente peligroso de los cerdos se puede prevenir mediante un tratamiento previo con diente de león (Castrillón *et al.*, 2005). También se utiliza como método para determinar la sensibilidad al estrés en los programas de mejoramiento. El mejoramiento genético actual se enfoca principalmente en evaluar dos características: tasa de crecimiento y alto nivel de carne magra en la canal, lo que aumenta significativamente el número de cerdos con PSE, lo que no solo afecta la calidad de la carne, sino que también genera altas pérdidas económicas para la industria porcina. La carne PSE es un tejido que no solo exhibe una condición visualmente anormal, sino que también afecta en gran medida su función proteica y su perfil de sabor. El rendimiento de algunos productos cárnicos PSE se ha reducido debido al aumento de la escorrentía de agua y la mala unión a proteínas (Castrillón *et al.*, 2005).

Cuando la carne es pálida, sueva y exudativa (PSE), suele ser de mala calidad en el momento del sacrificio. Esto se debe a la glucólisis post mortem, la producción de ácido láctico y una fuerte caída en el pH del músculo por debajo de pH 6 durante la primera hora después del sacrificio, con hipopigmentación y retención de agua reducida. La rigidez de la canal se desarrolla rápidamente en los músculos afectados después del sacrificio, pero luego desaparece de modo que se pueden ver exudados excesivos en la carne de la canal. La carne afectada tiene un pH inferior a 6 y, por lo general, es de 41 °C o más 45 minutos después del sacrificio, a diferencia de un pH normal superior a 6 y temperaturas inferiores a 40 °C. Además, la carne presenta un sabor desagradable, el procesamiento obviamente es muy complicado y difícil de marinar. Se estima que alrededor de \$100 millones se desperdician anualmente en los Estados Unidos en carne PSE. La presencia de DFD en la carne es menos común en los animales

sacrificados por PSS. Esto se debe a un pH más alto de 6 a 24 horas después del sacrificio, una mayor retención de agua y un deterioro más rápido de la canal. Los cerdos homocigotos con tolerancia al estrés dominante no suelen producir carne PSE y los cerdos homocigotos recesivos no suelen producir carne DFD (Betancur, 2017; Bonelli & Schifferli R, 2001; Villarreal *et al.*, 2005)

1.5.6 Diagnostico

Una vez la carne de cerdo presenta la fisiopatología específica al estrés oxidativo, más del 50% de los casos está dado por la actividad proteolítica generada por las calpaínas y catepsinas (Zhang *et al.*, 2020). El diagnóstico primario de estrés oxidativo se realiza con una prueba de halotano debido a la asociación del anestésico halotano con el estrés oxidativo. Esta prueba es muy fiable para identificar cerdos homocigóticos recesivos. Se sabe que el diagnóstico de halotano mostró estrés oxidativo en más del 90% de los homocigotos y menos del 10% de los heterocigotos. Este método tiene la desventaja de no poder distinguir a los portadores no patógenos sanos de los intermedios sanos e identificar algunos animales recesivos homocigóticos enfermos como normales. Los cerdos estresados son muy sensibles al halotano a las 8 semanas de edad. Después de la retirada de los anestésicos peligrosos, inmediatamente después de la aparición de signos evidentes de entumecimiento de las extremidades y antes del inicio de la hipertermia, la tasa de mortalidad de este método es mínima. Este método consiste en inyectar halotano como anestésico inhalado y controlar la respuesta del animal. Los cerdos que no responden en 5 minutos se consideran normales. Mientras que los afectados presentan espasticidad muscular y abdominal estando dormidos (Betancur, 2017; Bonelli & Schifferli R, 2001)

CAPITULO 2

ACTIVIDAD ENZIMÁTICA E INCIDENCIA DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS EN EL ESTRÉS OXIDATIVO

Las enzimas proteolíticas son aquellas que catalizan la hidrólisis de proteínas para formar cadenas polipeptídicas más pequeñas y finalmente, aminoácidos libres. Estas desempeñan un papel importante en los alimentos, tanto las presentes de forma natural en ellos como las añadidas de forma intencionada o por microorganismos. Las enzimas proteolíticas se clasifican según varios criterios: según el rango de pH en el que operan (ácido, neutro o básico), la capacidad de hidrolizar ciertas proteínas (colagenasa, elastasa) o la similitud con las enzimas ensayadas (tripsina, quimosina, catepsina, etc.). El mecanismo de acción parece ser la clasificación más apropiada. Se diferencian dos grandes grupos de enzimas proteolíticas: endo y exopeptidasas.

Las endopeptidasas son un grupo de hidrolasas que catalizan enlaces peptídicos y, por lo tanto, hidrolizan proteínas. Estas enzimas también son muy quimio/regio- y enantioselectivas, activas en condiciones de reacción suaves (pH 6-8) y son biocatalizadores de fácil manejo que no requieren la presencia de cofactores. Dependiendo de los grupos funcionales en el sitio activo, las peptidasas se pueden diferenciar en serina endopeptidasas, aspártico endopeptidasas, cisteína endopeptidasas y metalo endopeptidasas. Entre ellas, la serina endopeptidasas, las más empleadas en el campo de la biotransformación, contienen una conocida tríada catalítica de tres aminoácidos: serina-ácido aspártico e histidina, de forma similar a las lipasas. Debido a su alta estereoselectividad, estas enzimas, al igual que las lipasas, también han sido empleadas en la industria química, como catalizadores de diferentes transformaciones, incluso en sustratos no naturales. Son ampliamente utilizados en la síntesis de péptidos y como catalizadores de reacciones de esterificación/transesterificación en procesos de resolución cinética. Como las endopeptidasas presentan enantioselectividad inversa respecto a las lipasas, ambas enzimas pueden considerarse biocatalizadores complementarios (Hoyos *et al.*, 2017). Por su parte las exopeptidasas actúan en el extremo carboxilo terminal en los procesos de conversión y se denominan carboxipeptidasas. Estas liberan un aminoácido o un

dipéptido (peptidil dipeptidasa en el extremo C de la cadena polipeptídica). Estas enzimas también se dividen en tres grupos, serina carboxipeptidasas, metalocarboxipeptidasas y carboxipeptidasas basadas en cisteína. Estas enzimas son de gran relevancia en los procesos de conversión y maduración de la carne, entre las que más se resaltan se encuentran las proteasas como la calpaína, catepsinas y caspasas las cuales infieren tras su actividad la calidad y características finales de la carne.

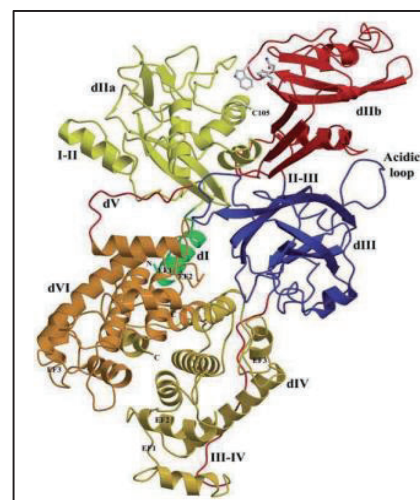
2.1. PROTEASAS DE MAYOR INCIDENCIA EN EL ESTRÉS OXIDATIVO DE LA CARNE DE CERDO

2.1.1. Calpaínas

La familia de las calpaínas está compuesta por 14 miembros de cisteín-proteasas no lisosomales activadas por calcio (Sierra, 2010). La calpaína está compuesta por una subunidad de 80 kDa y una de 28 kDa y ambas se activan en presencia de calcio. La gran subunidad de 80 kDa de calpaína se reduce a 76 kDa a través de una forma intermedia de 78 kDa (Zhang *et al.*, 2006). Estas son conocidas por sus funciones, en especial el anclaje de proteínas a la membrana celular (Esparza 2009). Dentro de su clasificación, las calpaínas se agrupan según su localización:

- Calpaínas ubicuas: se encuentran presentes en sitios específicos de los tejidos, en las posiciones; 1, 2, 5, 7, 10, 13 y 15; que hacen referencia a la unión de calpaínas en la formación de enzimas.
- Calpaínas tejido-específicas: se encuentran solo o en algunos tejidos. Están ubicadas en los tejidos 3, 6, 8, 9, 11 y 12 en la formación de enzimas.

Figura 25. Estructura de las m-calpaínas.



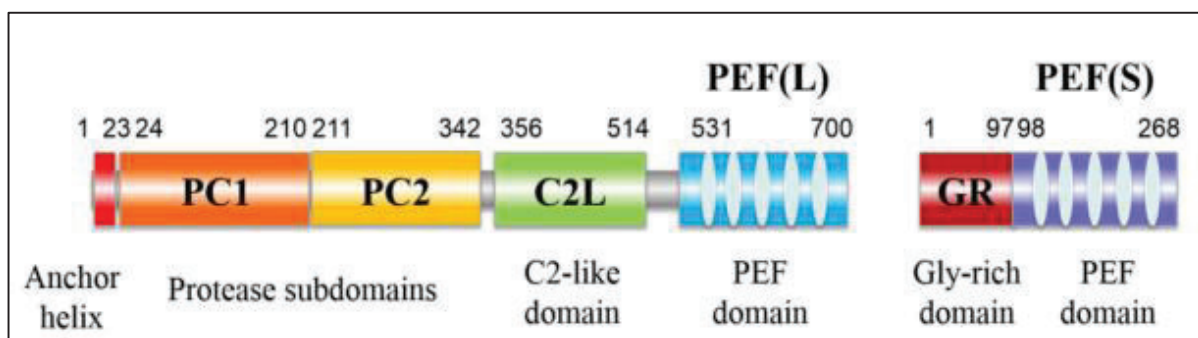
Fuente: Esparza, (2009)

En la figura 25 se observa la estructura general de las m-calpaínas. Los dominios en diferentes colores están señalados como dI, dIIa, dIIb, dIII, dIV, dV y dVI. I-II, el dominio de unión α -hélice I y IIa. El dominio de unión es la línea roja entre dIII y dIV de la parte derecha del diagrama y está marcada como III-IV. Los dominios EF-1, EF-2 y EF-3 están indicados en IV y VI. El sitio activo Cys, C105 está en gris como también His-262, Asn-286 y Trp-288 en la parte superior del dominio IIb (Esparza, 2009).

La μ -Calpaína es un heterodímero que contiene una subunidad catalítica de 80 kDa con cuatro dominios (I, II, III y IV) y una subunidad reguladora de 28 kDa con dos dominios (V y VI) (Liu *et al.*, 2019). Las calpaínas pertenecen a un sistema de proteasa dependiente de Ca^{2+} que se cree que desempeña un papel importante en el ablandamiento de la carne (Lyu & Ertbjerg, 2021). Las más estudiadas son las dos calpaínas ubicuas, calpaína-1 y calpaína-2, también conocidas como m-calpaína y la μ -calpaína, respectivamente. En el músculo post mortem, la actividad extraíble de la calpaína-1 disminuye sustancialmente durante el almacenamiento; sin embargo, la actividad de la calpaína-2 es relativamente estable (Colle *et al.*, 2018).

El sistema de calpaína está compuesto por varias isoformas de la enzima proteolítica calpaína y un inhibidor endógeno de las calpaínas, la calpastatina. Las dos isoformas mejor caracterizadas son μ calpaína y m-calpaína. Estas isoformas requieren la presencia de calcio para ser activas y se nombran en referencia a la cantidad de calcio que cada una requiere para la actividad enzimática (Huff Lonergan *et al.*, 2010). En la figura 26 se observa la estructura esquemática de la calpaína.

Figura 26. Estructura esquemática de la calpaína.



Fuente: Coria *et al.*, (2018)

Las calpaínas convencionales están compuestas por subunidades reguladoras pequeñas y catalíticas. La hélice de anchor, los dominios centrales de la proteasa (PC1 y PC2); el dominio similar a C2 (C2L); los dominios penta-EF-hand de las subunidades grandes y pequeñas (PEF(L) y PEF(S)), y el dominio rico en glicina (GR) de la subunidad pequeña. Los números de residuos que flanquean cada dominio indican los límites del dominio (Coria *et al.*, 2018).

Se sabe que la calpaína está implicada en la proteólisis de varias proteínas miobrillares y otras proteínas del citoesqueleto en el músculo esquelético porcino durante el almacenamiento post mortem (Zhang *et al.*, 2006). Las calpaínas se localizan exclusivamente en el interior de la célula y se encuentran predominantemente libres en el sarcoplasma (Lyu & Ertbjerg, 2021). En el día 1 de la conversión, aproximadamente el 40 % de la calpaína-1 total estaba unida a las miofibrillas; sin embargo, la actividad de la calpaína unida a las miofibrillas contra la caseína solo representó el 4 % de la actividad total de la calpaína -1. Sin embargo, la calpaína unida a miofibrillas mostró cierta actividad proteolítica contra las proteínas miofibrilares (Zeng *et al.*, 2017). Por otro lado, la actividad de la calpaína 1 y 2 se ve estimulada por las altas concentraciones de Ca^{2+} , acelerando la actividad proteolítica y la degradación muscular (Lyu & Ertbjerg, 2021). Debido a su baja especificidad, la calpaína no descompone las proteínas en aminoácidos componentes y no degrada las principales proteínas miofibrilares (actina y miosina). Sin embargo, se ha reconocido su papel en el músculo al iniciar la proteólisis específica de ciertas proteínas miofibrilares, como la actina y la nebulina, así como los filamentos intermedios (desmina) durante las primeras 24 horas después de la muerte del animal. Algunos autores incluso han sugerido que contribuyen al 95% del color de la carne post mortem. Un modelo propuesto es que las calpaínas catalizan la liberación de miofilamentos de las miofibrillas y los ponen a disposición de las enzimas como proteasas y lisosomales para la degradación completa a sus aminoácidos constitutivos. De hecho, hay varios estudios que indican que la calpaína coopera con las proteasomas y las proteasas lisosomales en la degradación de los sarcómeros y las proteínas del citoesqueleto en el tejido muscular vivo (Sierra, 2010). Sin embargo, aunque el calcio es necesario para su actividad, tanto la calpaína μ como la m también sufren autólisis cuando se incuban con calcio. La autólisis reduce la masa de la subunidad de 80 kDa de la μ -calpaína a 76 kDa, y la masa de la subunidad de 80 kDa

de la m-calpaína a 78 kDa. La subunidad de 28 kDa de ambas enzimas se reduce a 18 kDa. La autólisis breve también reduce la concentración de Ca^{2+} requerida para la mitad de la actividad máxima de ambas enzimas (Huff Lonergan *et al.*, 2010).

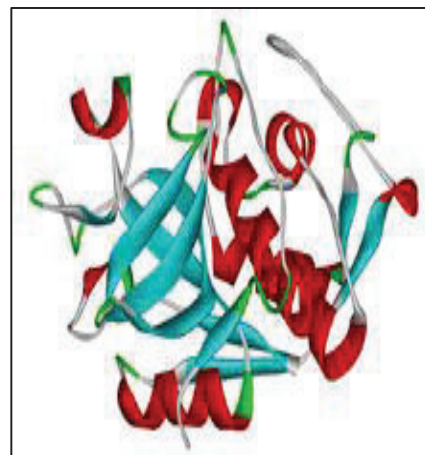
Con respecto al efecto de estas enzimas sobre las propiedades fisicoquímicas de la carne, Jun-hui *et al.*, (2020) examinaron la relación entre la calpaína y la capacidad de retención de agua en cerdo. Encontrando que durante la autólisis la calpaína influyó en la degradación de la desmina y la pérdida de masa, calidad por goteo post mortem. En procesos madurativos Pomponio *et al.*, (2018) caracterizaron los cambios en la actividad de la calpaína en el cerdo *post mortem*. Indicando que la m-calpaína generó autólisis, generando esta característica desde el día 3 y aumentos significativos desde el día 6 de maduración. Qian *et al.*, (2020) investigaron el efecto de la calpaína en la degradación proteica, las propiedades acuosas y la capacidad de retención de agua del lomo de cerdo durante el envejecimiento *post mortem*. Los autores revelaron que después de los 7 días de almacenamiento la calpaína generó proteólisis en las proteínas presentes y posteriormente reguló la distribución del agua del musculo al generar características exudativas y suaves.

De igual manera, se ha evaluado el efecto de estas sobre las características nutricionales de la carne, Tang *et al.*, (2010) estudiaron los efectos nutricionales de la carne de cerdo por la acción de la μ -calpaína y calpastatina. Encontrando que se presentó pérdida nutricional por goteo de grasa intramuscular; de igual manera, las piezas presentaron menor fuerza de corte indicando características suaves, exudativas y con alta sensibilidad muscular. En la estructura genética, Coria *et al.*, (2018) estudió el sistema de ablandamiento de la carne generado por el sistema enzimático de la calpaína. Encontrando que el ablandamiento *post mortem* es generado por la degradación de las proteínas dado la actividad de la calpaína. El sistema proteolítico de la calpaína genera polimorfismos del ADN Y ARNm los cual permite predecir el grado de ablandamiento o terniza de la carne; sin embargo, la acción de esta enzima no ha sido estudiada por completo. Dos Santos *et al.*, (2021) asociaron el género de la carne de cerdo para cuantificar el efecto de la calpaína-1 según la expresión genética sobre el musculo. Encontrando que la determinación genética del animal influye sobre la terniza de la carne de cerdo y la cuantificación final de la actividad de la calpaína-1 en la carne de cerdo.

2.1.2. Catepsinas.

Las catepsinas hacen parte de los grupos de proteasas acidas lisosomales cuyo tamaño molecular esta entre 20-40 kDa. Gracias a su pequeño tamaño estas están en mayor cantidad en los ciclos musculares de la carne de cerdo. Dentro de su actividad, estas son más activas en medios ácidos; de iguales maneras estas son las encargadas de los procesos hidrolíticas

Figura 27. Estructura de la catepsina K.



Fuente: Armero *et al.*, (1999)

de la miosina, la actina, troponina T y colágeno. Así mismo, las catepsinas degradan gran parte de las proteínas miofibrilares como la titina, la actina entre otras.

En la figura 27 se observa la estructura de la catepsina *k*; en esta se observa su pequeño tamaño lo cual le facilita la degradación miofibrilar de las proteínas musculares (López, 2015). Las catepsinas han sido ampliamente estudiadas en la industria y sus efectos en el estrés oxidativo y la degradación proteica. Esta incluso ha logrado inhibir a otras enzimas tras su acción. Etherington *et al.*, (1987) relacionaron el ablandamiento en la carne de varias especies según los niveles de catepsina B, catepsina L, calpaína I, calpaína II y β -glucuronidasa. Aportando como resultado que en la carne de cerdo la actividad de las catepsinas fue mayor. Sin embargo, al presentar alta acción de la catepsina L la B pareció inhibirse; aunque esta generó ablandamiento en la carne durante la conversión. Las calpaínas se mantuvieron neutras en el cerdo teniendo actividad, pero no de tal forma que influyera en el ablandamiento de la carne, dado la alta actividad de la catepsina (Maribo *et al.*, 1999).

Su efecto en el musculo ha sido variable, por ejemplo, Maribo *et al.*, (1999) evaluaron el efecto de la estimulación eléctrica sobre el pH y la calidad de la carne por la actividad de la catepsina B+L. La estimulación eléctrica generó actividad enzimática reduciendo la perdida por goteo y se redujo a la mitad la terneza de la carne al final de la conversión. Sin embargo, la catepsina B+L mantuvo su actividad proteolítica generando degradación de las miofibrillas, obteniéndose una carne tierna, pero sin la inhibición

enzimática. Por otro lado, Armero *et al.*, (1999) midieron el efecto del padre terminal y del sexo sobre las catepsinas de musculo de cerdo (B, B+L y H). Como resultado, observaron que las catepsinas se ven influidas por el factor genético de los cerdos, siendo proporcional su crecimiento y acción para todos los tipos excepto para la catepsina H incluso las catepsinas aceleran los procesos oxidativos en la carne.

2.1.3. Caspasas

Las caspasas con enzimas proteolíticas cuya función e importancia radica en los procesos homeostáticos puesto que catalizan las proteínas miofibrilares generando apoptosis y posteriormente estrés oxidativo. Las caspasas se pueden clasificar en tres grandes grupos según su acción; estas son: caspasas inflamatorias, iniciadoras y efectoras; siendo la caspasa 9 una de las más representativas, dado a su estructura que se observa en la figura 28. La activación de las caspasas en la carne de cerdo se da tras el sacrificio y el proceso de conversión posmortem. Tras su activación estas empiezan su acción sobre las proteínas generando cambios

Figura 28. caspasa Estructura de la 9.



Fuente: Shi, (2004)

en la carne estableciendo las características finales de esta (Shi, 2004).

Las caspasas han sido evaluadas desde su actividad hasta su efecto sobre el estrés oxidativo. Kemp & Parr, (2008) investigaron sobre la influencia de la caspasa 3 en el ablandamiento del musculo esquelético porcino en diferentes temperaturas de incubación. Se encontró que a diferentes temperaturas la activación de la caspasa varía en unidad de tiempo, sin embargo, tras su activación la carne genera degradación proteolítica por hidrolisis de las miofibrillas en todas las temperaturas analizadas. Sin embargo, la hidrolisis se retarda a una temperatura de 4°C donde las miofibrillas presentan una degradación visible al 5 día de conversión.

Ding *et al.*, (2021) evaluaron la influencia de la actividad de la caspasa - 3 y la calpaína en los músculos de la carne post mortem. Indicando que la acción externa del citocromo c redujo la actividad de la μ -calpaína, pero aumentó la actividad de la caspasa-3 al generar alta interacción enzimática. Esto aceleró la degradación de la desmina generando susceptibilidad de proteólisis y oxidación en las miofibrillas de los músculos. Finalmente, generalizando el efecto de estas proteasas Morton *et al.*, (2018) establecieron que el envejecimiento o maduración de la carne a bajas temperaturas permite que las proteasas generen ternura en la carne. Sin embargo, cuando hay una alta actividad enzimática se generan exudaciones y pérdidas por goteo del valor nutricional de la carne por la rápida acción de la calpaína, catepsinas y caspasas. Por lo cual, se genera proteólisis y desencadenándose características PSE en la carne, y el ablandamiento excesivo de la misma (Ding *et al.*, 2020).

2.1.4. Efecto de las proteasas en la calidad de la carne.

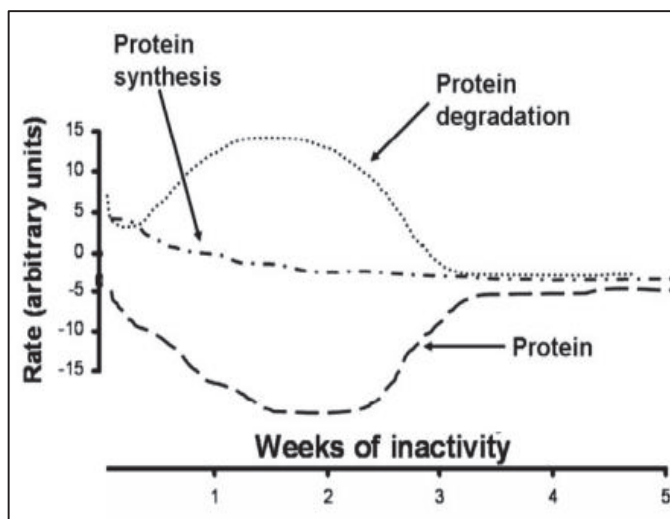
Aunque tanto las formas de las calpaínas tienen actividad proteolítica, se ha sugerido que la autólisis tiene importancia en el músculo post mortem temprano (Zhang *et al.*, 2006). Se considera que la proteólisis es el principal contribuyente que afecta el sabor, la apariencia y la textura de los productos cárnicos (Zhang *et al.*, 2020). Así mismo, se ha asociado la actividad de proteasas como la calpaína en los procesos de autofagia que presentan algunos animales afectando de manera directa la calidad de la carne obtenidos de estos. En condiciones catabólicas, se encontró la participación de la autofagia y las calpaínas en la degradación de los receptores colinérgicos nicotínicos de tipo muscular (AChR) y la proteólisis muscular. La autofagia está involucrada en la degradación de los orgánulos citoplásmicos, los orgánulos y las proteínas de la membrana plasmática de manera dependiente de los lisosomas; de esta manera la actividad enzimática de las calpaínas actúa como catalizador de esta patología (Machado *et al.*, 2019).

Así mismo, se ha asociado la actividad enzimática de estas proteasas en patologías como atrofas musculares. Numerosos sistemas proteolíticos contribuyen a la degradación de las proteínas musculares. La actividad de las proteasas son las de más

amplio estudio dado a su actividad en el músculo esquelético, dentro de estas se encuentran las proteasas activadas con Ca^{2+} (es decir, calpaína), y caspasa-3. Aunque las proteasas lisosomales se activan en el músculo esquelético se genera atrofia por desuso del musculo. Sin embargo, nueva evidencia sugiere que las proteasas lisosomales pueden contribuir a autofagia durante la atrofia muscular y, por lo tanto, pueden jugar un papel más importante en los procesos aerofágicos. Además, últimos estudios revelan que la caspasa-3 también puede contribuir a generar atrofia muscular en los procesos de conversión y maduración (Powers & Kavazis, 2008).

En la figura 29 se observa la atrofia muscular inducida por la inactividad que se produce por una disminución de la síntesis de proteínas y un aumento en la tasa de proteólisis. La figura ilustra que la tasa de síntesis de proteínas disminuye después del inicio de la inactividad. Además, la reducción en la síntesis de proteínas es seguida por una gran y aumento rápido de la proteólisis.

Figura 29. Tasa de síntesis proteica al iniciar la inactividad muscular.



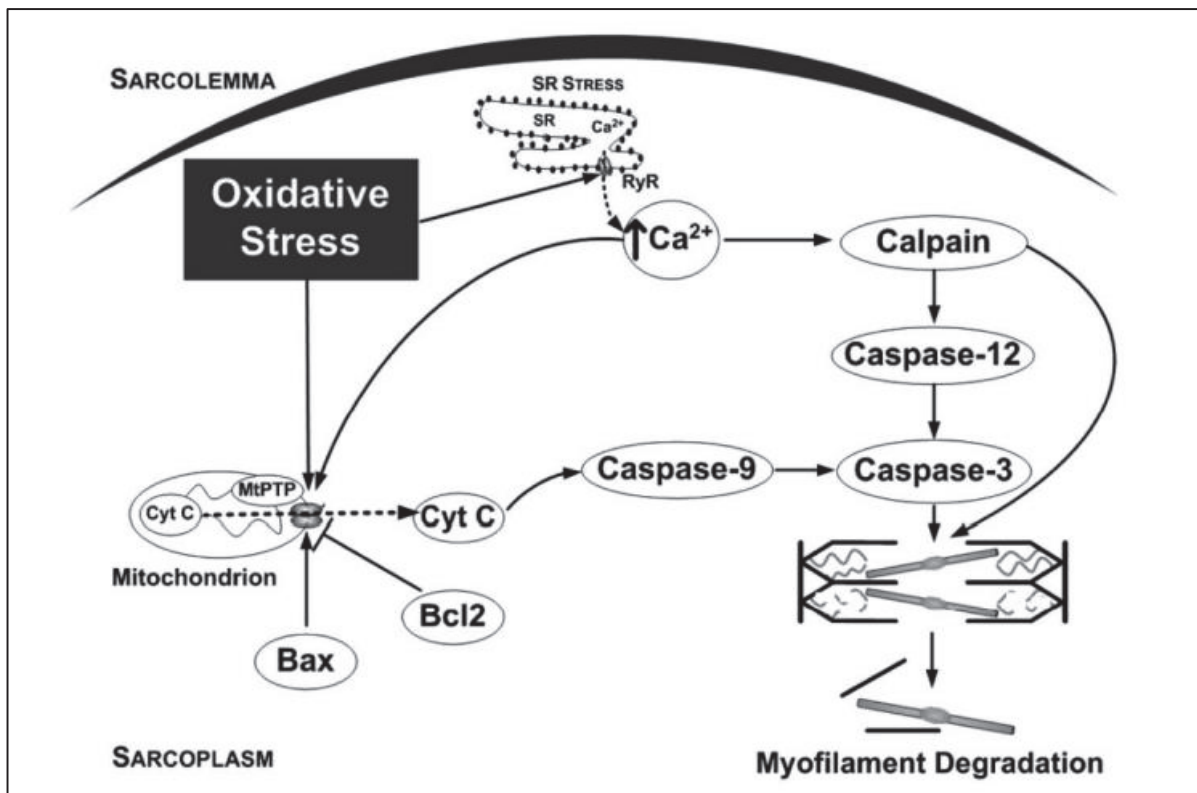
Fuente: Powers & Kavazis, (2008)

Por otro lado, en la figura 30 se observa el resumen simplificado de las vías de señalización que conducen a la activación de la caspasa-3. En un escenario alto en calcio, para de esta manera se promueve la permeabilidad mitocondrial muscular. En la parte derecha se puede observar cómo activar la caspasa-3 para la posterior liberación de citocromo C que desencadena los proceso autofágicos. Posteriormente en la sección izquierda se observa el inicio del estrés oxidativo y activación de caspasa-12 mediada por la calpaína.

En otros estudios la actividad enzimática ha sido ampliamente relacionada como causa de enfermedades congénitas como la hipertemia maligna (HM). Esta causa daño

neurológico, hepático, renal y finalmente la muerte y grandes pérdidas económicas en la industria porcina. Un solo punto de mutación en el gen porcino se correlaciona con HM en razas principales de cerdos delgados y muy musculosos. La haplotipificación sugiere que la mutación en las cinco razas tiene un origen común asociado a la alta actividad enzimática de proteasas. Con el fin de proporcionar evidencia de que la alteración de un solo aminoácido es causante de HM, se han realizado análisis sobre la asociación de la sustitución de genes en los nucleótidos de aproximadamente 182 cerdos de diversas razas. Donde se encontró que la alta actividad enzimática causa catálisis en la degradación de los aminoácidos propio del ADN de los cerdos generando HM (Fujii *et al.*, 1991).

Figura 30. Activación de proteasas e inicio de autofagia oxidativa en las células musculares.



Fuente: Powers & Kavazis, (2008)

2.2. ACCIÓN DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS EN EL ESTRÉS OXIDATIVO

Los procesos oxidativos conducen al deterioro de la calidad de la carne. Esta tiene antioxidantes y prooxidantes endógenos, pero la información sobre los factores que influyen en la actividad de las enzimas antioxidantes en la carne es limitada. Las enzimas lipolíticas y proteolíticas están involucradas en aspectos importantes de la calidad de la carne (Hernández *et al.*, 2004). Dentro de esta sección se analiza la actividad de tres proteasas y su relación e incidencia con el estrés oxidativo.

Inicialmente, se ha asociado la actividad de las calpaínas con la degradación de la integrina y desmina las cuales evitan el goteo en la carne mejorando la capacidad de retención de agua. La autólisis generada por la calpaína degrada la desmina a tal punto que las miofibrillas musculares se contraen liberando el agua dado a que las células musculares pierden su estabilidad y la membrana celular libera el agua por medio de goteo o purga (Zhang *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2018). Así mismo se ha comprobado que su actividad enzimática llega a ser tan alta en temperaturas de frío inferiores a 5°C, generando alta proteólisis (Lyu & Ertbjerg, 2021). La actividad de la calpaína se ve favorecida por la temperatura, el pH, la fuerza iónica y la oxidación. Esto puede acelerar su actividad de tal manera que aumenta la degradación de las proteínas miofibrilares, causando así baja calidad en la carne (Liu *et al.*, 2019). La concentración de Ca²⁺ en el sarcoplasma, el inhibidor de la autólisis de las proteínas, la fosforilación y su localización intracelular regulan la actividad de la calpaína (Lyu & Ertbjerg, 2021).

Se ha asociado que el sistema de la calpaína es parcialmente responsable de la proteólisis de las proteínas miofibrilares que desempeña un papel importante en el ablandamiento de la carne. La μ -calpaína degrada muchas proteínas miofibrilares, incluidas la titina, la nebulina, la desmina y la troponina-T durante el envejecimiento post mortem de la carne (Liu *et al.*, 2019). En el músculo esquelético, el sistema de calpaína consta de al menos tres proteasas, I-calpaína, m-calpaína y calpaína específica. Estas variantes son las que aceleran la actividad enzimática generando la pre-disponibilidad al estrés oxidativo (Pomponio *et al.*, 2008). La proteasa μ -calpaína tiene la capacidad de catalizar la degradación de titina, nebulina, filamina, desmina y troponina-T en muchos de los mismos productos de degradación producidos en las

miofibrillas de la carne envejecida naturalmente. Esto implica a la μ -calpaína como catalizador de al menos algunos de los cambios que ocurren en el músculo post mortem (Gil *et al.*, 1998). Esta observación conduce a la hipótesis de que la actividad post mortem de la μ -calpaína puede mantenerse durante un período de tiempo más largo que el indicado originalmente por la actividad de la μ -calpaína en los extractos de músculo; sin embargo, esto ha resultado difícil de examinar (Huff Lonergan *et al.*, 2010).

Dentro de estudios realizados sobre la actividad enzimática de estas proteasas en el estrés oxidativo Gil *et al.*, (1998) compararon la actividad proteolítica de la calpaína y catepsina durante el envejecimiento del músculo *longissimus* y sus características PSE. Indicando que durante el proceso de envejecimiento no se presentó actividad de estas enzimas sino hasta el inicio de la proteólisis lo cual generó una degradación de las proteínas y sus miofibrillas; dando como recomendación la extracción de proteínas miofibrilares al empezar la conversión para evitar características PSE sin afectar la calidad de la carne.

Tras el sacrificio y proceso de maduración Zhang & Ertbjerg, (2018) analizaron los efectos del congelamiento y la refrigeración sobre la actividad proteolítica y la capacidad de retención de agua del lomo de cerdo. Reportando que el congelamiento y luego la refrigeración del lomo aumentó la actividad de la calpaína-1 y calpaína-2. Al igual, después de la congelación y al haber alta actividad enzimática la pérdida por goteo aumentó significativamente dado a que la calpaína generó ablandamiento a tal punto de disminuir la capacidad de retención de agua del músculo.

Varios estudios proporcionan pruebas convincentes de que el ablandamiento de la carne durante el envejecimiento post mortem está predominantemente modulado por el sistema calpaína. Aunque ambas isoformas (μ -calpaína y m-calpaína) se dirigen y escinden las mismas proteínas miofibrilares, los requisitos de calcio para la activación completa de la m-calpaína son mucho más altos que las concentraciones de calcio alcanzadas post mortem (máximo 210–230 mol/L) y sólo se obtendrá si se añade calcio exógeno a la carne. Por lo tanto, se considera que la μ -calpaína tiene una importancia mucho mayor para el desarrollo del dolor a la palpación a través de la proteólisis post mortem. Además, la activación de μ -calpaína coincide con el período post-mortem (dentro de los 3 días posteriores al sacrificio) cuando tiene lugar la proteólisis de proteínas miofibrilares clave, mientras que la m-calpaína no se activa post-mortem

temprano. Se ha informado que la autólisis de la μ -calpaína y la pérdida de la mayor parte de la actividad ocurren dentro de los 7 días post-mortem mientras que la actividad de la m-calpaína no disminuyó en el bíceps femoral de cordero hasta los 56 días postmortem. Además, los patrones de degradación similares a los observados en el músculo post-mortem se producen cuando las miofibrillas se incuban directamente con μ -calpaína. El calcio es necesario para la activación de la calpaína; sin embargo, tanto la calpaína como la m-calpaína también se autolizarán cuando se expongan a los niveles de calcio necesarios (máximo 210–230 mol/L) para su activación, por lo que la capacidad proteolítica se acompaña de autólisis. La autólisis da como resultado una degradación progresiva de la subunidad de 80 kDa de la μ -calpaína a 78 kDa y finalmente a 76 kDa, mientras que la masa de la subunidad de 80 kDa de la m-calpaína se reduce a 78 kDa. La subunidad de 28 kDa de la μ -calpaína y la m-calpaína se reduce a 18 kDa después de perder su dominio rico en glicina. El requerimiento de calcio de μ -calpaína y m-calpaína para su actividad se reduce por autólisis breve mientras que la autólisis prolongada da como resultado la inactivación de estas enzimas. Esta reducción del requerimiento de calcio explica cómo estas enzimas están activas en condiciones celulares que rara vez, si es que alguna vez, adquieren los niveles de calcio necesarios para su actividad. Las formas autolizadas de μ -calpaína (76 kDa) y m-calpaína (78 kDa) requieren un 92 % y un 82 % menos de calcio, respectivamente, que sus formas no autolizadas (80 kDa), aunque ambas formas de las enzimas han demostrado tener actividad. La forma autolizada de m-calpaína se une fuertemente a las miofibrillas y otros orgánulos subcelulares debido a su mayor naturaleza hidrofóbica. Dado que la actividad de μ -calpaína, m-calpaína y la proteólisis siempre van acompañadas de autólisis, la presencia de la forma autolizada de calpaína en el tejido post mortem significa que ha estado activa y la medición de la autólisis de calpaína proporciona una estimación de la actividad de estas enzimas hasta el momento analizado (Z. F. Bhat *et al.*, 2018; Donkor *et al.*, 2020; Esparza-jiménez, 2009). Aunque se sabe que la oxidación afecta la textura muscular al actuar sobre la proteólisis, los mecanismos por los cuales el estrés oxidativo afecta la proteólisis siguen siendo inciertos. Sin embargo, la oxidación o el estrés se relaciona a la actividad de las μ -calpaínas; la cual genera una carne más tierna y un mayor contenido de proteínas que activan su actividad enzimática (Zhang *et al.*, 2020).

Con respecto a las catepsinas Hernández *et al.*, (2004) indagaron las actividades enzimáticas antioxidantes, lipolíticas y proteolíticas de la carne de cerdo según diferentes genotipos. Expresando que el estrés oxidativo en la carne genera un rápido deterioro y pérdida de sus características fisicoquímicas. Indicando que la actividad enzimática como la catepsina B+L es la mayor causante de procesos de oxidación cárnica ya que se presenta en varios genotipos de cerdos con respecto a las variables B y H.

La descomposición de las proteínas por parte de las células óseas juega un papel importante en la determinación de la ternura de la carne. De todos los sistemas enzimáticos endógenos involucrados en la proteólisis post-mortem, la calpaína juega un papel importante en el ablandamiento de la carne. El pH final, la tasa de reducción del pH y la temperatura son los factores que más influyen en la terneza final de la carne; pero al mismo tiempo, el pH también depende de factores ambientales como las condiciones estresantes de los animales antes y durante el sacrificio. Las calpaínas exhiben actividad catalítica en el punto final de pH post mortem, sin embargo, se prefiere su actividad a pH cercanos a la neutralidad (6,1), lo que parece indicar una mejora en la ternura de la carne a pH alto. Con el pH post mortem correcto, la μ -calpaína se desestabiliza, lo que contribuye a la posterior autólisis e inactivación. La temperatura no afecta la actividad de la calpaína y la calpastatina, que permanecieron intactas durante varias semanas a temperaturas frías; sin embargo, después de cuatro meses de almacenamiento en cuartos fríos con temperaturas inferiores a 0°C, la actividad de la calpastatina disminuye independientemente de la temperatura (Uzcátegui-Bracho & Jerez-Timaure, 2008).

Cuando se desencadena la actividad de la catepsinas sobre el musculo, esta puede causar acidificación de la carne por los fuertes cambios de pH que esta puede causar (Christensen *et al.*, 2011). El calor en contacto con la canal durante el procesamiento (temperatura ambiente, baño de combustión y llama) puede causar la desnaturalización de las proteínas. Por eso, después de la muerte, es muy conveniente bajar la temperatura utilizando el sistema de enfriamiento rápido. El ácido láctico se acumula acidificando el medio ambiente, lo que hace que el pH baje. La tasa de reducción es proporcional a la actividad de hidrólisis de ATP, la cual está influenciada por factores internos y externos de la canal, como tipo, tipo de músculo y temperatura ambiente.

El valor de pH final, medido 24 horas después del sacrificio, ayuda a evaluar el grado de reducción del pH. La medición a los 45 minutos también es útil en cerdos. Un animal que se alimenta descansa y trata correctamente tendrá un pH muscular entre 6,8 y 7,3 antes del sacrificio (Baron *et al.*, 2004). Después de 6-8 horas después de matar, cae a 5,6-5,7. Después de 24 horas, alcanzó el valor final de 5,3 - 5,7. La acumulación de ácido láctico y la caída del pH para la disipación natural del calor y el metabolismo del cuerpo durante el enfriamiento de la canal desnaturalizarán las proteínas musculares, cuyo alcance dependerá de la acidez y el grado de calor. El grado de desnaturalización dependerá principalmente de la temperatura, ya que incluso a pH bajo no hay un cambio excesivo. La tasa de enfriamiento debe controlarse, la baja temperatura repentina puede causar anomalías como grasa fría. El enfriamiento rápido ayudará a disminuir el pH, lo que ayudará a prevenir la PSE en la carne (Chernukha & Akhremko, 2018).

Finalmente, la actividad enzimática de las caspasas está directamente relacionada con la apoptosis y proteólisis de la carne de cerdo tras la conversión. Eso desencadena lo que se conoce como el ablandamiento de la carne en los músculos esqueléticos dado que la mayor activación de la caspasa mayor será la proteólisis muscular citoesquelética (Zhang *et al.*, 2020). La actividad de la caspasa no se pierde por completo durante el almacenamiento post mórtem y las proteasas de caspasa son capaces de degradar muchas de las proteínas en el músculo que se degradan en el músculo post mórtem (Wan *et al.*, 2016). Las proteinasas de caspasa pueden degradar e inactivar la calpastatina y es muy posible que la actividad de las proteinasas de caspasa sea una fuente indefinida de variación en la tasa de inactivación de calpastatina en el músculo post mortem (Huff-Lonergan *et al.*, 2010).

Las caspasas activan su actividad enzimática a través del retículo endoplasmático, el receptor de muerte extrínseco y las vías mitocondriales intrínsecas. Después del sacrificio, la ausencia o déficit de oxígeno puede activar de manera acelerada su actividad enzimática por vía mitocondrial y generar apoptosis (Zhang *et al.*, 2020). La actividad de las calpaínas responsables de la descomposición de las proteínas celulares y miofibrilares se ve afectada por un cambio en el pH que aumenta la fuerza iónica. Estos cambios de pH pueden provocar cambios en la estructura de las

calpaínas, aumentando su hidrofobicidad y agregación. Asimismo, pueden alterar la conformación de los sustratos, troponina-I, troponina-T, desmina, vinculina, metavinculina, distrofina, nebulina y titina, haciéndolos menos susceptibles a la degradación por estas enzimas (Tomey & Ortega, 2000). Existe evidencia científica en la literatura de que el color está relacionado con el pH. Cuando el pH final está por encima de lo normal (rango 6.0-6.2), se obtiene carne seca, dura y oscura (DFD) debido al bajo contenido de glucógeno muscular al momento del sacrificio. Existe evidencia de que los valores de pH superiores a 6,2 tienden a ablandarse rápidamente, lo que hace que la carne sea más tierna a un pH "normal". Esto confiere algunos beneficios de ternura a la carne de alto pH por varias razones: Primero, cuando el tejido muscular tiene menos glucógeno en el momento del sacrificio, la glucólisis y la producción de ATP se detienen más rápidamente. En segundo lugar, debido al rápido agotamiento de ATP, la carne se ve menos afectada por la dureza causada por el sistema de refrigeración, siendo la refrigeración un sistema de control de la actividad enzimática. (Uzcátegui-Bracho & Jerez-Timaure, 2008).

La caspasa 3 recombinante permanece activa 72 horas tras el beneficio del animal y causa proteólisis de miofibrillas en condiciones post mortem de 48°C y pH 5,8. Al madurar la carne por más de cinco días se genera mayor degradación de desmina y troponina. Así mismo, también genera la aparición de una serie de péptidos que podrían resultar de la proteólisis de la cadena ligera 3 de miosina, alfa-actina y troponina T. Por lo anterior las caspasas podrían contribuir a la proteólisis post mortem y el ablandamiento de la carne es un proceso multienzimático; generando el síndrome de estrés porcino afectando directamente la calidad de la carne resultante (Kemp & Parr, 2008).

CAPITULO 3

MÉTODOS Y TÉCNICAS DE INHIBICIÓN DE LA ACTIVIDAD ENZIMÁTICA DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS.

3.1. INACTIVACIÓN ENZIMÁTICA

En la industria de alimentos se han indagado en diversos métodos de inhibición enzimática con el fin de mitigar los efectos adversos y las pérdidas económicas. La industria cárnica ha indagado en la aplicación de las diversas técnicas de la industria de alimentos en la conversión y maduración de canales. La inactivación enzimática se realiza con el fin de reducir los efectos y cambios que generan las enzimas sobre las matrices alimentarias. Dentro de los métodos de inhibición se encuentran los métodos químicos, físicos y emergentes. La inactivación emplea dichas técnicas según la especificidad enzimática y bajo los parámetros de cada grupo de enzimas. Un proceso con alta actividad enzimática causa degradación rápida de los alimentos, pérdida de las características organolépticas y sensoriales hasta la degradación total (Rodríguez González, 2018). Los métodos actuales para la activación enzimática se agrupan en convencionales y no convencionales, estos primeros constan parámetros y variables como la modificación del pH, sustrato, temperatura, y acidez del medio. Sin embargo, estos métodos han demostrado ser poco eficientes y fiables sobre las proteasas, es por lo que se recurre a métodos no convencionales y emergentes que permiten y han demostrado tener mayor control e incluso inhibir en totalidad la actividad de estas enzimas sobre las matrices alimentarias.

3.2. METODOS NO CONVENCIONALES DE INHIBICIÓN ENZIMATICA

Dado al bajo efecto que han tenido los métodos convencionales como la alteración de la temperatura, el pH y la concentración de sustrato en la inactivación de enzimas proteolíticas, la industria ha recurrido a métodos o tecnologías emergentes de alto

impacto sobre estas. Las tecnologías emergentes han ido posicionándose como medios innovadores en la industria alimentaria, logrando grandes avances en la inactivación enzimática en los alimentos, pero con una desventaja que es su alto costo de implementación. Dentro de las tecnologías emergentes mayormente empleadas y estudiada se encuentran:

3.2.1. Nanomateriales

Los métodos colorimétricos y fluorométricos basados en inhibición enzimática con nanomateriales detectan indirectamente los residuos enzimáticos a través de señales colorimétricas o fluorométricas. En particular, algunos reactivos químicos todavía se utilizan para métodos de inhibición enzimática, lo que conduce a una baja sensibilidad. Los nanomateriales de metales nobles y las nanopartículas (NP), que muestran diferentes colores en los estados de agregación y dispersión, se utilizan en combinación con la inhibición enzimática. Los productos de la acetilcolina pueden inducir a las AuNP desde la agregación hasta la dispersión para producir cambios de color, superando así las desventajas de baja sensibilidad y falsos positivos hasta cierto punto. De manera similar, los métodos de biosensores se basan en la inhibición enzimática y NP metálicas (Zhai *et al.*, 2022). El uso de nanomateriales ha llegado a impactar en la aplicación directa de encapsulados que segregan inhibidores enzimáticos de manera prologada y controlada. Esto con el fin de regular la actividad de las enzimas, pero sin dejar causar degradaciones. Es decir, cuando las carnes poseen características DFD, estas al ser lavadas se someten a inhibidores enzimáticos, con el fin de que cuando empiecen los procesos de conversión, las proteasas generen ternura, exudación y cambios de color, pero sin llegar a degradar la carne al punto de otorgar características PSE. Con el uso de inhibidores encapsulados la actividad enzimática se controlaría, a tal punto de inhibir por completo la actividad enzimática según las características finales que se le deseen agregar a la carne. Amplios estudios respaldan la técnica, como una de las más eficientes en el control enzimático en los procesos agroalimentarios (Gordillo, 2015; Benucci *et al.*, 2021; Cardoso, 2016; Ricaurte & Quintanilla, 2019)

3.2.2. Irradiación.

La irradiación de alimentos, también conocida como pasteurización en frío, ionización de alimentos o irradiación de alimentos, es un método de tratamiento que se puede aplicar a determinados productos alimenticios utilizando radiaciones ionizantes, normalmente electrones de alta energía u ondas electromagnéticas producidas por elementos radiactivos (rayos X o rayos gamma). Este proceso implica tratar los alimentos con una cantidad controlada de esta radiación radiactiva para lograr objetivos específicos. La aplicación de radiaciones ionizantes a los alimentos es un proceso físico no térmico que puede utilizarse para matar ciertos microorganismos y su actividad enzimática. Se puede utilizar para prolongar la vida útil de los productos, reducir el riesgo potencial de patógenos (*Salmonella* o *Listeria*), ralentizar la descomposición de la carne y controlar las características finales de la carne (Singh & Singh, 2019, 2020)

El mecanismo de acción de la irradiación de alimentos puede ser directo o indirecto: El método rompe y desestabiliza directamente los átomos y moléculas de un compuesto, incluido el material genético. Este daño impide la reproducción y también pone fin a muchas funciones celulares. El daño al material genético ocurre como resultado de una colisión directa de la energía de la radiación con ese material o como resultado de la ionización de una molécula adyacente, generalmente agua, que interactúa con el material genético. De ahí la muerte de una parte importante de los microorganismos. Un método indirecto son los productos de descomposición de las moléculas, los radicales libres que actúan sobre otras moléculas y las destruyen. Las dosis iguales o inferiores a 10 kGy se utilizan comúnmente en los alimentos. La radiorresistencia microbiana es bien conocida y se puede clasificar de más a menos resistente, como virus, esporas bacterianas, bacterias gran positivas, bacterias gran negativas, mohos y levaduras y parásitos (Pi *et al.*, 2021).

3.2.3. Altas presiones

Las altas presiones hidrostáticas (HPP) son un método de conservación utilizado en la industria alimentaria para carnes rojas, fiambres y embutidos frescos y salados. Actualmente, el uso de la alta presión en la industria cárnica ha cobrado importancia en los últimos años como proceso de conservación y comercialización de productos cárnicos mejorando sus propiedades higiénicas, prolongando la vida útil y modificando al mínimo sus valores nutritivos y nutricionales (Pradas & Moreno, 2016). Actualmente hay más de 300 plantas de alta presión en todo el mundo, de las que 315 lo eran en 2015, ubicadas en todos los continentes, especialmente en Norteamérica (54 %), Europa (25 %) y Asia (12 %). Los sectores de venta de alimentos procesados de alta presión son principalmente productos vegetales (35%), productos cárnicos (25%), jugos y bebidas (17%) y productos pesqueros (13%). Este método consiste en la aplicación de una presión de 100 a 1000 MPa, que se transmite indirectamente por un líquido (generalmente agua) conocido como alta presión hidrostática, que tiene un efecto inmediato y uniforme en todo el producto. Esta es una tecnología de procesamiento mínimo con dos objetivos principales: matar microorganismos e inactivar enzimas, reducir las características organolépticas del producto y el valor nutricional del producto, y mejorar la especificidad de la higiene de los productos mediante la prolongación de la vida útil (Martinez Giron *et al.*, 2021).

3.2.4. Electro procesado

Una alternativa para lograr la inocuidad de los alimentos y conservar las propiedades organolépticas es el uso de la electricidad, la cual se considera una nueva tecnología debido a que el uso de pulsos eléctricos puede esterilizar los alimentos sin afectar significativamente su sabor y características. El electro tratamiento es un método de tratamiento no térmico para la conservación de alimentos que consiste en colocar productos alimenticios líquidos, sólidos o semisólidos en una solución de electrolitos de

baja conductividad térmica entre dos electrodos, a través de los cuales fluye una corriente eléctrica, tiempo, magnitud y frecuencia especificados. Se utilizan varios pulsos de alto voltaje, que van de 20 a 80 kV/cm para inactivar microorganismos, de 25 a 90 kV/cm para inactivar enzimas y de 0,5 a 1 kV/cm para separar sustancias intracelulares. La ventaja de esta tecnología para el consumidor es que el alimento tiene propiedades similares a las frescas y tiene una vida útil prolongada. El tratamiento térmico es altamente efectivo en productos alimenticios para lograr una mejor estabilidad, inactivación de enzimas y destrucción de microorganismos, pero a menudo conduce a la pérdida de nutrientes esenciales y cambios en las propiedades químicas y sensoriales, por lo tanto, el procesamiento de pulsos eléctricos es cada vez más popular porque es una alternativa a los cambios no deseados por la pasteurización (Arroyo & Lyng, 2016).

Los impulsos eléctricos que se utilizan principalmente en los alimentos pueden soportar campos fuertes, conducir mal la electricidad y no formar burbujas de aire. Esta tecnología es ampliamente utilizada para la inactivación de mohos, levaduras y bacterias en una variedad de productos alimenticios, donde se ha demostrado que cambiar cualquiera de los parámetros del proceso afecta su efectividad. Además, también se utilizan para inactivar enzimas que afectan la calidad de diversos productos alimenticios, así como para facilitar la deshidratación. Otra aplicación es ayudar en la extracción, ya que el uso de electricidad provoca vacíos en las células vegetales y, por lo tanto, facilita la salida del líquido intracelular de la célula (Postigo, 2017).

3.2.5. Ultrasonidos

El ultrasonido se define como un sonido inaudible o una onda de presión con una frecuencia igual o superior a 20 kHz. Por lo general, los dispositivos ultrasónicos funcionan en el rango de frecuencia de 20 kHz a 100 MHz. En particular, el rango de frecuencia de 100 kHz, frecuencia más baja, se denomina ultrasonido de alta potencia porque tiene propiedades generadoras de cavitación que pueden inactivar los

microorganismos en los alimentos (Solenó Wilches, 2015). El uso de tecnología ultrasónica para la conservación de alimentos se remonta a la década de 1960, aunque se desarrolló antes durante la Primera Guerra Mundial para la detección de submarinos. Desde la década de 1980, se han utilizado tecnologías combinadas altamente eficientes, incluida la inactivación de esporas y una combinación de tratamiento ultrasónico y calor moderado (Herreo & Avila, 2006).

Durante el tratamiento ultrasónico, la acción es principalmente mecánica y se alternan ciclos de expansión y contracción. Durante los ciclos de expansión, el ultrasonido hace que las burbujas existentes en el medio crezcan o formen nuevas burbujas. Cuando alcanzan un volumen en el que ya no pueden absorber energía, explotan violentamente, provocando microcorrientes, la ruptura de moléculas líquidas y, por lo tanto, la inactivación de bacterias. Este fenómeno se llama cavitación (Alma Delia Alarcon-Rojo et al., 2019). El ultrasonido es una nueva tecnología, además de estudiar la inactivación de microorganismos y enzimas, ha sido objeto de investigación en la industria alimentaria durante muchos años, especialmente en el campo del control de calidad. Se ha demostrado que puede utilizarse, además, para evaluar la textura, composición y viscosidad de los productos alimenticios, desarrollar métodos analíticos no invasivos y determinar los niveles de cobre en la mayoría de las gotas de grasa en la leche. Además, el ultrasonido, debido a su capacidad para destruir paredes y biopelículas, se considera una tecnología prometedora para matar microorganismos a temperaturas de procesamiento más bajas durante la esterilización y se asocia con otras tecnologías como extracción, alta presión, pasteurización, entre otras (Boateng & Nasiru, 2019).

3.3. MÉTODOS DE INHIBICIÓN ENZIMÁTICOS IMPLEMENTADOS EN PROTEASAS

Tras el análisis de los métodos de inhibición enzimáticos empleados en la industria de alimentos sobre la actividad enzimática. A continuación, se observan métodos aplicados

en la industria directamente en estas tres proteasas con el fin de mitigar sus efectos adversos en la calidad de la carne tras los procesos de conversión y maduración. La industria porcina ha evaluado técnicas convencionales y no convencionales, siendo estas últimas las de mayor efecto sobre las matrices alimentarias. Lograr la inactivación de estas proteasas se ha centrado en frenar los efectos que causan sobre las canales como el estrés oxidativo, hipertemias malignas y alteraciones genéticas (Rodríguez González, 2018). Recopilar la información específica sobre los estudios realizados en estas proteasas permite establecer las técnicas de mayor efecto sobre la inhibición enzimática y mejora de la calidad de la carne tras la conversión y maduración.

3.3.1. Inhibición de la actividad enzimática de las calpaínas

Se ha asociado que la actividad de la calpastatina actúa como agente inhibidor de la calpaína. Esta tiene cuatro dominios inhibidores repetitivos y cada dominio posee tres subdominios, incluidos los subdominios A, B y C. La calpastatina inhibe la degradación catalizada por calpaína de las proteínas miofibrilares *in vitro* (Liu *et al.*, 2019).

Así mismo se ha atribuido sustancias químicas como el óxido nítrico y el calcio (Colle *et al.*, 2018), ya que este activa el músculo *post mortem* causando producción de proteínas S-nitrogenadas, las cuales se acumulan y regulan la actividad de la calpaína evitando así el envejecimiento durante la maduración de la carne (Liu *et al.*, 2018). Autores como Liu *et al.*, (2019) investigaron el efecto del óxido nítrico (NOR-3) y la calpastatina sobre la actividad de μ calpaína, la autólisis y la capacidad proteolítica. La calpastatina inhibió la actividad de la μ -calpaína. El tratamiento combinado de NOR-3 y calpastatina ejerció un efecto inhibidor adicional sobre la actividad, autólisis y proteólisis de la μ -calpaína, que se vio afectado por la adición de NOR-3 y calpastatina. Por lo cual, combinar los efectos de la calpastatina con la s-nitrosilación puede desempeñar un papel regulador en la mediación de la actividad de la μ -calpaína y de esta manera evitar la degradación proteica y miofibrilar de esta enzima.

Para lograr una desactivación completa de la actividad enzimática, es necesario generar autólisis en la enzima. De esta manera, la enzima se vuelve menos estable y pierde su actividad. Aunque dentro del grupo de las unidades las más estables son las m-calpaínas. Esta requiere de presencia de agentes inhibidores a base de nitrógeno para generar tal efecto (Pomponio *et al.*, 2008). También se ha evaluado el efecto del campo eléctrico pulsado como medio para la inhibición enzimática de las proteasas. De igual manera se le ha relacionado con la inactivación enzimática (García *et al.*, 2018), mejora y conservación de los alimentos en congelación (Velickova *et al.*, 2018) y deshidratación (Liu *et al.*, 2018). Por otra parte, el empleo de iones metálicos en los productos cárnicos y la sustitución parcial de CaCl_2 y MgCl_2 ejercen efectos sobre la actividad de la catepsina, pero si se emplean iones de ZnCl_2 , este actúa como un inhibidor sutil de la actividad enzimática. El índice de proteólisis con CaCl_2 y MgCl_2 fue superior al efecto de iones de ZnCl_2 . Por lo cual someter la carne a iones de ZnCl_2 permite reducir considerablemente la proteólisis, dado a que genera lisis en la enzima reduciendo su actividad proteolítica (Zhang *et al.*, 2020).

Nie *et al.*, (2019) estudiaron la acción del astragalósido IV (AS-IV) contra la disfunción endotelial inducida por hiperglucemia generada al inhibir el estrés oxidativo y la activación de la calpaína-1. Reportando que la administración del AS-IV mejoró disfunción endotelial y reduce el estrés oxidativo al inhibir la actividad enzimática y proteolítica de la calpaína-1. Generando de esta manera mejor oxigenación en la carne y mejor difusión de compuestos reduciendo los niveles hiperglucémicos. Zhang *et al.*, (2020) investigaron los efectos de la modificación oxidativa sobre la proteína miofibrilar MP por la acción de la μ -calpaína. Encontrando que la proteína MP presentó una oxidación y degradación dado al aumento de la actividad proteolítica de la μ -calpaína; esto en acción de radicales OH que se incorporaron como inhibidor de la proteólisis de la cadena de miosina, troponina y desmina. En otros aspectos Bhat *et al.*, (2019) realizaron un estudio para establecer el efecto del campo eléctrico sobre la actividad de las calpaínas y la actividad proteolítica en las propiedades fisicoquímicas del *bíceps femoral* de la carne durante la maduración. Encontrando que el efecto de los campos magnéticos afectó la actividad enzimática de la calpaína presentándose un retardo en el

tiempo de la maduración de la carne durante el estudio. Así mismo como métodos de inhibición enzimático Machado *et al.*, (2019) evaluaron la inhibición de la autofagia y de la calpaína por vía neuromuscular por acción del gen peptídico α -calcitonina. Encontrando que este gen suprimió los efectos de proteólisis sobre la síntesis de las proteínas. Al igual en animales denervados, este bloqueó los efectos estimulantes de la calpaína sobre el musculo; mostrando bajo flujo autofágico en la carne. Y por su parte Lyu & Ertbjerg, (2021) investigaron el papel del Ca^{2+} en la asociación de la calpina-2 a las miofibrillas en la degradación de proteínas miofibrilares. Encontrando que la calpaína libre sin presencia del ion mantuvo su actividad proteolítica; sin embargo, cuando esta se somete a reacción con el Ca^{2+} esta se unió a las miofibrillas degradando la desmina presente en la reacción inhibiendo parcialmente su acción.

Dos Santos *et al.*, (2021) tomaron una muestra de 10 cm del músculo *Longissimus thoracis y lumborum* de la mitad izquierda de la canal comenzando en la penúltima y última costilla en sentido caudal-craneal para analizar color, marmoleo, capacidad de retención de agua, pérdida por descongelación, pérdida por cocción, cizallamiento fuerza, índice de fragmentación miofibrilar y colágeno. El color, el marmoleo y la capacidad de retención de agua se realizaron 24 h después del sacrificio en carne fresca y para la fuerza de corte (chuleta de 3 cm de espesor), el índice de fragmentación miofibrilar (chuleta de 2 cm de espesor) y el colágeno (chuleta de 2 cm de espesor), las muestras se evaluaron inmediatamente envasado en bolsa de plástico y congelado a $-18^{\circ}C$ hasta su análisis. Esto con el fin de evaluar la asociación entre el género (macho entero e inmunocastrado) y la calidad de la carne de cerdos, así como cuantificar la expresión de calpaína-1 y el gen de la calpastatina. Dentro de los resultados los autores encontraron que el sexo interfirió en la expresión de calpaína-1 y calpastatina: los cerdos verracos presentaron mayor expresión de calpaína-1 y menor expresión de calpastatina que los cerdos inmunocastrados. Así mismo, los autores evidenciaron que el género de los cerdos macho (verracos vs. cerdos inmunocastrados) afecta la expresión de los genes de calpaína-1 y calpastatina. Muchos factores están relacionados con la ternura de la carne, por lo tanto, combinados con otros factores como la actividad de calpaína-1 y el nivel de calpastatina, la expresión génica puede

contribuir a una carne tierna de verracos debido a su mayor expresión de calpaína-1 y menor expresión de calpastatina que los de cerdos macho inmunocastrados.

3.3.2. Inhibición de la actividad enzimática de las catepsinas

Dominguez-Hernandez & Ertbjerg, (2021) evaluaron el efecto del tratamiento térmico LTLT (pasteurización prolongada a baja temperatura) sobre las actividades de catepsina B y L y la desnaturalización de proteínas miofibrilares de cerdo. Los autores analizaron los músculos *longissimus thoracis et lumborum* y estos fueron divididos en piezas grandes, se envasaron al vacío y se cocinaron en baños de agua a 53, 58, 63, 68 y 73 °C durante 1, 8 y 24 h. Encontrando que la dureza de la carne fue notablemente menor a temperaturas de 53 °C y 58 °C y disminuyó al aumentar el tiempo de retención. La hidrofobicidad de la superficie miofibrilar aumentó con la temperatura, pero no con el tiempo, lo que indicó que se produjeron fenómenos de agregación y/o gelificación. Los tratamientos con los valores de fuerza de corte más bajos generalmente tenían partículas más pequeñas y se asociaron con una alta actividad de catepsina B+L. Se propone un mecanismo por el cual estas catepsinas podrían afectar la dinámica de agregación y cambiar las propiedades mecánicas de la carne. De esta manera, los tratamientos térmicos funcionarían como alternativa para inhibir la actividad enzimática de proteasas como las catepsinas en los procesos de conversión.

Armero *et al.*, (1999) estudió la influencia de varios tipos comunes de sementales terminales sobre la actividad de las enzimas musculares, implicadas en la calidad de la carne de cerdo. Para ello se cuantificaron las catepsinas del músculo porcino (B, B+L y H), los inhibidores de la cisteína proteinasa y las actividades de las enzimas lipolíticas en las crías de cinco tipos de machos genéticos diferentes: Danish Duroc (DU), Dutch Large White (LWD), English Large White (LWE), Landrace (BL LR) y Landrace belga (BL). Las actividades de catepsina B y B+L fueron más altas para los toros LWE y LWD que para los toros BL, LR y BL. La actividad de la catepsina H mostró una evolución opuesta, siendo mayor para los toros BL y BL LR que para los DU, LWD y LWE. La

actividad del inhibidor de la cisteína proteinasa fue mayor para los toros LWE que para los DU y BL. En enzimas lipolíticas, los machos BL tenían una actividad de lipasa ácida más baja que los toros DU y LWE y también una actividad de esterasa neutra más baja que los toros LWE y LWD. Se encontraron diferencias significativas entre sexos solo para la actividad de la catepsina H, siendo más altas para las hembras.

Otros autores investigaron la actividad, la expresión y los niveles de s-nitrosilación de las enzimas glucolíticas, (glucógeno fosforilasa (GP), fosfofructoquinasa (PFK) y piruvato quinasa (PK) entre carne de cerdo pálida, blanda y exudativa (PSE) y roja, firme y no exudativa (RFN)). Los resultados sugieren que los niveles más altos de s-nitrosilación de GP, PFK y PK se corresponden con actividades de enzimas glucolíticas más bajas en carne de cerdo RFN. Los niveles de s-nitrosilación anormalmente altos de GP, PFK y PK podrían potencialmente inhibir las actividades enzimáticas de las catepsinas. Por lo tanto, las actividades enzimáticas más bajas de GP, PFK y PK en la carne de cerdo RFN pueden estar presuntamente relacionadas con niveles más altos de S-nitrosilación de estas enzimas, lo que indica que la proteína s-nitrosilación podría regular en parte la glucólisis post mortem al modular las actividades enzimáticas. Además, al comparar los niveles de s-nitrosilación de GP, PFK y PK entre la carne de cerdo PSE y RFN, el estudio proporcionó una nueva perspectiva para dilucidar la aparición de carne de cerdo PSE en la fase post mortem temprana. Sin embargo, las alteraciones de la función y la actividad de otras enzimas glucolíticas por s-nitrosilación aún se desconocen y deben explorarse más a fondo. Estudios previos han demostrado que la s-nitrosilación de algunas enzimas glucolíticas puede regular la actividad enzimática y luego afectar la tasa y el alcance de la glucólisis en campos médicos y bioquímicos. En la industria de alimentos, se emplea para reducir los efectos PSE en carnes afectadas por la actividad enzimática de enzimas proteasas como las catepsinas. Sin embargo, pocos estudios se han centrado en el efecto de la nitrosilación de la proteína S en la glucólisis en el músculo post mortem (Wang *et al.*, 2020)

3.3.3. Inhibición de la actividad enzimática de caspasas.

Zhang *et al.*, (2020) investigaron el efecto de la irradiación (0, 3, 5 o 7 kGy) en los cambios de terneza de la carne de cerdo durante el almacenamiento a 4 °C durante dos semanas mediante la determinación de los grupos carbonilo y sulfhidrilo totales, perfiles peptídicos, corte Warner Bratzler (WB) valor de fuerza y por experimento de electroforesis en gel. Los resultados mostraron que la irradiación aumentó significativamente el contenido total de carbonilo de la carne de cerdo, pero no tuvo un efecto significativo en los grupos sulfhidrilo. La pérdida de tiol de proteína inducida por la irradiación fue promovida en gran medida después del almacenamiento durante 3 días; esto dando como resultado disminución de la actividad enzimática de algunas enzimas proteicas como las caspasas. El aumento del nivel de dosis de radiación ir podría disminuir significativamente el valor de la fuerza de corte WB de las muestras al provocar la degradación de fragmentos de proteína y colágeno de proteínas miofibrilares.

De igual manera, el selenio se ha implementado como compuesto inhibidor de la actividad enzimática de las proteasas en especial las caspasas. Calvo *et al.*, (2016) evaluaron el efecto inhibidor de la actividad enzimática sometiendo a los animales a una dieta de 0,2 o 0,4 mg/kg administrado durante 26 días antes a su beneficio. Encontrando que la actividad proteolítica disminuyó en un 50% en la carne durante el proceso de conversión y maduración. Siendo notable una disminución en fenómenos como la hidrólisis/oxidación de proteínas miofibrilares; indicando que un 0,2 mg/kg SS más 100 mg/kg fue el tratamiento más eficaz para estabilizar las actividades enzimáticas de estas proteasas (Brentnall *et al.*, 2013).

En otros estudios, se ha evaluado el efecto de choque térmico 27 Hz (HSP27) y la translocación del citocromo c, la degradación de las miofibrillas y las actividades de las enzimas endógenas como la caspasa-3. Los autores aplicaron el choque térmico sobre el músculo (*longissimus thoracis*) a los 30 min post mortem. Se cortó músculo bovino y

se expuso a solución salina con o sin H₂O₂ a 4 °C por 0.25, 1, 3 y 5 días, seguido de detección de degradación de proteínas, localización y actividades enzimáticas. Los resultados mostraron que la oxidación promovió la translocación de HSP27 y citocromo c del citoplasma a la membrana celular, lo que redujo la actividad de la μ -calpaína, pero aumentó la actividad de la caspasa-3 al mediar la interacción con las dos enzimas. La oxidación retrasó la degradación de la troponina-T, pero aceleró la degradación de la desmina, lo que probablemente se deba a que la modificación oxidativa de las miofibrillas indujo una susceptibilidad diferente a la proteólisis. Por lo tanto, la oxidación conduce a diferentes mecanismos de regulación sobre la μ -calpaína y la caspasa-3, así como el grado de degradación de las proteínas miofibrilares, posiblemente a través de la mediación de HSP27 y el citocromo c. La oxidación aceleró la translocación de HSP27 y citocromo c desde el citoplasma hasta la membrana celular, que intervinieron en la regulación de calpaína y caspasa en músculos. De esta manera los autores lograron inhibir la actividad enzimática de esta proteasa tras el sacrificio, reduciendo el estrés oxidativo en la conversión (Ding *et al.*, 2021).

También se ha asociado como medio inhibidor de actividad de las caspasas una nueva familia de proteínas. Los inhibidores de la apoptosis (IAP) juegan un papel importante en la regulación de la apoptosis en varios fenómenos biológicos como la resistencia a la caspasa. Actualmente, se han identificado cinco miembros altamente conservados en evolución (IAP-1, IAP-2, XIAP, NIAP, Survivin). El primer componente se ha identificado como una molécula que inhibe la apoptosis provocada por la infección por baculovirus. A continuación, se identificó su homólogo de mamífero sobre la base de la homología y la capacidad para unirse a los factores asociados al receptor de TNF (TRAF). IAP1 y 2 inhiben la activación de las caspasas efectoras del estrés oxidativo y también pueden inhibir la activación de la procaspasa 9 inducida por el citocromo. De esta forma, protegen a la célula de una posible activación inespecífica de estímulos subapoptóticos y mantienen latente a la procaspasa (Elinos-Báez *et al.*, 2022). Así mismo, otro inhibidor de caspasa, Aven, este puede unirse a bcl-XL y Apaf-1 y prevenir la autólisis de caspasa-9. La interacción de las caspasas activas con las proteínas que son sustratos celulares durante la apoptosis tiene lugar a través de los sitios del ácido aspártico (D).

Usando inhibidores de bcl-2, IAP, Hsp bloquea la actividad de la caspasa in vitro en animales para garantizar que los productos químicos utilizados conduzcan a la apoptosis en las células malignas, pero no en las normales. Recientemente, se ha prestado mucha atención a la posibilidad de modular la actividad de la caspasa con fines terapéuticos. La inhibición de la activación de la caspasa puede tener aplicaciones clínicas, por ejemplo, contra el síndrome de estrés en cerdos (Shosha *et al.*, 2024).

La actividad de estas tres enzimas ha llegado a tener tal impacto que causa degradación muscular, aumenta la rigidez cadavérica y cuando su actividad llega al máximo, estas tres desencadenan estrés oxidativo o estrés porcino, a pesar de tener control sobre variables como el pH, la temperatura y el medio de maduración. En la tabla 3 se observa los principales mecanismos de control que se han indagado con el fin de tener mayor control sobre estas y reducir su potencial impacto negativo en la calidad de la carne y la industria alimentaria.

Tabla 3. Tecnologías de inhibición enzimática empleadas en proteasas.

| TECNOLOGÍA DE INHIBICIÓN | ENZIMAS QUE AFECTA | EFECTOS |
|--------------------------|-----------------------|---|
| Altas presiones | Proteasas lisosomales | <p>Aumenta la actividad enzimática generando degradación en las enzimas y agotamiento de sustrato (Kubo <i>et al.</i>, 2002).</p> <p>Afectación de las catepsinas acumuladas en los músculos <i>Biceps femoris</i> y <i>Longissimus dorsi</i> a presiones de 520 MPa por 260 segundos de tratamiento (Jung <i>et al.</i>, 2000).</p> <p>Desnaturalización de las proteínas entre 100 y 200 MPa aumentando la susceptibilidad a la degradación</p> |

| | | |
|--|---|--|
| | | enzimática (Ohmori <i>et al.</i> , 1991). |
| Campos eléctricos pulsados | Proteasas lisosomales, con mayor impacto en la calpaína | Genera altas concentraciones de iones de calcio que sobre activan la n-calpaína lo que genera proteólisis y envejecimiento enzimático de esta y su acción en el medio muscular (Alahakoon <i>et al.</i> , 2016; Zuhaib F. Bhat <i>et al.</i> , 2019; Faridnia <i>et al.</i> , 2015) |
| Procesamiento con ondas de choque | Catepsinas | Inactiva la actividad de peptidasas y proteasas como las catepsinas, causando lisis celular reduciendo significativamente su acción en procesos cárnicos degradativos (Bolumar <i>et al.</i> , 2014) |
| Ultrasonidos | Calpaínas y catepsinas | Aumenta la autólisis de las carpias mejorando la calidad cárnica durante la maduración, activando las fuentes de calcio que generan su degradación. En las catepsinas causan liberación lisosomal imposibilitando su acción enzimática (Alarcon-Rojo <i>et al.</i> , 2015; Roncalés <i>et al.</i> , 1993; Wang <i>et al.</i> , 2018) |
| Tratamiento térmico | Proteasas en general | Someter el medio a tratamientos térmicos promueve la actividad de las proteasas, pero cuando las temperaturas son extremas causan su degradación. Las catepsinas B Y L se inactivan con temperaturas superiores a 63°C en tiempos de exposición prolongados, |

mientras que variables como la catepsina H se inactiva a 40°C. Las calpaínas y caspasas por su lado se inactivan a temperaturas de 55 a 60°C. Es por esto por lo que la industria somete las canales a baños de vapor a altas temperaturas con el fin de garantizar la inactivación enzimática y no afectar la calidad de la carne tras la conversión y maduración (Christensen *et al.*, 2013; Dominguez-Hernandez *et al.*, 2018; Kaur *et al.*, 2020; D. Wang *et al.*, 2013)

| | | |
|--|-----------------------------|--|
| <p>Condiciones de almacenamiento para para conversión y maduración.</p> | <p>Proteasas en general</p> | <p>2°C hasta 30°C por cinco días: estas condiciones generan autólisis de las calpaínas a los cinco días, causando su inhibición a los 2°C. La atipicidad de la calpastatina se le afectada por la actividad miofibrilar del músculo, la cual aumenta a las 120 horas postmortem. Cuando la temperatura de almacenamiento involucra rangos de 4°C y 25°C se inactiva la actividad de la calpaína las primeras 24 horas del proceso, generando que el proceso de conversión de músculo a carne se de en mejores condiciones y reduzca las características PSE (Pomponio & Ertbjerg, 2012; Xu <i>et al.</i>, 2012).</p> |
|--|-----------------------------|--|

3.4. VENTAJAS DE LA INACTIVACIÓN ENZIMÁTICA DE LAS CALPAÍNAS, CATEPSINAS Y CASPASAS.

Autores como Uzcátegui-Bracho & Jerez-Timaure, (2008) Zhang *et al.*, (2020) han revelado el potencial de tecnologías como el campo eléctrico pulsado o (PEF) por sus siglas en inglés. Sirve para mejorar la ternura de la carne durante el envejecimiento generado por la maduración. Todos estos estudios han sugerido la posibilidad de un mecanismo enzimático para el efecto de ablandamiento con PEF, sin embargo, no hay evidencia experimental para probar esta postulación. Para aprovechar todo el potencial de esta tecnología, se ha usado como inhibidor enzimático de proteasas generando mayor ternura, mejorando en gran manera las cualidades sensoriales de los cortes (Bhat *et al.*, 2019). Sin embargo, dentro de las aplicaciones e investigaciones con fines enzimáticos se ha implementado esta tecnología con pulsos de campo eléctrico de corta duración (que van desde nanosegundos a milisegundos) con una intensidad de campo eléctrico de 0,1 a 80 kV/cm aplicados a un alimento que se pasa o se coloca entre dos electrodos (Liu *et al.*, 2018). Así mismo, controlar los procesos de conversión empleando métodos como la refrigeración y congelación permite regular la actividad enzimática de estas proteasas (Zequan *et al.*, 2019). El almacenamiento congelado y luego refrigerado puede ser un método para inactivar la calpaína-1 y -2 de la carne de cerdo, posiblemente contribuyendo al proceso de ablandamiento de la carne sin pérdida excesiva de agua (Zhang & Ertbjerg, 2018). La actividad enzimática de las proteasas es de necesaria regulación dado a los efectos que estas pueden traer sobre la calidad final de la carne. Si se tienen carnes DFD se puede llegar a estimular la actividad enzimática de las proteasas, con el fin de que estas actúen sobre la carne, y generen características suaves y jugosas. Además, la inactivación enzimática ayudará a mejorar la selección genética y propondrá herramientas moleculares eficaces para la gestión de la calidad del producto en los mataderos (Zequan *et al.*, 2020).

Por otro lado, someter la carne de cerdo a almacenamiento a temperaturas de super enfriamiento (menores a 2°C) redujo la tasa de proteólisis en lomo de cerdo, de modo que los niveles finales de la mayoría de los indicadores de proteólisis, incluso después de 12 horas de almacenamiento, fueron similares a los de 4 horas de ultracongelación (menor de -15°C). En consecuencia, la textura de la carne de cerdo en almacenamiento de refrigeración no varía significativamente con respecto a la carne almacenada en congelación. Sin embargo, el contenido total de aminoácidos alcanza su punto máximo al final del almacenamiento, lo que indica una posible actividad de exopeptidasa en curso. En general, la proteólisis pareció disminuir en la carne de cerdo en condiciones de super enfriamiento, con niveles similares para la mayoría de los indicadores, los cuales reportan bajos niveles en la actividad enzima de proteasas como las caspasas (Morton *et al.*, 2018; Pomponio *et al.*, 2008).

Haddad *et al.*, (2018) evaluó los efectos del cloruro de sodio y la carne PSE en la calidad del lomo de cerdo curado ahumado reestructurado: un estudio de metodología de superficie de respuesta como método para regular la actividad enzimática de proteasas. Exponiendo que la oxidación de lípidos, los valores de pH y la pérdida por recalentamiento de los productos fueron los más afectados por la proporción de carne PSE, mientras que la concentración de sal afectó principalmente la actividad del agua, los valores de humedad expresables, la dureza, la masticabilidad y la capacidad de corte de los productos. La percepción del sabor salado aumentó con la adición de sal y la proporción de carne PSE en los productos elaborados, donde la adición de 0,5% de sal fue considerada ideal por los consumidores. Pero los autores concluyeron que se requiere una cantidad cercana al 0,8% de sal para el mantenimiento satisfactorio de las características tecnológicas de los lomos de cerdo curados-ahumados reestructurados, especialmente cuando se utiliza carne PSE en la formulación y además de esto, la actividad de proteasa se ve frenada por las concentraciones de cloruro de sodio del medio, lo cual genera que las características PSE no se sigan desarrollando durante la maduración de la carne.

CONCLUSIONES

El estrés oxidativo ha sido una de las patologías de mayor incidencia en industria cárnica, siendo la causa de grandes pérdidas económicas. Donde cerca del 10 al 30% de las cabezas sacrificadas poseen predisposición a padecer este síndrome y por ende afectar la calidad de la carne resultante. Generalmente, se han asociado factores como el pH, la capacidad de retención de agua, el color, la temperatura y demás como los causales de esta patología, pero en esta revisión se relacionó la alta incidencia que también posee la actividad enzimática que se genera durante los procesos de conversión y maduración. De esta manera, se asocian factores genéticos, físicos, químicos y enzimáticos. Estos últimos directamente relacionados a un grupo de enzimas, las proteasas; entre las cuales se resaltan las calpaínas, catepsinas y caspasas.

Estas enzimas proteolíticas, son las de mayor actividad e incidencia en la conversión de músculo a carne y la posterior maduración de esta. Estas enzimas causan alteraciones sobre variables como el pH, generando alta producción de ácido láctico y la posterior acidificación en el producto final. Así mismo, genera proteólisis, apoptosis y alta ternura en la carne; haciendo que la carne pierda su capacidad de retención de agua causando sinéresis y exudaciones. Finalmente, tras la acidificación y exudación continua, genera pérdidas de color en la carne, causando pérdida de compuestos propios como la hemoglobina dejando expuesta la carne a cambios físicos y alteraciones microbiológicas.

La industria no asociaba la actividad enzimática de estas proteasas con el estrés oxidativo de la carne, y mucho menos con las características finales de la carne. Esto dado, a que la relación enzimática empezó a estudiarse en el 2000 y hasta en la última década se ha evaluado con mayor rigor. Es por eso, que se han generado y estudiado métodos de inhibición enzimático, con el fin de suprimir los efectos enzimáticos para así regular la calidad de la carne obtenida. Dentro de estos, la industria ha recurrido a tecnologías convencionales como el uso de cloruro de sodio, compuestos nitrogenados,

a base de calcio, zinc, selenio, entre otros. Así mismos métodos de conservación como la refrigeración, la congelación, la ultracongelación controlada y tratamientos térmicos. Finalmente, se han usado ciertas tecnologías emergentes de las cuales aún se encuentran en estudio como el uso de irradiaciones ionizantes, campos eléctricos pulsados y ultrasonidos.

De esta manera, este documento académico provee una revisión general sobre lo que es el estrés oxidativo, desde su fisiopatología hasta causas. Así mismo el análisis de la actividad enzimática de las calpaínas, catepsinas y caspasas; y su relación con el estrés oxidativo. Finalmente, provee estudios de vanguardia sobre los métodos de inhibición de estas proteasas, con el fin de brindarle a la industria y al lector diversos métodos de control. Permitiendo así dar solución progresiva a las pérdidas económicas y las pérdidas de calidad de las carnes industrializadas.

BIBLIOGRAFÍA

AALHUS, J. L., COCOLIN, L., GUERRERO-LEGARRETA, I., NOLLET, L. M., & PURCHAS, R. W. Meat and Meat processing. 2017.

AASLYNG, Margit Dall and HVIID, Marchen. Calidad de la carne en la población porcina danesa año 2018. En : Meat Science [en línea]. mayo de 2020. v. 163 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 10-34. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2019.108034>. ISSN 0309-1740.

ALAHAKOON, A. U., FARIDNIA, F., BREMER, P. J., SILCOCK, P., & OEY, I. Pulsed Electric Fields Effects on Meat Tissue Quality and Functionality. Handbook of Electroporation, 1–21, 2016. disponible en línea: https://doi.org/10.1007/978-3-319-26779-1_179-1

ALARCON-ROJO, A. D., y otros. Ultrasonido de potencia en el procesamiento de carne. En : Meat Science [en línea]. septiembre de 2015. v. 107 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 86-93. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2015.04.015>. ISSN 0309-1740.

ALARCON-ROJO, Alma Delia, etc. Ultrasonido y calidad de la carne: una revisión. En : Ultrasonidos Sonoquímica [en línea]. julio de 2019. v. 55 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 369-382. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.ultsonch.2018.09.016>. ISSN 1350-4177.

ALBÁN GORDILLO, G. E. Extracción mecánica y nanoencapsulación del aceite de juglans neotropica mediante spray-drying. Escuela superior politécnica de chimborazo facultad de ciencias escuela de bioquímica y farmacia. 2015.

ARMERO, Eva y otros. Efectos del tipo de toro terminal y sexo sobre las catepsinas del músculo porcino (B, B+L y H), inhibidores de cisteína proteinasa y actividades de enzimas lipolíticas. En : Meat Science [en línea]. febrero de 1999. Volumen 51, Número 2 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 185-189. Disponible en línea: [https://doi.org/10.1016/s0309-1740\(98\)00124-7](https://doi.org/10.1016/s0309-1740(98)00124-7). ISSN 0309-1740.

ARROYO, C., y LYNG, J. G. Electroprocessing of meat and meat products. In Emerging Technologies in Meat Processing: Production, Processing and Technology. 2016. disponible en línea: <https://doi.org/10.1002/9781118350676.ch4>

BADUI DERGAL, S. Salvador Badui Dergal. Química de los alimentos. Pearson educacion, 2006.

BARÓN, Caroline Pascale; JACOBSEN, Susanne y PURSLOW, Peter Patrick. Desdoblamiento de la desmina por cisteína proteasas: Calpaínas y catepsina B. En : Meat Science [online]. noviembre de 2004. Vol. 68, No. 3 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 447-456. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2004.03.019>. ISSN 0309-1740.

BENJAMIN, M. Pig Trucking & Handling – Stress and Fatigued Pag. 16. 2005.disponible en línea: <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.529.3439&rep=rep1&type=pdf>

BENUCCI, Ilaria y otros. Nueva levadura microencapsulada para la fermentación primaria de cerveza verde: comportamiento cinético, volátiles y perfil sensorial. En : Química de los alimentos [en línea]. marzo de 2021. v. 340 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 127. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.127900>. ISSN 0308-8146.

BETANCUR, M. Síndrome de estrés porcino: etiología, implicaciones metabólicas y manifestaciones clínicas. Seminario Presentado En El Curso “Fundamentos Bioquímicos de Los Trastornos Metabólicos”. 2017.

BHAT, Z. F. y otros. Papel del sistema calpaína en la ternura de la carne: una revisión. En : Ciencia de los Alimentos y Bienestar Humano [en línea]. septiembre de 2018. Vol. 7, No. 3 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 196-204. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.fshw.2018.08.002>. ISSN 2213-4530.

BHAT, Zuhair F. y otros. ¿El campo eléctrico pulsado tiene potencial para mejorar la calidad de la carne de res de animales más viejos y cómo? En : Ciencia innovadora de los alimentos y tecnologías emergentes [en línea]. agosto de 2019. v. 56 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 102194. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.ifset.2019.102194>. ISSN 1466-8564.

BOATENG, Evans Frimpong y NASIRU, Mustapha Muhammad. Aplicaciones de ultrasonido en tecnología de procesamiento de carne: una revisión. En : Ciencia y Tecnología de los Alimentos [en línea]. Abril de 2019. Vol. 7, No. 2 [citado el 5 de

octubre de 2022], p. 11-15. Disponible en línea: <https://doi.org/10.13189/fst.2019.070201>. ISSN 2331-5156.

BOLUMAR, Tomás y otros. Efecto del tratamiento electrohidráulico con ondas de choque sobre la ternura, las actividades de catepsina y peptidasa muscular y la microestructura de filetes de lomo de res de toros jóvenes Holstein. En : Meat Science [en línea]. Diciembre de 2014. Vol. 98, No. 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 759-765. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2014.07.024>. ISSN 0309-1740.

BONELLI, A. M. and SCHIFFERLI R, C. Síndrome Estrés Porcino. En : Archivos de medicina veterinaria [en línea]. 2001. v. 33, n.º 2 [citado el 5 de octubre de 2022]. Disponible en línea: <https://doi.org/10.4067/s0301-732x2001000200001>. ISSN 0301-732X.

BRENTNALL, Matthew y otros. Caspasa-9, caspasa-3 y caspasa-7 tienen funciones distintas durante la apoptosis intrínseca. En : BMC Cell Biology [en línea]. 2013. Vol. 14, No. 1 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 32. Disponible en línea: < <https://doi.org/10.1186/1471-2121-14-32>. ISSN 1471-2121.

CALVO, L., y otros. Efecto del selenio orgánico en la dieta sobre la actividad proteolítica muscular y la capacidad de retención de agua en la carne de cerdo. En : Meat Science [en línea]. noviembre de 2016. v. 121 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 1-11. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2016.05.006>. ISSN 0309-1740.

CAMACHO, M., ARECHAVALETA, M., BRAÑA, D., & RAMIREZ, F. Factores genéticos que influyen en la calidad de la carne de cerdo. 2013. [http://www.sagarpa.gob.mx/ganaderia/Documents/MANUALES INIFAP/22. Factores genéticos calidad de cerdo completo.pdf](http://www.sagarpa.gob.mx/ganaderia/Documents/MANUALES_INIFAP/22_Factores_geneticos_calidad_de_cerdo_completo.pdf)

CARDOSO, P. C. Nanopartículas de plata: obtención, utilización como antimicrobiano e impacto en el área de la salud. 2016.

CARRERO, H. Manual de producción porcícola. 2005.

CASTRILLÓN H., W., FERNANDEZ S., J., & RESTREPO B., L. Determinación de carne pse (pálida, suave y exudativa) en canales de cerdo. *Vitae*, 12(1), 23–28. 2005.

CASTRILLÓN, W., FERNÁNDEZ, J., & RESTREPO, L. Variables asociadas con la presentación de carne PSE (Pálida, Suave, Exudativa) en canales de cerdo. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 20(3), 327–338. 2007.

CHERNUKHA, Irina M. and AKHREMKO, Anastasiya G. Estudio comparativo de los cambios autolíticos en el proteoma del tejido muscular de cerdo y vacuno. En : *Teoría y práctica del procesamiento de la carne* [en línea]. 28, septiembre de 2018. v. 3, n.º 3 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 56-63. Disponible en línea: <https://doi.org/10.21323/2414-438x-2018-3-3-56-63>. ISSN 2414-441X.

CHRISTENSEN, Líne. Efecto del tratamiento térmico prolongado de 48°C a 63°C sobre la dureza, pérdida por cocción y color de la carne de cerdo. En : Meat Science [en línea]. junio de 2011. v. 88, n.º 2 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 280-285. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.12.035>. ISSN 0309-1740.

CHRISTENSEN, Líne. Relación entre la dureza de la carne y las propiedades del tejido conectivo de vacas y toretes tratados térmicamente a bajas temperaturas durante tiempos prolongados. En : Meat Science [en línea]. Abril de 2013. Vol. 93, No. 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 787-795. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2012.12.001>. ISSN 0309-1740.

COLLE, MJ, et al. Estrategias para mejorar la ternura de la carne mediante la activación de calpaína-2 antes de la muerte. En : Meat Science [en línea]. enero de 2018. v. 135 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 36-41. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.08.008>. ISSN 0309-1740.

CORIA, María S.; CARRANZA, Pedro G. and PALMA, Gustavo A. El sistema proteolítico calpaína en la tenderización de la carne: Un enfoque molecular. En : Revista MVZ Córdoba [en línea]. 10 de enero de 2018. pág. 6523-6536. [Citado el 5 de octubre de 2022]. Disponible en línea: <https://doi.org/10.21897/rmvz.1247>. ISSN 1909-0544.

DING, Yaozhong y otros. Yansuanmalingua inhibe la replicación del virus del síndrome respiratorio y reproductivo porcino de tipo 2 mediante la activación de la vía de apoptosis de la caspasa-8. En : Revista de Microbiología Básica [en línea]. 1, marzo de 2020. v. 60, No. 5 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 400-406. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1002/jobm.201900485>. ISSN 0233-111X.

DING, Zhenjiang, etc. Influencia de la oxidación en la translocación de la proteína de choque térmico 27, actividades de caspasa-3 y calpaína y degradación de miofibrillas en músculos de res post mortem. En : Química de los alimentos [en línea]. marzo de 2021. v. 340 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 127914. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.127914>. ISSN 0308-8146.

DOMINGUEZ-HERNANDEZ, Elisa and ERTBJERG, Per. Efecto del tratamiento térmico LTLT sobre las actividades de catepsina B y L y la desnaturalización de proteínas miofibrilares de cerdo. En : Meat Science [en línea]. mayo de 2021. v. 175 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 108454. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2021.108454>. ISSN 0309-1740.

DOMINGUEZ-HERNANDEZ, Elisa; SALASEVICIENE, Alviija y ERTBJERG, Per. Cocción prolongada de carne a baja temperatura: calidad de consumo y mecanismos subyacentes. En : Meat Science [en línea]. septiembre de 2018. v. 143 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 104-113. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.04.032>. ISSN 0309-1740.

DONKOR, Isaac O., et al. Síntesis y actividad antiproliferativa de inhibidores de calpaína peptidomiméticos basados en sulfonamidas. En : Bioorganic & Medicinal Chemistry [en línea]. mayo de 2020. v. 28, n.º 9 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 115433. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2020.115433>. ISSN 0968-0896.

DOS SANTOS, Evelyn y otros. Efectos del género sobre la calidad de la carne de cerdo y la expresión génica de calpaína-1 y calpastatina en músculo de cerdo macho. En : Meat Science [en línea]. febrero de 2021. v. 172 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 108366. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2020.108366>. ISSN 0309-1740.

ELINOS-BÁEZ, C. M., MALDONADO, V. M. I. de A., & MELÉNDEZ-ZAJGLA, J. Caspasas: Moléculas Inductoras de Apoptosis. Gaceta Medica de Mexico, 139(5), 493–499. 2022.

ESPARZA-JIMÉNEZ, M. Calpaínas - calpaína 1. 2009.

ETHERINGTON, David J.; TAYLOR, Mark A. J. y DRANSFIELD, Eric. Acondicionamiento de carnes de diferentes especies. Relación entre el ablandamiento y los niveles de catepsina B, catepsina L, calpaína I, calpaína II y β -glucuronidasa. En : Meat Science [en línea]. enero de 1987. v. 20, número 1 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 1-18. Disponible en línea: [https://doi.org/10.1016/0309-1740\(87\)90046-5](https://doi.org/10.1016/0309-1740(87)90046-5). ISSN 0309-1740.

FAO, (food and Agriculture Organization of the United Nations). Meat market review. 2021.

FARIDNIA, Farnaz, etc. Efecto de la congelación como pretratamiento previo al procesamiento de campo eléctrico pulsado sobre las características de calidad de los músculos de la carne de res. En : Ciencia innovadora de los alimentos y tecnologías

emergentes [en línea]. mayo de 2015. v. 29 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 31-40. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.ifset.2014.09.007>. ISSN 1466-8564.

FINAGRO. Ficha de inteligencia: Porcicultura. 2020.

FRATERMAN, Sven y otros. Perfiles proteómicos cuantitativos de proteínas asociadas a sarcómeros en alotipos de extremidades y músculos extraoculares. En : *Molecular & Cellular Proteomics* [en línea]. 16, enero de 2007. Vol. 6, No. 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 728-737. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1074/mcp.m600345-mcp200>. ISSN 1535-9484.

FUJII, J. y otros. Identificación de una mutación en el receptor de rianodina porcina asociada con hipertermia maligna. En : *Ciencia* [en línea]. 12, julio de 1991. V. 253, No. 5018 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 448-451. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1126/science.1862346>. ISSN 1095-9203.

GARCÍA-PARRA, J., et al. Aplicación de tecnologías innovadoras, campos eléctricos pulsados de intensidad moderada y tratamiento térmico de alta presión, para conservar y/o mejorar el contenido de compuestos bioactivos de la calabaza. En : *Ciencia innovadora de los alimentos y tecnologías emergentes* [en línea]. febrero de 2018. v. 45 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 53-61. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.ifset.2017.09.022>. ISSN 1466-8564.

GIL, Marta; HORTÓS, María y SÁRRAGA, Carmen. Actividades de calpaína y catepsina, y extractabilidad de proteínas durante el envejecimiento del músculo

longissimus porcino de carne normal y PSE. En : Química de los alimentos [en línea]. noviembre de 1998. V. 63, No. 3 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 385-390. Disponible en línea: [https://doi.org/10.1016/s0308-8146\(98\)00003-x](https://doi.org/10.1016/s0308-8146(98)00003-x). ISSN 0308-8146.

HADDAD, Gabriela de Barros Silva, y otros. Los efectos del cloruro de sodio y la carne PSE en la calidad del lomo de cerdo curado y ahumado reestructurado: un estudio de metodología de superficie de respuesta. En : Meat Science [en línea]. marzo de 2018. v. 137 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 191-200. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.11.030>. ISSN 0309-1740.

HERNÁNDEZ, P., y otros. Actividades enzimáticas antioxidantes, lipolíticas y proteolíticas en carne de cerdo de diferentes genotipos. En : Meat Science [en línea]. marzo de 2004. v. 66, n.º 3 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 525-529. Disponible en línea: [https://doi.org/10.1016/s0309-1740\(03\)00155-4](https://doi.org/10.1016/s0309-1740(03)00155-4). ISSN 0309-1740.

HERREO, A., y AVILA, M. R. Innovaciones en el procesado de alimentos: Tecnologías no térmicas. Rev. Med .Univ. Navarra, 50. 2006.

HOYOS, P., HERNÁIZ, M. J., y ALCÁNTARA, A. R. Biocatalyzed Production of Fine Chemicals. Comprehensive Biotechnology, 334–373. 2017. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.09153-6>

HUFF-LONERGAN, Elisabeth and LONERGAN, Steven M. Mecanismos de la capacidad de retención de agua de la carne: el papel de los cambios bioquímicos y estructurales post mortem. En : Meat Science [en línea]. septiembre de 2005. v. 71, n.º

1 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 194-204. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2005.04.022>. ISSN 0309-1740.

HUFF LONERGAN, Elisabeth; ZHANG, Wangang and LONERGAN, Steven M. Bioquímica del músculo post mortem — Lecciones sobre los mecanismos de ablandamiento de la carne. En : Meat Science [en línea]. septiembre de 2010. v. 86, n.º 1 [citado el 5 de octubre de 2023], p. 184-195. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.05.004>. ISSN 0309-1740.

JANACUA VIDALES, H., ALARCÓN ROJO, A. D., GRADO AHUIR, J. A., GAMBOA ALVARADO, J. G., & RODRÍGUEZ ALMEIDA, F. A. Efecto de variables críticas del sacrificio sobre las propiedades fisicoquímicas de la carne de cerdo. Técnica Pecuaria En México, ISSN 0040-1889, Vol. 44, No. 1, 2006, Págs. 53-66, 44(1), 53–66. 2006.

JUÁREZ, M., ALDAI, N., LOPEZ-CAMPOS, M, y DUGAN, B. Beef Texture and Juiciness. Handbook of Meat and Meat Processing, June 2014, 196–225. 2012. disponible en línea: <https://doi.org/10.1201/b11479-13>

JUN-HUI, Xu, et al. El efecto mecánico de la bromelina y la papaína sobre la ternura en el músculo del calamar gigante (*Dosidicus gigas*). En : Food Research International [en línea]. mayo de 2020. v. 131 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 108991. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.108991>. ISSN 0963-9969.

JUNG, S.; GHOUL, M. and DE LAMBALLERIE-ANTON, M. Cambios en las actividades de las enzimas lisosomales y los valores de cizallamiento de la carne tratada a alta

presión durante el envejecimiento. En : Meat Science [en línea]. noviembre de 2000. Volumen 56, Número 3 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 239-246. Disponible en línea: [https://doi.org/10.1016/s0309-1740\(00\)00048-6](https://doi.org/10.1016/s0309-1740(00)00048-6). ISSN 0309-1740.

KAUR, A; HUI, Seah Xin y BOLAND, Mike. Cambios en la actividad de la catepsina durante el almacenamiento a baja temperatura y el procesamiento Sous Vide de falda de res. En : Ciencia de los Alimentos de los Recursos Animales [en línea]. Abril de 2020. Vol. 40, No. 3 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 415-425. Disponible en línea: <https://doi.org/10.5851/kosfa.2020.e21>. ISSN 2636-0780.

KEMP, C. M. y PARR, T. El efecto de la caspasa 3 recombinante sobre las proteínas miofibrilares en el músculo esquelético porcino. En : Animal [en línea]. 2008. Vol. 2, No. 8 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 1254-1264. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1017/s1751731108002310>. ISSN 1751-7311.

KUBO, T. y otros. Cambios en la localización microscópica inmunoelectrónica de la catepsina D en el músculo inducida por acondicionamiento o tratamiento de alta presión. En : Meat Science [en línea]. agosto de 2002. v. 61, n.º 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 415-418. Disponible en línea: [https://doi.org/10.1016/s0309-1740\(01\)00214-5](https://doi.org/10.1016/s0309-1740(01)00214-5). ISSN 0309-1740.

LIU, Caiyun, etc. Efectos del tratamiento con campos eléctricos pulsados en el secado al vacío de tejido de patata. En : LWT [en línea]. septiembre de 2018. v. 95 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 289-294. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2018.04.090>. ISSN 0023-6438.

LIU, Rui, et al. Efecto del óxido nítrico y la calpastatina sobre la inhibición de la actividad de la μ -calpaína, autólisis y proteólisis de proteínas miofibrilares. En : Química de los alimentos [en línea]. marzo de 2019. v. 275 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 77-84. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.09.104>. ISSN 0308-8146.

LIU, Rui, et al. Contribución del óxido nítrico y la proteína S-nitrosilación a la variación en la calidad de la carne fresca. En : Meat Science [en línea]. octubre de 2018. v. 144 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 135-148. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.04.027>. ISSN 0309-1740.

LOPEZ-BOTE, C. Sistemas de producción porcina y calidad de la carne del cerdo ibérico. XVI Curso de Especialización FEDNA, 77–111. 2000.

LÓPEZ, D. M. Análisis de la actividad de catepsinas B, B+L Y H en carne de cerdo en diferentes genéticas. 2015. disponible en línea: <https://riunet.upv.es/handle/10251/56747>

LYU, Jian y ERTBJERG, Per. Unión inducida por Ca^{2+} de calpaína-2 a miofibrillas: resultados preliminares en el músculo longissimus thoracis de cerdo que respaldan un papel en la degradación de proteínas miofibrilares. En : Meat Science [en línea]. febrero de 2021. v. 172 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 108364. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2020.108364>. ISSN 0309-1740.

MACHADO, Juliano y otros. El péptido relacionado con el gen de la α -calcitonina inhibe los sistemas de autofagia y calpaína y mantiene la estabilidad de la unión neuromuscular en los músculos denervados. En : *Metabolismo Molecular* [en línea]. octubre de 2019. v. 28 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 91-106. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.molmet.2019.06.024>. ISSN 2212-8778.

Macías, A. T. Calidad de la canal de los cerdos sacrificados en tres mataderos (buena fe, quevedo y valencia) de la provincia de los rios 2020.

MARIBO, Hanne y otros. Estimulación eléctrica de cerdos: efecto sobre la caída del pH, la calidad de la carne y la actividad de la catepsina B+L. En : *Meat Science* [en línea]. junio de 1999. V. 52, No. 2 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 179-187. Disponible en línea: [https://doi.org/10.1016/s0309-1740\(98\)00166-1](https://doi.org/10.1016/s0309-1740(98)00166-1). ISSN 0309-1740.

MARTINEZ GIRON, Jader; FIGUEROA SEPÚLVEDA, Katherine and CASTILLO ROBLES, Nelly Zarith. Aplicación de altas presiones y otras tecnologías en frutas como alternativa a los tratamientos térmicos convencionales. En : *Bioteología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial* [en línea]. 1, junio de 2021. Vol. 19, No. 2 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 271-285. Disponible en línea: <https://doi.org/10.18684/bsaa.v19.n2.2021.1772>. ISSN 1909-9959.

MELODY, J. L. y otros. Los factores bioquímicos post mortem tempranos influyen en la sensibilidad y la capacidad de retención de agua de tres músculos porcinos1. En :

Journal of Animal Science [en línea]. 1, abril de 2004. v. 82, n.º 4 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 1195-1205. Disponible en línea: <https://doi.org/10.2527/2004.8241195x>. ISSN 1525-3163.

MENDEL, P. Efecto del perfil genético, sexo, peso al sacrificio y la alimentación sobre la productividad y la calidad de la canal y carne de cerdos grasos. XVI Curso de Especialización FEDNA. 2004.

MONSERRATE, A. Producción y comercialización de carne de cerdo en la comuna el Tambo, provincia de Santa Elena. 2021.

MORTON, J. D., BHAT, Z. F., & EL-DIN Ahmed Bekhit, A. Proteases and meat tenderization. In Encyclopedia of Food Chemistry (pp. 309–313). 2018. Elsevier. disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100596-5.21663-6>

NIE, Qu, etc. El astragalosido IV protege contra la disfunción endotelial vascular inducida por hiperglucemia al inhibir el estrés oxidativo y la activación de la calpaína-1. En : Ciencias de la vida [en línea]. septiembre de 2019. v. 232 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 116662. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2019.116662>. ISSN 0024-3205.

OHMORI, Takashi y otros. Efecto de la alta presión sobre las actividades de la proteasa en la carne. En : Química Agrícola y Biológica [en línea]. 1991. V. 55, No. 2 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 357-361. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1271/bbb1961.55.357>. ISSN 1881-1280.

OUALI, Ahmed y otros. Biomarcadores de la terneza de la carne: conocimiento actual y perspectivas con respecto a nuestra comprensión actual de los mecanismos involucrados. En : Meat Science [en línea]. Diciembre de 2013. Vol. 95, No. 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 854-870. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.05.010>. ISSN 0309-1740.

PI, Xiaowen, et al. Irradiación de alimentos: una tecnología prometedora para producir alimentos hipoalergénicos de alta calidad. En : Critical Reviews in Food Science and Nutrition [en línea]. 27 de marzo de 2021. pág. 1-16. [Citado el 5 de octubre de 2022]. Disponible en línea: < <https://doi.org/10.1080/10408398.2021.1904822> >. ISSN 1549-7852.

POMPONIO, Luis; BUKH, Christian and RUIZ-CARRASCAL, Jorge. Proteólisis en lomos de cerdo durante el superenfriamiento y el almacenamiento en frío regular. En : Meat Science [en línea]. julio de 2018. v. 141 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 57-65. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.03.022>. ISSN 0309-1740.

POMPONIO, Luigi y ERTBJERG, Per. El efecto de la temperatura sobre la actividad de μ - y m-calpaína y calpastatina durante el almacenamiento post-mortem del músculo longissimus porcino. En : Meat Science [en línea]. mayo de 2012. v. 91, n.º 1 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 50-55. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2011.12.005>. ISSN 0309-1740.

POMPONIO, Luigi y otros. Evidencia de autólisis de m-calpaína post mortem en músculo porcino. En : Meat Science [en línea]. noviembre de 2008. Volumen 80,

Número 3 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 761-764. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2008.03.019>. ISSN 0309-1740.

POSTIGO, A. Neuropeptide encapsulation device by using Electrospraying & Electrospinning coaxial technology. Escuela técnica superior de ingeniería informática. 2017.

POWERS, Scott K. and KAVAZIS, Andreas N. Atrofia del músculo esquelético inducida por inactividad: una breve revisión. En : Revista Portuguesa de Ciências do Desporto [en línea]. 2008. Vol. 2008, No. 2 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 299-307. Disponible en línea: <https://doi.org/10.5628/rpcd.08.02.299>. ISSN 1645-0523.

PRADAS, I., y MORENO, J. M. Aplicación de Altas Presiones Hidrostáticas en la Industria Alimentaria. Consejería de Agricultura, Pesca y Desarrollo Rural de Andalucía, Instituto de Investigación y Formación Agraria y Pesquera. 2016.

QIAN, Shuyi, et al. Contribución de la calpaína a la degradación de proteínas, variación en las propiedades de la mioagua y la capacidad de retención de agua de la carne de cerdo durante el envejecimiento post mortem. En : Química de los alimentos [en línea]. septiembre de 2020. v. 324 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 126892. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.126892>. ISSN 0308-8146.

RICAURTE, Leidy and, QUINTANILLA-CARVAJAL, Maria Ximena. Uso de la técnica de electrohilado para producir nanofibras para industrias alimentarias: una perspectiva desde las regulaciones hasta las caracterizaciones. En : Tendencias en ciencia y

tecnología de los alimentos [en línea]. marzo de 2019. v. 85 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 92-106. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.01.006>. ISSN 0924-2244.

RODRÍGUEZ GONZÁLEZ, I. (2018). Enzimas en la industria de alimentos. <http://repository.unad.edu.co/handle/10596/19266>

RONCAL´S, Pedro, y otros. La ultrasonicación de las fibras del músculo esquelético de cordero mejora la proteólisis post mortem. En : Zeitschrift for Lebensmittel-Untersuchung und -Forschung [en línea]. abril de 1993. v. 196, n.º 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 339-342. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1007/bf01197932>. ISSN 1438-2385.

ROSENVOLD, K.; BORUP, U. and THERKILDSEN, M. Enfriamiento gradual: carne de cerdo tierna sin comprometer la capacidad de retención de agua¹. En : Journal of Animal Science [en línea]. 1, mayo de 2010. v. 88, n.º 5 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 1830-1841. Disponible en línea: <https://doi.org/10.2527/jas.2009-2468>. ISSN 1525-3163.

SANTAMARÍA, L. R., FIGUEROA VELASCO, L., DARÍO, R., & ROJERO, M. Calidad de la carne de cerdo en canal. 2016. disponible en línea: <http://eprints.uanl.mx/11198/1/Documento10.pdf>

SHI, Yigong. Activación, inhibición y reactivación de caspasas: una visión mecanicista. En : Protein Science [en línea]. agosto de 2004. v. 13, n.º 8 [citado el 5 de octubre de

2022], pág. 1979-1987. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1110/ps.04789804>. ISSN 1469-896X.

SHOSHA, N. N. H. y otros. Evaluación in vivo e in vitro de los efectos antitumorales de las nanopartículas de óxido de hierro y cubierta de núcleo de folato. En : Revista Brasileña de Biología [en línea]. 2024. v. 84 [citado el 5 de octubre de 2022]. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1590/1519-6984.253183>. ISSN 1678-4375.

SIERRA, V. Evolución post-mortem de parámetros indicativos de calidad en carne de vacuno: efecto de la raza y el gen de la hipertrofia muscular. 2010.

SINGH, Rita y SINGH, Antaryami. Irradiación de Alimentos Una Tecnología de Procesamiento de Alimentos Establecida para la Seguridad Alimentaria. En : Defense Life Science Journal [en línea]. 21, octubre de 2019. v. 4, n.º 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 206-213. Disponible en línea: <https://doi.org/10.14429/dlsj.4.14397>. ISSN 2456-0537.

SINGH, Rita y SINGH, Antaryami. Aplicaciones de la Tecnología de Irradiación de Alimentos. En : Defense Life Science Journal [en línea]. 19, febrero de 2020. v. 5, n.º 1 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 54-62. Disponible en línea: <https://doi.org/10.14429/dlsj.5.14398>. ISSN 2456-0537.

SOLENO WILCHES, Ronald. Tecnologías no térmicas en el procesado y conservación de alimentos vegetales. En : Revista colombiana de investigaciones agroindustriales [en

línea]. 24, diciembre de 2015. v. 2 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 73. Disponible en línea: <https://doi.org/10.23850/24220582.172>. ISSN 2422-4456.

TANG, Renyong y otros. Efectos del nivel nutricional sobre la calidad del cerdo y la expresión génica de μ -calpaína y calpastatina en músculo de cerdos en finalización. En : Meat Science [en línea]. agosto de 2010. v. 85, n.º 4 [citado el 5 de octubre de 2022], p. 768-771. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.04.002>. ISSN 0309-1740.

TOMEY, A. V., & ORTEGA, Y. V. Relaciones del estrés oxidativo con el catabolismo de proteínas. Revista Cubana de Investigaciones Biomedicas, 19(3), 206–212. 2000.

UZCÁTEGUI-BRACHO, Sf. Factores que afectan la actividad de las proteasas dependientes del calcio y su relación con el proceso de ablandamiento de la carne. Archivos Latinoamericanos de Producción Animal, 3, 166–174. 2008. disponible en línea: www.alpa.org.ve/ojs.index/php

VELICKOVA, Elena y otros. Efecto del campo eléctrico pulsado junto con la infusión al vacío sobre los parámetros de calidad de las fresas congeladas/descongeladas. En : Journal of Food Engineering [en línea]. septiembre de 2018. v. 233 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 57-64. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.jfoodeng.2018.03.030>. ISSN 0260-8774.

VILLARREAL, P., DIÉGUEZ, F. J., y RODRÍGUEZ, M. Estandarización de una prueba de ADN para detectar el Síndrome de Estrés Porcino (SEP) en cerdos cubanos. En: Revista Cubana de Ciencia Agrícola (Vol. 39, Issue 1). 2005.

WAN, Xuebin, y otros. Esclarecer un mecanismo molecular por el cual el deterioro de la calidad de la carne porcina responde al aumento de cortisol basado en la secuenciación del transcriptoma. En : Informes científicos [en línea]. 11, noviembre de 2016. v. 6, n.º 1 [citado el 5 de octubre de 2022]. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1038/srep36589> . ISSN 2045-2322.

WANG, Anran y otros. Cambios en la actividad de calpaína, degradación de proteínas y microestructura de M. semitendinosus bovino mediante la aplicación de ultrasonido. En : Química de los alimentos [en línea]. abril de 2018. v. 245 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 724-730. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.12.003>. ISSN 0308-8146.

WANG, Daoying, et al. Cambios en la disociación de actomiosina y actividades enzimáticas endógenas durante el calentamiento y su relación con la ternura de la carne de pato. En : Química de los alimentos [en línea]. noviembre de 2013. v. 141, n.º 2 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 675-679. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.04.034>. ISSN 0308-8146.

WANG, Yingying, et al. Comparación de actividad, expresión y S-nitrosilación de enzimas glicolíticas entre carne de cerdo pálida, blanda y exudativa y roja, firme y no exudativa durante el envejecimiento post-mortem. En : Química de los alimentos [en

línea]. junio de 2020. v. 314 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 126203. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.126203>. ISSN 0308-8146.

XU, Yang, et al. Los efectos de diferentes métodos de enfriamiento sobre la calidad de la carne y la actividad de la calpaína del músculo longissimus dorsi del cerdo. En : Journal of Food Science [en línea]. 1, noviembre de 2011. v. 77, n.º 1 [citado el 5 de octubre de 2022], p. C27—C32. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1111/j.1750-3841.2011.02440.x>. ISSN 0022-1147.

ZENG, Zhen; LI, Cheng y ERTBJERG, P. Relación entre la proteólisis y la retención de agua de las miofibrillas. En : Meat Science [en línea]. septiembre de 2017. v. 131 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 48-55. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.04.232>. ISSN 0309-1740.

ZEQUAN, Xu y otros. El análisis proteómico como enfoque para comprender la formación de carne de cerdo pálida, blanda y exudativa (PSE). En : Meat Science [en línea]. Octubre, 2020. pág. 108353. [Citado el 5 de octubre de 2022]. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2020.108353>. ISSN 0309-1740.

ZEQUAN, Xu y otros. El efecto del tiempo de congelación en la calidad de la carne de cerdo normal y pálida, suave y exudativa (PSE). En : Meat Science [en línea]. junio de 2019. v. 152 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 1-7. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2019.02.003>. ISSN 0309-1740.

ZHAI, Rongqi, y otros. Métodos de inhibición enzimática basados en nanomateriales de Au para la detección rápida de pesticidas organofosforados en muestras agrícolas y ambientales: una revisión. En : Revista de Investigación Avanzada [en línea]. Agosto de 2021. [Citado el 5 de octubre de 2022]. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.08.008>. ISSN 2090-1232.

ZHANG, Jiaying; MA, Danyi y KIM, Yuan H. Brad. Apoptosis mitocondrial y cambios proteolíticos de proteínas miofibrilares en dos músculos de cerdo diferentes durante el envejecimiento. En : Química de los alimentos [en línea]. julio de 2020. v. 319 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 126571. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.126571>. ISSN 0308-8146.

ZHANG, Min y otros. Efectos de la hidrólisis y oxidación de proteínas inducidas por la irradiación de rayos gamma en el cambio de terneza de la carne de cerdo fresca durante el almacenamiento. En : Meat Science [en línea]. mayo de 2020. v. 163 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 108058. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2020.108058>. ISSN 0309-1740.

ZHANG, W.G., et al. Contribución de los cambios post mortem de integrina, desmina y μ -calpaína a la variación en la capacidad de retención de agua de la carne de cerdo. En : Meat Science [en línea]. noviembre de 2006. Volumen 74, Número 3 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 578-585. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2006.05.008>. ISSN 0309-1740.

ZHANG, Xin, et al. La sustitución del sodio por varios iones metálicos afecta la actividad de las catepsinas y la proteólisis en las piernas de cerdo curadas en seco. En : Meat Science [en línea]. agosto de 2020. v. 166 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 108132. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2020.108132>. ISSN 0309-1740.

ZHANG, Yuemei y ERTBJERG, Per. Efectos del almacenamiento congelado y luego refrigerado sobre la actividad de las enzimas proteolíticas y la capacidad de retención de agua del lomo de cerdo. En : Meat Science [en línea]. noviembre de 2018. v. 145 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 375-382. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.07.017>. ISSN 0309-1740.

ZHANG, Zhiwei, et al. Efectos de la oxidación de radicales hidroxilo en la proteína miofibrilar y su susceptibilidad a la proteólisis de μ -calpaína. En : LWT [en línea]. febrero de 2021. v. 137 [citado el 5 de octubre de 2022], pág. 110453. Disponible en línea: <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2020.110453>. ISSN 0023-6438.