

# 磷脂分子调控畜禽肉品质研究进展

张凯华<sup>1</sup>, 臧明伍<sup>1,\*</sup>, 王守伟<sup>1,\*</sup>, 张哲奇<sup>1</sup>, 李丹<sup>1</sup>, 李笑曼<sup>1</sup>, 郝蕊<sup>1,2</sup>

(1. 中国肉类食品综合研究中心, 北京食品科学研究院, 肉类加工技术北京市重点实验室, 北京 100068;

2. 天津农学院动物科学与动物医学学院, 天津市农业动物繁育与健康养殖重点实验室, 天津 300384)

**摘要:** 磷脂是一类结构复杂、功能多元的极性脂质分子, 包括甘油磷脂和鞘磷脂2类。作为细胞膜的重要组成部分, 磷脂分子参与生命体细胞信号传导、脂滴形成、细胞凋亡等多种生理活动, 磷脂分子的代谢、水解及氧化赋予肉类食品独特的质地、风味和营养品质。磷脂分子的功能特性因其连接的极性基团和 $sn-1/sn-2$ 位点脂肪酸种类不同而有所差异, 脂质组学为磷脂分子结构确证与表征提供了强大技术支撑。本文介绍了肌内磷脂分子的结构与功能、检测及分析方法, 重点综述了磷脂分子参与畜禽肉肌内脂肪沉积、调控宰后生鲜肉品质及加工肉制品品质的研究进展, 以期精准调控畜禽肉品质提供参考借鉴。

**关键词:** 磷脂分子; 甘油磷脂; 鞘磷脂; 脂质组学; 肉; 品质

## Research Advances in Regulatory Effect of Phospholipids on Meat Quality

ZHANG Kaihua<sup>1</sup>, ZANG Mingwu<sup>1,\*</sup>, WANG Shouwei<sup>1,\*</sup>, ZHANG Zheqi<sup>1</sup>, LI Dan<sup>1</sup>, LI Xiaoman<sup>1</sup>, HAO Rui<sup>1,2</sup>

(1. Beijing Key Laboratory of Meat Processing Technology, China Meat Research Center, Beijing Academy of Food Sciences,

Beijing 100068, China; 2. Tianjin Key Laboratory of Agricultural Animal Breeding and Healthy Husbandry,

College of Animal Science and Veterinary Medicine, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China)

**Abstract:** Phospholipids, a class of polar lipids with complex structure and multiple functions, are composed of glycerophospholipids and sphingomyelins. As an important component of cell membranes, phospholipids are involved in many physiological activities, such as cell signal transduction, lipid droplet formation and cell apoptosis. The transformation, hydrolysis and oxidation of phospholipids impart meat and meat products with unique texture, flavor and nutritional quality. The functional properties of phospholipids vary with their polar groups and the type of fatty acids at the  $sn-1/sn-2$  positions, and lipidomics provides powerful technical support for the structural confirmation and characterization of phospholipids. In this article, the structures and functions of phospholipids and the methods for their detection and analysis are reviewed with a focus on recent progress in research on how phospholipids are involved in intramuscular fat deposition in farm animals and regulate the quality of fresh meat and processed meat products, in order to provide references for precise regulation of the quality of livestock and poultry meat.

**Keywords:** phospholipids; glycerophospholipids; sphingomyelins; lipidomics; meat; quality

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20231225-207

中图分类号: TS251.1

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630(2024)08-0303-09

引文格式:

张凯华, 臧明伍, 王守伟, 等. 磷脂分子调控畜禽肉品质研究进展[J]. 食品科学, 2024, 45(8): 303-311. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20231225-207. <http://www.spkx.net.cn>

ZHANG Kaihua, ZANG Mingwu, WANG Shouwei, et al. Research advances in regulatory effect of phospholipids on meat quality[J]. Food Science, 2024, 45(8): 303-311. (in Chinese with English abstract) DOI:10.7506/spkx1002-6630-20231225-207. <http://www.spkx.net.cn>

收稿日期: 2023-12-25

基金项目: 北京市自然科学基金项目(6224065)

第一作者简介: 张凯华(1990—)(ORCID: 0000-0003-0647-1375), 女, 高级工程师, 硕士, 研究方向为肉品科学与食品安全。

E-mail: zhkh.happy@163.com

\*通信作者简介: 臧明伍(1981—)(ORCID: 0000-0002-1302-316X), 男, 教授级高级工程师, 博士, 研究方向为肉品科学与食品安全。E-mail: zangmw@126.com

王守伟(1961—)(ORCID: 0000-0002-6390-4803), 男, 教授级高级工程师, 硕士, 研究方向为肉品科学与食品安全。E-mail: cmrcsw@126.com

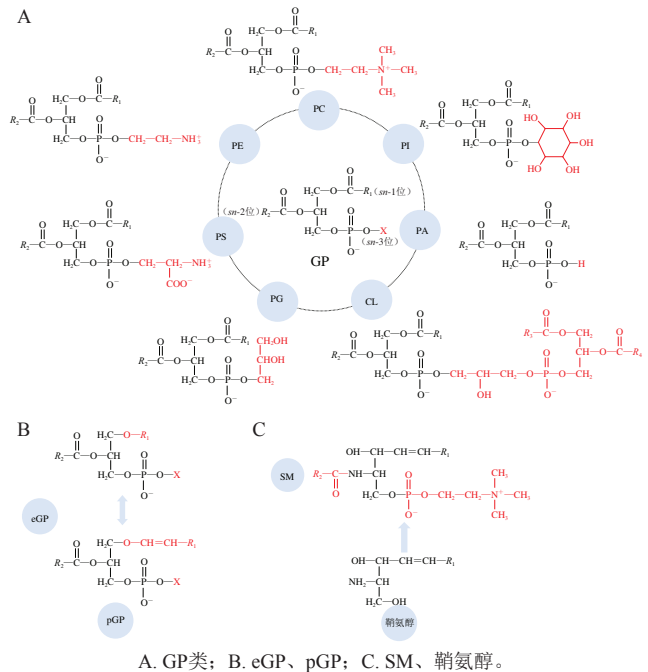
脂质是一类结构复杂、功能多元的生物大分子，与蛋白质、碳水化合物共同构成人体必需的三大营养素。根据结构的不同，脂质分子分为脂肪酰类、甘油酯（glycerolipids, GL）类、甘油磷脂（glycerophospholipids, GP）类、鞘脂类、固醇脂类、异戊烯醇脂类、糖脂类和聚酮化合物8大类<sup>[1]</sup>。除提供能量外，脂质还参与机体能量储存、细胞信号传导及细胞膜调节等生理活动<sup>[2-3]</sup>。肉及肉制品是摄入脂质的重要膳食来源，GL类和磷脂是肉及肉制品中含量较多的两类脂质分子。相较于GL，磷脂分子结构复杂、种类多样，亲水性和亲脂性基团赋予其独特的生物活性和功能特性。养殖环节畜禽肌肉内磷脂分子代谢赋予生鲜肉独特的质地和外观（如大理石花纹），宰后贮藏和加工过程中磷脂分子的水解和氧化影响肉及肉制品质地、风味、营养等品质<sup>[4-7]</sup>。近年来，脂质组学技术快速发展，为探索磷脂分子调控肉品质形成机制提供了强大技术支持。本文介绍了磷脂分子结构与功能、基于脂质组学的磷脂分子检测及分析方法，重点综述了磷脂分子在调控生鲜肉及加工肉制品品质方面的研究进展，以期精准调控肉品质提供参考借鉴。

## 1 磷脂分子结构与功能

### 1.1 磷脂分子结构

不同于GL，磷脂是一类含有磷酸基团的极性脂质的统称，包括GP类和鞘磷脂（sphingomyelins, SM）类<sup>[4]</sup>。GP以甘油为骨架，*sn*-1和*sn*-2位的羟基被脂肪酸酯化，*sn*-3位的羟基通过磷酸二酯键与极性基团相连。根据极性基团的不同，GP可分为磷脂酰胆碱（phosphatidylcholine, PC）、磷脂酰乙醇胺（phosphatidylethanolamine, PE）、磷脂酰肌醇（phosphatidylinositol, PI）、磷脂酰丝氨酸（phosphatidylserine, PS）、磷脂酸（phosphatidic acid, PA）、磷脂酰甘油（phosphatidylglycerol, PG）、心磷脂（cardiolipin, CL）等（图1A）。醚磷脂（ether GP, eGP）是一类独特的GP分子，其*sn*-1位通过醚键连接烷基链；缩醛磷脂（plasmalogens GP, pGP）则是最常见的eGP分子，其*sn*-1位通过烯醚键连接烷基链，*sn*-2位点通常连接不饱和脂肪酸（如二十二碳六烯酸、花生四烯酸）（图1B）<sup>[8]</sup>。eGP中的极性基团通常为胆碱或乙醇胺，肌醇和丝氨酸极少。不同于GP，SM是鞘脂类的亚类，其以鞘氨醇为骨架，*sn*-2位的氨基与脂肪酸形成酰胺键，*sn*-3位的羟基通过磷酸二酯键与极性基团（胆碱）相连（图1C）。以鞘氨醇为骨架，*sn*-2位的氨基与脂肪酸相连形成神经酰胺（ceramides, Cer）。Cer与PC通过SM合成酶合成SM和二酰基甘油，SM经SM酶水解又可以转化为Cer<sup>[9]</sup>。磷

脂分子*sn*-1和/或*sn*-2位点上饱和/不饱和脂肪酸的碳链长度、不饱和键数不同，形成不同种类的磷脂分子；*sn*-1位点往往结合饱和脂肪酸，*sn*-2位点则更倾向于结合不饱和脂肪酸。若磷脂分子*sn*-1和/或*sn*-2位的脂肪酸被磷脂酶水解，则转化形成溶血性磷脂（lyso-phospholipid, LPL）<sup>[10]</sup>。



A. GP类; B. eGP、pGP; C. SM、鞘氨醇。

图1 磷脂分子结构

Fig. 1 Structures of phospholipids

### 1.2 磷脂分子的功能特性

#### 1.2.1 生物学功能

作为构成细胞膜、核膜及各种细胞器（如线粒体、内质网）膜的主要结构成分，磷脂分子参与细胞能量代谢和信号传递、调控细胞凋亡等多种生命活动。PC和PE是肉及肉制品中含量较高的两个GP亚类；PC/PE比例影响生物膜的完整性和稳定性，当该比例降低，膜的完整性逐渐丧失，进而影响细胞的生物功能<sup>[7]</sup>。PS是促进细胞凋亡的重要生物标志物。当细胞开始进入凋亡程序时，吞噬细胞通过识别细胞膜外暴露的PS实现凋亡细胞的清除<sup>[3]</sup>。CL几乎仅存在于线粒体膜上，不仅参与膜流动性和正常电子传递链活性，还通过激活死亡受体、诱导线粒体中细胞色素c的释放调控细胞凋亡<sup>[11]</sup>，并能通过激活三磷酸腺苷/二磷酸腺苷载体和磷酸载体调节机体能量代谢<sup>[7]</sup>。eGP分子*sn*-1位点缺少羰基氧，*sn*-1和*sn*-2位点的烷基链通过分子间氢键紧密排列降低膜的流动性，增强膜的刚性；eGP还能够参与调节细胞分化、细胞信号传导等多种生物功能<sup>[12]</sup>。pGP作为一种内源性抗氧化剂，能够参与清除多种活性氧、保护不饱和膜脂免受单线态氧的氧化<sup>[8,13]</sup>。LPL在巨噬细胞中也表现出抗氧化和抗凋亡活性<sup>[6]</sup>。

此外, 磷脂分子在维持人体健康和疾病诊断方面发挥重要作用。PS具有抗阿尔茨海默病、修复脑损伤、激活辅酶因子等生物学特性<sup>[14]</sup>。摄入富含多不饱和脂肪酸 (polyunsaturated fatty acids, PUFA) 的磷脂分子有益人体健康, 富含二十二碳六烯酸的PC是促进人脑和神经元发育、保护视力的核心营养素<sup>[15]</sup>。也有部分磷脂分子被视为多种疾病的潜在生物标记物。比如, eGP是癌症、阿尔茨海默病等多种疾病的潜在生物标志物<sup>[12]</sup>; SM在动脉粥样硬化发展中发挥重要作用, 抑制SM的合成可显著抑制动脉粥样硬化的发生<sup>[9]</sup>。羟基十八碳二烯酸等磷脂氧化产物往往具有细胞毒性和致突变性, 易导致动脉粥样硬化、炎症和癌症等<sup>[13]</sup>。

### 1.2.2 对肉制品品质特性的影响

磷脂分子通过体内代谢、水解和氧化参与肉及肉制品品质 (质地、色泽、风味、营养) 调控。畜禽养殖过程中, GP和SM代谢是肌内脂肪 (intramuscular fat, IMF) 沉积的主要代谢通路。宰后生鲜肉中磷脂经磷脂酶水解, 使线粒体膜和细胞膜完整性下降、通透性增加, 进而加速蛋白水解酶释放和肌纤维降解、促进肉的嫩化<sup>[16-17]</sup>; 膜完整性的下降在一定程度上影响肌肉组织表面光的散射, 进而改变肉的亮度 ( $L^*$ )<sup>[18]</sup>。在生鲜肉贮藏和加工过程中, 磷脂分子经内/外源磷脂酶和脂肪酶水解生成游离不饱和脂肪酸, 油酸、亚油酸、花生四烯酸等游离脂肪酸作为挥发性风味物质的前体物质, 在氧气、高温、金属离子等作用下, 经自动氧化、酶促氧化和光氧化可生成醛、酮、醇等小分子<sup>[2,4]</sup>。磷脂酶A<sub>1</sub> (phospholipase A<sub>1</sub>, PLA<sub>1</sub>) 特异性水解磷脂分子sn-1位点的脂肪酸; 磷脂酶A<sub>2</sub> (phospholipase A<sub>2</sub>, PLA<sub>2</sub>) 作用于磷脂分子或磷脂过氧化物的sn-2位点, 对风味前体物质不饱和脂肪酸的生成贡献最大<sup>[19-20]</sup>。脂氧合酶 (lipoxidase, LOX) 是参与磷脂分子酶促氧化的关键酶, 其专一催化含顺,顺-1,4-戊二烯结构的PUFA, 如亚油酸、亚麻酸和花生四烯酸。肉及肉制品脂质氧化程度通常用硫代巴比妥酸反应产物 (thiobarbituric acid reactive substances, TBARS) 值进行评价。磷脂分子适度氧化会产生诱人香气, 过度氧化则产生异味以及危害健康的脂质氧化产物。

## 2 基于组学技术的磷脂分子检测与分析

肉及肉制品中富含蛋白质、脂质、碳水化合物, 基质组成较为复杂。传统脂质分析侧重皂化脂肪酸的表征以及对GL类、磷脂整体含量的评估, 难以获取原有脂质分子的结构信息。脂质组学技术是实现肉品复杂物质中磷脂分子检测分析的重要技术手段。首先, 要采用高效的提取分离方法从肉品基质中最大限度提取脂质或者磷

脂; 其次, 通过精准的质谱检测技术手段获取不同磷脂亚类的分布和组成; 最后, 借助化学计量学方法对获取的大量磷脂分子进行多元分析、筛选差异磷脂分子, 以揭示肉及肉制品中磷脂分子的转化机制 (图2)。

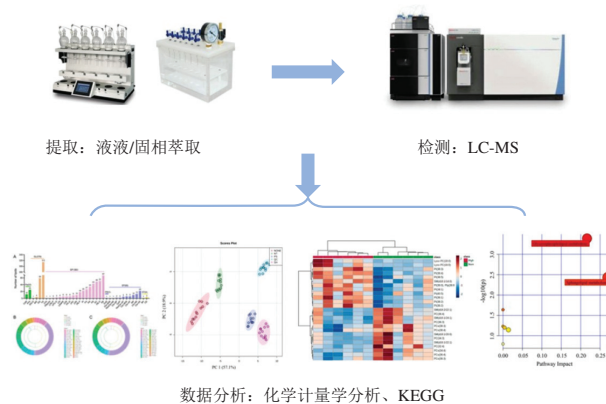


图2 基于脂质组学技术的磷脂分子检测与分析

Fig. 2 Determination and analysis of phospholipids based on lipidomics

### 2.1 磷脂分子的提取

磷脂分子类型多样、结构复杂、易氧化, 其高效提取是实现磷脂分子表征和定量检测的第一步。液液萃取和固相萃取是两种常用的脂质提取方法。氯仿-甲醇溶液是最为经典的液液萃取溶剂; 近些年, 甲基叔丁基醚-甲醇溶液因环境友好、溶剂毒性低等优点被更多学者所采用<sup>[21]</sup>。液液萃取获得的脂质通过固相萃取可实现特定类别脂质分子的分离与富集, 氯仿-异丙醇溶液、乙醚-乙酸溶液、甲醇分别用于富集甘油三酯、游离脂肪酸和磷脂; 不过, 该方法难以实现GP与eGP的分离<sup>[22-23]</sup>。

### 2.2 磷脂分子的检测

提取的脂质通过正相/反相液相色谱实现不同磷脂分子种的分离, 通过质谱可以实现分子种结构的表征与鉴定。代谢组学及其分支脂质组学的进步为磷脂分子的检测提供了强大的技术支持。脂质组学技术利用质谱高通量、高灵敏度、高准确性的优点, 以及对脂质分子的广泛选择性实现了食品基质中不同丰度磷脂分子的定性和定量检测。脂质组学分为非靶向脂质组学和靶向脂质组学两种, 通常先采用非靶向方法对包括磷脂分子在内的全部脂质进行较为全面的分析, 筛选得到的特征脂质分子可以通过多反应监测等靶向方法进行准确定量<sup>[24-25]</sup>。基于质谱技术的脂质组学分为直接进样-质谱 (direct infusion-mass spectrometry, DI-MS) 和液相色谱-质谱 (liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS)。鸟枪法是最具代表性的DI-MS方法, 其检测时间短 (5 min/样品)、操作简便, 可准确鉴定和定量数百种磷脂分子<sup>[26]</sup>。三重四极杆质谱、四极轨道质谱、高分辨率飞行时间质谱、四极杆线性离子阱质谱等高分辨质谱的应用不断提升磷脂分析的分辨率和可靠性。

### 2.3 数据处理与分析

近年来,脂质组学技术飞速发展,使得上千种磷脂分子同时实现定性或定量检测。大量脂质数据的处理分析是揭示磷脂分子调控肉品质形成的关键环节。通常,采用主成分分析、层次聚类分析、偏最小二乘判别分析、线性判别分析、正交偏最小二乘判别分析等化学计量学方法对脂质数据降维,进而通过 $t$ 检验、单因素方差分析和变量权重重要性排序值分析筛选差异磷脂分子<sup>[27-29]</sup>。此外,不少学者尝试将机器学习技术与脂质组学技术相结合,通过建立判别模型实现不同品种、部位、加工方式肉品的识别和分类。较为常用的机器学习方法有支持向量机<sup>[30]</sup>、人工神经网络<sup>[31]</sup>、反向传播神经网络<sup>[32]</sup>等。此外,差异磷脂分子还可以通过京都基因与基因组百科全书(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes, KEGG)数据库进行富集分析,构建磷脂分子转化的主要代谢通路<sup>[33]</sup>。

## 3 磷脂分子与生鲜肉品质的关系

养殖过程中动物体内磷脂分子的合成与代谢参与脂肪组织的形成和IMF沉积,进而影响畜禽胴体品质。宰后成熟和冷链贮存过程中,肌肉发生一系列复杂的生理生化变化,特别是磷脂分子的水解和氧化直接或间接对肉的嫩度、肉色和风味等品质产生显著影响。

### 3.1 磷脂分子影响畜禽肉IMF沉积

畜禽肉中的脂肪主要以皮下脂肪、肌间脂肪和IMF的形式存在。IMF包括肌纤维内的脂滴以及沉积在肌纤维之间和肌束肌细胞膜、肌内膜和肌束膜上的脂肪,是决定肉品质的重要指标,其含量高低影响畜禽肉的风味、多汁性和嫩度等品质指标<sup>[34]</sup>。IMF相对含量从1.65%增加到3.20%时,羊肉嫩度、风味和多汁性评分增加,IMF含量过高会增加油腻感、降低脂溶性香气物质的释放<sup>[35-36]</sup>。IMF主要由GL和磷脂组成,磷脂分子在畜禽肉IMF沉积中发挥着重要作用。

品种、月龄、体质量差异导致畜禽肉IMF含量变化,IMF含量的升高伴随GL丰度的增加、磷脂丰度的降低。Li Jing等<sup>[36]</sup>发现,与低IMF组相比,湖羊腰肉高IMF组的甘油三酯和甘油二酯丰度分别升高28.24%和51.90%。Li Jing等<sup>[37]</sup>发现,高体质量育肥猪(杜洛克×(长白×大白))IMF显著增加,PC、PE含量显著降低( $P<0.01$ )。高IMF驴肉中PC、PE、ePE、ePG相对含量较IMF组显著降低( $P<0.05$ )<sup>[38]</sup>。Cao Zhi等<sup>[39]</sup>研究发现,300日龄浙东白鹅IMF含量高于70日龄,PE、PE-O和PC含量低于70日龄。IMF的过度沉积会导致异质肉的产生,如白纹(white striping, WS)鸡肉。Kong Fuli等<sup>[40]</sup>发现,与正常鸡胸肉相比,中度WS鸡胸肉GL丰

度升高、GP丰度降低,17种差异磷脂分子(10个PC和7个PE)丰度在中度WS鸡胸肉中显著降低。同时,也有部分特定的磷脂分子通过调控脂滴形成实现IMF沉积<sup>[41]</sup>。PC(38:4)、PE(38:5e)、SM(d40:1)、SM(d42:1)和SM(d42:4)在湖羊高IMF组显著增加( $P<0.01$ )<sup>[36]</sup>。内质网曲率影响脂滴的形成,曲率越小,脂滴越易形成;PI是构成内质网膜的主要磷脂分子,PI分子的增加可以恢复异常内质网表型,加速脂滴形成,进而促进IMF沉积<sup>[41-42]</sup>。Zhou Jiawei等<sup>[43]</sup>以硒都黑猪背最长肌为研究对象,发现高IMF组PI含量上调。与8月龄的羔羊肉相比,3年龄的羊肉中PI(18:0/20:4)、PA(22:0/22:2)丰度显著升高<sup>[44]</sup>。与约克猪相比,高IMF含量的莱芜猪肉中PI(18:0/18:1)-H、PI(18:0/22:4)-H丰度也显著上调<sup>[45]</sup>。此外,用于区分高、低IMF肌肉的差异脂质分子中,高IMF组高不饱和度的差异磷脂分子下调、低饱和度的差异磷脂分子上调。Ma Qingshan等<sup>[38]</sup>发现,高IMF驴肉差异脂质分子中,富含PUFA的8个差异磷脂分子(6个PC、2个PE)下调,富含饱和脂肪酸的1个溶血性磷脂酰甘油(lyso-PG, LPG)、3个PE和1个SM分子上调,这可能是IMF沉积过程中脂肪酸发生 $\beta$ -氧化所致。Zhang Zhiwang等<sup>[46]</sup>也发现,与杜洛克猪相比,陆川猪肌肉中IMF含量高,显著上调和下调分别排前10的20个脂质分子中,19个为磷脂分子,其中PC分子12个;下调的PC分子脂肪酸链更长、不饱和键更多。但不同品种鸡肉磷脂分子却呈现了相反的结果。与商品化的白羽肉鸡相比,我国本土泰和丝羽乌骨鸡IMF含量高,差异脂质分子主要是PC和PE,上调的PC和PE分子有更长的烷基链和更多的不饱和键<sup>[47]</sup>。

饲养方式(去势、放牧)在促进肌肉IMF沉积的同时,磷脂含量却呈增加趋势。去势作为畜禽养殖的传统做法,不仅可以减少动物间的攻击性行为,而且通过降低睾酮、生长激素、瘦素等激素浓度促进肌肉组织内IMF的积累<sup>[48]</sup>。以睾酮为例,睾酮含量的降低会增加骨骼肌中脂滴的形成,并促进间质血管细胞肌束之间前脂肪细胞的形成<sup>[49-50]</sup>。研究发现,去势肉鸡IMF中PC、PE、PS、SM和溶血磷脂酰胆碱(lyso-phosphatidylcholine, LPC)含量显著增加( $P<0.05$ )<sup>[51]</sup>;去势羔羊血清和肌肉组织中睾酮含量降低的同时,PC、PE、PI、PG、CL和SM丰度均显著增加( $P<0.01$ )<sup>[5]</sup>。放牧和舍饲是2种主要的畜禽饲喂方式,不同饲喂方式主要通过饲料中营养素的转化调控脂质合成进而影响畜禽肉IMF的沉积。研究发现,放牧安格斯肉牛肌肉中PC、PE、PI、SM和总磷脂含量均显著高于舍饲安格斯肉牛<sup>[52]</sup>,放牧杂交肉牛(安格斯×内洛尔)肌肉中总磷脂和SM含量增加<sup>[53]</sup>。饲喂高脂精料的小鼠血清中也检测到PC含量的降低<sup>[54]</sup>。此外,与舍饲相比,放牧畜禽肉中差异磷脂分

子丰度有上调也有下调。Xiong Lin等<sup>[55]</sup>发现,放牧牦牛肉中44个差异磷脂分子上调、13个磷脂分子下调,PC(16:0/20:4)、PS(18:0/18:1)显著上调。

### 3.2 磷脂分子影响宰后成熟品质

畜禽动物宰杀后,肌肉经历僵直、解僵、成熟过程中的一系列复杂生理生化反应,才能转化成可食用的肉,并显著改善肉的嫩度和风味、增加产品多汁性。成熟方式分为干法成熟、湿法成熟和干-湿结合的分步式成熟3种<sup>[56]</sup>。成熟过程磷脂分子的水解和氧化是形成风味前体的关键。Chao等<sup>[22]</sup>发现,短期湿法成熟(8 d)后,猪排LPC的相对含量增加35%,表明磷脂在成熟过程中发生水解,生成了游离脂肪酸;富含C<sub>18:2</sub>或C<sub>20:4</sub>的PI和PS分子比其他磷脂分子更耐水解。基于广泛靶向代谢组学技术,Zhang Min等<sup>[57]</sup>发现,蒙古羊肉湿法成熟过程中,超过95%的LPL分子含量随宰后成熟时间的延长而增加,与宰后0、24、48 h和72 h相比,96 h和120 h时增加显著,表明成熟过程磷脂分子的水解持续进行。基于脂质组学技术,蒙古羊肉在成熟前48 h,磷脂酶的高活性使LPL含量显著升高,48 h后LPL和游离脂肪酸变化不显著,表明脂质氧化开始进行,GP代谢、亚油酸代谢、花生四烯酸代谢是宰后成熟过程的主要代谢途径<sup>[6]</sup>。Yu Qianqian等<sup>[58]</sup>发现,猪肉湿法成熟9 d,丙二醛含量较成熟2 d显著增加( $P<0.05$ ),成熟16 d后变化不显著( $P>0.05$ )。Zhang Renyu<sup>[59]</sup>基于代谢组学发现,与干法成熟相比,逐步成熟(干法成熟7 d、再湿法成熟14 d)能显著提高牛肉中PC、PE含量,提升产品出品率,这可能与干法成熟较高的水分损失有关。

蛋白酶水解是宰后成熟过程肉嫩度提升的最主要原因,但磷脂作为细胞膜和线粒体膜的组成成分,也间接参与肉的嫩化过程。宰后成熟过程磷脂分子的水解能够改变膜的极性,增加Ca<sup>2+</sup>的渗透性和 $\mu$ -钙蛋白酶活性,进而增加肉的嫩度<sup>[60]</sup>。尽管Zou Bo等<sup>[7]</sup>发现,在牛肉宰后成熟过程中,PC、PA和CL分子与肉的剪切力呈正相关,但不显著( $P>0.05$ ),Antonelo等<sup>[53]</sup>发现3种LPL分子与牛肉剪切力呈显著正相关( $P<0.01$ ),溶血磷脂酰乙醇胺(lyso-PE, LPE)(18:2)与剪切力相关性最高,相关系数为0.76( $P=0.001$ )。因此,磷脂分子在宰后成熟环节调控肉质嫩度中所发挥的作用还有待进一步明确。

### 3.3 磷脂分子影响生鲜肉贮藏品质

冷藏和冷冻是生鲜肉储存和运输的重要方式,通过降低化学反应速率、酶活性和微生物生长速率实现保鲜期限的延长。但是,生鲜肉冷藏冷冻过程中,脂质水解酶和氧化酶仍保持一定活性,氧化应激产生的活性氧、冷冻破坏细胞释放的金属离子也会加速脂质氧化,进而引起肉品质的变化。Lv Jingxiu等<sup>[61]</sup>发现,三黄鸡肉在6 d冷藏(4℃)过程中PC和PE含量下降,特别是脂肪酸为

C<sub>18:1</sub>、C<sub>18:2</sub>和C<sub>20:4</sub>的磷脂分子更易被水解,LPC(20:4)/PC(18:1/20:4)由冷藏3 d的1:11.3增至第6天的1:6.2;冷藏6 d内磷脂氧化也在进行,丙二醛含量增加5.6%( $P<0.01$ )。Feng Xiaohui等<sup>[62]</sup>研究发现,猪肉在-18℃贮存期间(3个月),GP和SM含量逐渐减少,以ePEs水解居多;脂质氧化和水解主要发生在第1个月,第2~3个月脂质水解和氧化持续进行,但速率减缓。Jia Wei等<sup>[63]</sup>进一步发现,在滩羊肉冷冻0~24 d,66种差异脂质总含量在第12天达到最高,随后降低,其中LPC和LPE显著增加、SM降低,GP代谢、脂肪酸降解和鞘脂代谢是差异脂质最主要的代谢途径;磷脂分子的水解以及SM向Cer的转化加速自氧化,使得冷冻12 d后品质变差。

## 4 磷脂分子与加工肉制品品质的关系

生鲜肉经腌制、发酵、蒸制、煮制、烤制等工艺制成各具特色的肉制品,这一过程同样伴随磷脂分子的水解和氧化。腌制、发酵过程中,盐含量和微生物发酵影响水解酶和氧化酶活性以及金属离子催化调控磷脂水解和自动氧化进程;高温热加工通过改变水解酶和抗氧化酶活性、肌红蛋白中铁的释放,加速磷脂水解、自动氧化和氢过氧化物降解速率,进而形成小分子氧化产物,影响肉制品的风味和营养品质<sup>[64]</sup>。

### 4.1 腌腊与发酵肉制品

干腌、发酵是传统腌腊肉制品和发酵肉制品加工的核心环节。尽管这两类肉制品高含量的氯化钠对人体健康造成潜在风险,但氯化钠作为腌制剂能够提升磷脂酶、脂肪酶和LOX活性,进而使磷脂含量降低、游离脂肪酸含量升高,赋予产品独特的风味和口感<sup>[23]</sup>。随着脂质组学技术的进步,不同磷脂分子在腌制、发酵等环节的转化机制也不断被揭示。盐水鸭在干腌、复卤、凉坯和煮制过程中,大部分磷脂分子含量逐渐下降,LPL含量先增加,在凉坯3 d后显著降低;干腌、复卤、凉坯过程TBARS值变化不显著,过氧化值在凉坯环节开始增加,并随凉坯时间延长而增加,这表明盐水鸭加工过程中磷脂水解和少量的磷脂自动氧化共同作用形成独特品质<sup>[26-27]</sup>。Li Cong等<sup>[64]</sup>还对比了干腌和复卤环节有无香料对盐水鸭加工过程磷脂分子的影响,发现香料对大多数磷脂分子的影响始于凉坯环节,主要作用是延迟单个磷脂分子的降解。Yang Zijiang等<sup>[65]</sup>发现,诺邓干腌火腿加工9个月后,PC、PE含量显著降低,LPE含量在加工6个月有所增加。干腌羊肉火腿加工过程中,LPC、LPE、LPS、LPI丰度在发酵(20℃、105 d)和成熟中期(28℃、30 d)上升、在成熟结束(28℃、60 d)后降低,成熟中期(28℃、30 d)PC、PE、PG、PI、PS丰度下降,这表明发酵和成熟过程磷脂水解和氧化持续进

行, 溶血磷脂在成熟后期也在发生水解<sup>[66]</sup>。除了内源性水解酶, 发酵肉制品中的微生物也会产生外源脂质水解酶。Chen Chen等<sup>[67]</sup>研究发现, KCl和*k*-乳酸盐2种替代盐对重组鸭肉火腿磷脂分子的转化影响不大, 替代盐结合葡萄球菌和植物乳杆菌发酵使重组鸭肉火腿中脂肪酶、磷脂酶、LOX活性增加, 进而促进磷脂的水解和氧化。

#### 4.2 热加工肉制品

热加工是肉制品加工的主要方式, 能够提高肉制品的安全性、延长货架期、提升产品口感、色泽和风味。根据热加工方式的不同, 可分为蒸制、煮制、烤制、炸制等。PLA<sub>2</sub>、磷脂酶C、磷脂酶D等磷脂酶具有较好的耐高温能力<sup>[68-70]</sup>, 在热加工过程中仍能参与磷脂分子的水解, 而超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和谷胱甘肽过氧化物酶等抗氧化酶在高于70℃加热时失活, 从而加速磷脂氧化<sup>[71]</sup>。五花肉蒸制30 min和180 min, PC和PE含量降低, LPC(0:0/18:0)、LPC(20:2/0:0)、LPE(18:1/0:0)和LPE(P-18:1)含量显著升高, 表明加热促进了GP分子的水解<sup>[33]</sup>。随加热温度的升高(50、60、70℃和80℃), 鸡胸肉中富含不饱和脂肪酸的PC、PE分子显著降低, LPC(18:1)、LPE(18:1)、LPC(O-19:1)、LPC(O-21:1)和LPC(O-28:6)等LPL分子含量增加, 加热温度在60℃及以上时, 鸡胸肉TBARS值显著增加( $P<0.05$ ), 这表明GP水解和氧化是鸡胸肉加热过程脂质变化的主要原因<sup>[72]</sup>。

与煮制、蒸制相比, 烤制、炸制温度更高, 磷脂分子氧化降解也更为复杂。许雪萍等<sup>[73]</sup>发现, 与蒸制、煮制相比, 烤制猪肉IMF中磷脂分子总脂肪酸和不饱和脂肪酸含量降低最为显著。然而, Jia Wei等<sup>[9]</sup>发现滩羊煮制后PE、PC、SM损失最高, 蒸制后PC损失最低, 这是因为该作者仅对11个磷脂分子(6个PC、3个PE、1个LPC和1个SM)进行了定量检测, 难以反映热加工过程磷脂总含量的变化。不少学者也研究了不同烤制方式、烤制时间肉制品脂质分子的转化规律。炭烤和循环非油炸烤制加热介质均为热空气, 烤制猪肉的磷脂分子变化相近、感官评分差异不显著( $P>0.05$ ); 过热蒸汽烤制猪肉水分活度和水分含量高、延缓了磷脂热降解速率, 故磷脂总丰度高于木炭烤制和循环非油炸烤制<sup>[74]</sup>。畜禽肉短时间烤制时, 磷脂分子热降解较为剧烈, 醛、酮等降解产物与美拉德反应产物发生复杂反应, 形成诱人色泽和风味; 随烤制时间再延长, 磷脂丰度或含量降低趋势变缓<sup>[75-76]</sup>。pGP在促进脑健康、降低神经退行性疾病风险方面具有独特优势, 但其稳定性较差, 高温条件下易发生氧化降解。与煮制相比, 烤制、炸制加速缩醛磷脂胆碱(plasmalogens PC, pPC)和缩醛磷脂乙醇胺(plasmalogens PE, pPE)氧化降解, 与C<sub>18:1</sub>和C<sub>18:2</sub>相比, 富含C<sub>20:5</sub>的pPC和pPE更易降解<sup>[31]</sup>。腌制过程添加酚

类、含氧萜烯等抗氧化成分可以保护烤肉中富含PUFA的pPC和pPE, 防止烧烤过程的氧化降解, 提升烤肉营养品质<sup>[77]</sup>。

## 5 磷脂与挥发性风味形成的关系

作为形成挥发性风味的关键前体物质, 肉中不饱和脂肪酸更多连接在GL、GP和SM分子的侧链上, 而不是以游离脂肪酸的形式存在<sup>[66,78]</sup>。相较于GL, 磷脂富含PUFA, 在肉类挥发性风味形成方面发挥重要作用<sup>[26,79]</sup>。肉品真实体系和模拟体系在研究磷脂调控挥发性风味形成机制中较为常用。

### 5.1 肉品真实体系

基于相关性分析, Xiong Lin等<sup>[80]</sup>发现, PC(18:2/18:0)是放牧和舍饲牦牛肉中挥发性风味化合物(醛类、醇类和酮类)形成的最关键因素。固相微萃取-气相色谱-质谱联用技术难以测定鲜、冻畜禽肉中真实的挥发性风味种类和含量<sup>[81]</sup>, Feng Xiaohui等<sup>[62]</sup>开发了基于同位素标记衍生的超高效液相色谱法, 检测到冷却猪肉中脂肪醛物质总含量为74.93 μg/kg, 随冷冻时间的延长, 总含量增加至冷冻90 d的355.9 μg/kg; 醛类物质的增加主要来自冷冻贮藏期间ePE和ePC分子中不饱和脂肪酸(C<sub>18:1</sub>、C<sub>16:1</sub>、C<sub>18:2</sub>和C<sub>20:4</sub>)的氧化。采用30%氯化钾+70%氯化钠溶液制备重组发酵鸭肉火腿中壬醛和2-戊基呋喃等挥发性风味物质含量增加, 与其PC含量的降低相吻合<sup>[67,82]</sup>。盐水鸭加工过程(干腌、复卤、凉坯和煮制)中40%~55%的磷脂分子不参与或低参与挥发性风味的形成, LPL分子与挥发性物质相关性较低或无相关性<sup>[27]</sup>。

较高的烘烤温度更有利于诱人香气的产生。磷脂水解产生的游离脂肪酸, 特别是 $\omega$ -3脂肪酸在高温下可以与美拉德反应产物生成吡嗪等杂环化合物。磷脂与GL在烤肉制品风味形成中作用各异, PC、PE、PS分子富含更多的不饱和脂肪酸, 在烤制过程中发生热降解, 产生醛、酮、醇、呋喃、吡嗪等挥发性香气<sup>[74-75,83]</sup>; 高含量的甘油三酯会改变样品中香气化合物的分配系数、促进脂溶性香气化合物保留<sup>[36,84]</sup>。Liu Huan等<sup>[74-75]</sup>发现, LPC(20:3)与烤鸡己醛、壬醛、1-辛烯-3-醇、2-戊基呋喃呈显著负相关( $P<0.05$ ), 表明LPC(20:3)的降低导致香气化合物浓度的增加。尽管宰后成熟过程磷脂分子持续水解和氧化, 但宰后成熟30 d的牛肉经180℃加热后, 苯乙醛和杂环化合物含量显著升高, 脂肪醛类含量变化不显著<sup>[85]</sup>, 这表明磷脂氧化降解产物在高温下更多参与美拉德反应。

### 5.2 模拟体系

肉类基质成分复杂, 影响醛、酮、醇等挥发性风味形成的因素也多种多样, 如磷脂分子种、氨基酸、

金属离子、加热温度和时间等。模拟体系可以更具针对性地揭示磷脂分子介导挥发性风味形成的作用机制。Zhang Zheqi等<sup>[79]</sup>基于磷脂-美拉德反应体系,证实PC和PE具有协同效应,通过氧化降解促进加热及复热环节癸醛的形成。差异磷脂分子往往有几十种,每一种磷脂分子对关键香气形成的贡献都极为复杂。不少学者选取特定的一种或几种磷脂分子中构建模拟体系,来揭示或验证磷脂分子氧化降解形成关键香气成分的机制和途径。在热氧化体系中,*sn*-1位点上为饱和脂肪酸、*sn*-2位点上为不饱和脂肪酸的PC和PE分子具有更强的热氧化能力,且PE较PC更易被氧化。Zhou Li等<sup>[86]</sup>研究发现,PC(18:0/18:1)和PC(18:0/18:2)分别在175℃加热150 min、125℃加热150 min条件下挥发性风味含量达到最高,表明富含PUFA的磷脂分子更易发生热氧化。基于磷脂热氧化模型体系,Wu Na等<sup>[87]</sup>发现PE(16:0/18:2)、PE(18:0/18:2)、PE(18:0/20:4)、PE(16:0/22:6)和PE(18:0p/22:6)是形成己醛、庚醛、壬醛、2-戊基呋喃和2-辛酮的重要前体物质。

## 6 结 语

作为重要的生物活性大分子,磷脂分子结构复杂、种类多样,以脂质组学为核心的磷脂分子检测技术以及分析方法的进步为解析磷脂分子调控肉品品质提供技术支撑。养殖环节磷脂分子的合成与代谢、宰后贮藏和加工过程的磷脂水解与氧化赋予肉类食品独特的质地、风味和营养品质。然而,更多的磷脂分子定量是基于峰面积的相对定量,绝对定量研究偏少;基于化学计量学方法得到的差异磷脂分子种类繁多,这些因素一定程度上限制了磷脂合成及转化途径的明晰。未来,靶向定量脂质组学、稳定同位素示踪等技术的更多结合,必将使磷脂分子调控肉品品质形成机制得到更准确、更全面的阐释。

## 参考文献:

- [1] Lipid Maps. LIPID MAPS<sup>®</sup> structure database (LMSD)[EB/OL]. (2023-10-19)[2023-11-22]. <https://www.lipidmaps.org/databases/lmsd/overview>.
- [2] XU L, LIU C Y, LI S B, et al. Association of lipidome evolution with the corresponding volatile characteristics of postmortem lamb during chilled storage[J]. Food Research International, 2023, 169: 112916. DOI:10.1016/j.foodres.2023.112916.
- [3] ZOU B, YU Q Q, SHAO L L, et al. Alteration of mitochondrial lipidome and its potential effect on apoptosis, mitochondrial reactive oxygen species production, and muscle oxidation in beef during early postmortem[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(26): 8064-8074. DOI:10.1021/acs.jafc.2c02519.
- [4] 王英, 黄旭辉, 李冬梅, 等. 磷脂氧化降解机制及调控技术研究进展[J/OL]. 食品科学: 1-16[2023-10-11]. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20230707-066.
- [5] LI J, TANG C H, ZHAO Q Y, et al. Integrated lipidomics and targeted metabolomics analyses reveal changes in flavor precursors in psoas major muscle of castrated lambs[J]. Food Chemistry, 2020, 333: 127451. DOI:10.1016/j.foodchem.2020.127451.
- [6] ZHANG M, SU R N, CORAZZIN M, et al. Lipid transformation during postmortem chilled aging in Mongolian sheep using lipidomics[J]. Food Chemistry, 2023, 405: 134882. DOI:10.1016/j.foodchem.2022.134882.
- [7] ZOU B, SHAO L L, YU Q Q, et al. Changes of mitochondrial lipid molecules, structure, cytochrome c and ROS of beef *longissimus lumborum* and *Psoas major* during postmortem storage and their potential associations with beef quality[J]. Meat Science, 2023, 195: 109013. DOI:10.1016/j.meatsci.2022.109013.
- [8] CUI W W, LIU D, GU W, et al. Peroxisome-driven ether-linked phospholipids biosynthesis is essential for ferroptosis[J]. Cell Death and Differentiation, 2021, 28(8): 2536-2551. DOI:10.1038/s41418-021-00769-0.
- [9] JIA W, LI R T, WU X X, et al. UHPLC-Q-Orbitrap HRMS-based quantitative lipidomics reveals the chemical changes of phospholipids during thermal processing methods of Tan sheep meat[J]. Food Chemistry, 2021, 360: 130153. DOI:10.1016/j.foodchem.2021.130153.
- [10] JIA W, WU X X, ZHANG R, et al. Orbitrap-based lipidomics reveals molecular mechanism of lipid changes during preservatives treatment of Hengshan goat meat sausages[J]. Food Chemistry, 2022, 369: 130948. DOI:10.1016/j.foodchem.2021.130948.
- [11] SCHUG Z T, GOTTLIEB E. Cardiolipin acts as a mitochondrial signalling platform to launch apoptosis[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes, 2009, 1788: 2022-2031. DOI:10.1016/j.bbame.2009.05.004.
- [12] DEAN J M, LODHI I J. Structural and functional roles of ether lipids[J]. Protein & Cell, 2018, 9(2): 196-206. DOI:10.1007/s13238-017-0423-5.
- [13] WU Y, CHEN Z, DARWISH W S, et al. Choline and ethanolamine plasmalogens prevent lead-induced cytotoxicity and lipid oxidation in HepG2 cells[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(27): 7716-7725. DOI:10.1021/acs.jafc.9b02485.
- [14] WANG S, MA R, ZHANG H Y, et al. Construction of a high affinity aptamer and an aptasensor with chitosan oligosaccharide-AuNPs@Fe<sup>2+</sup> nanozyme for highly sensitive detection of phosphatidylserine[J]. Sensors and Actuators B: Chemical, 2022, 362: 131800. DOI:10.1016/j.snb.2022.131800.
- [15] ZHANG T T, XU J, WANG Y M, et al. Health benefits of dietary marine DHA/EPA-enriched glycerophospholipids[J]. Progress in Lipid Research, 2019, 75: 100997. DOI:10.1016/j.plipres.2019.100997.
- [16] ZOU B, JIA F, JI L, et al. Effects of mitochondria on postmortem meat quality: characteristic, isolation, energy metabolism, apoptosis and oxygen consumption[J/OL]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition: 1-24[2023-07-15]. DOI:10.1080/10408398.2023.2235435.
- [17] WARNER R D, WHEELER T L, HA M, et al. Meat tenderness: advances in biology, biochemistry, molecular mechanisms and new technologies[J]. Meat Science, 2022, 185: 108657. DOI:10.1016/j.meatsci.2021.108657.
- [18] HUGHES J M, CLARKE F M, PURSLOW P P, et al. Meat color is determined not only by chromatic heme pigments but also by the physical structure and achromatic light scattering properties of the muscle[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2020, 19(1): 44-63. DOI:10.1111/1541-4337.12509.
- [19] SUN N, CHEN J, WANG D, et al. Advance in food-derived phospholipids: sources, molecular species and structure as well as their biological activities[J]. Trends in Food Science & Technology, 2018, 80: 199-211. DOI:10.1016/j.tifs.2018.08.010.
- [20] BALAKRISHNA M, MA J J, LIU T, et al. Hydrolysis of oxidized phosphatidylcholines by crude enzymes from chicken, pork and beef muscles[J]. Food Chemistry, 2020, 313: 125956. DOI:10.1016/j.foodchem.2019.125956.

- [21] TIETEL Z, HAMMANN S, MECKELMANN S W, et al. An overview of food lipids toward food lipidomics[J]. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2023, 22(6): 4301-4354. DOI:10.1111/1541-4337.13225.
- [22] CHAO M D, DONALDSON E A, WU W, et al. Characterizing membrane phospholipid hydrolysis of pork loins throughout three aging periods[J]. *Meat Science*, 2020, 163: 108065. DOI:10.1016/j.meatsci.2020.108065.
- [23] ZHAO B, ZHOU H M, ZHANG S L, et al. Changes of protein oxidation, lipid oxidation and lipolysis in Chinese dry sausage with different sodium chloride curing salt content[J]. *Food Science and Human Wellness*, 2020, 9(4): 328-337. DOI:10.1016/j.fshw.2020.04.013.
- [24] 王欣卉, 宋雪健, 张东杰, 等. 脂质组学技术及其在食品科学领域应用研究进展[J]. *食品科学*, 2023, 44(5): 290-297. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20220211-068.
- [25] SUN T, WANG X C, CONG P X, et al. Mass spectrometry-based lipidomics in food science and nutritional health: a comprehensive review[J]. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2020, 19(5): 2530-2558. DOI:10.1111/1541-4337.12603.
- [26] LI C, LI X F, HUANG Q L, et al. Changes in the phospholipid molecular species in water-boiled salted duck during processing based on shotgun lipidomics[J]. *Food Research International*, 2020, 13: 109064. DOI:10.1016/j.foodres.2020.109064.
- [27] 李聪. 磷脂分子及加工工艺对盐水鸭特征风味形成影响研究[D]. 无锡: 江南大学, 2020.
- [28] 胡谦, 张九凯, 韩建勋, 等. 脂质组学在食品质量安全领域的应用进展[J]. *食品科学*, 2019, 40(21): 324-333. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20181031-380.
- [29] MI S, SHANG K, LI X, et al. Characterization and discrimination of selected China's domestic pork using an LC-MS-based lipidomics approach[J]. *Food Control*, 2019, 100: 305-314. DOI:10.1016/j.foodcont.2019.02.001.
- [30] 王济世. 基于多组学的放牧和舍饲羊肉鉴别方法与机制研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [31] WU Y, CHEN Z, CHIBA H, et al. Plasmalogen fingerprint alteration and content reduction in beef during boiling, roasting, and frying[J]. *Food Chemistry*, 2020, 322: 126764. DOI:10.1016/j.foodchem.2020.126764.
- [32] LIU C X, ZHANG D Q, LI S B, et al. Combined quantitative lipidomics and back-propagation neural network approach to discriminate the breed and part source of lamb[J]. *Food Chemistry*, 2024, 437(Part 3): 137940. DOI:10.1016/j.foodchem.2023.137940.
- [33] BI J C, LI Y, YANG Z, et al. Analysis of the effect of steaming times on lipid composition of pork belly based on lipidomics technology[J]. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2023, 117: 105143. DOI:10.1016/j.jfca.2023.105143.
- [34] LI J J, LI Z Q, RAN J S, et al. LC/MS-based lipidomics to characterize breed-specific and tissue-specific lipid composition of chicken meat and abdominal fat[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2022, 163: 113611. DOI:10.1016/j.lwt.2022.113611.
- [35] REALINI C E, PAVAN E, JOHNSON P L, et al. Consumer liking of *M. longissimus lumborum* from New Zealand pasture-finished lamb is influenced by intramuscular fat[J]. *Meat Science*, 2021, 173: 108380. DOI:10.1016/j.meatsci.2020.108380.
- [36] LI J, YANG Y Y, TANG C H, et al. Changes in lipids and aroma compounds in intramuscular fat from Hu sheep[J]. *Food Chemistry*, 2022, 383: 132611. DOI:10.1016/j.foodchem.2022.132611.
- [37] LI J, YANG Y Y, ZHAN T F, et al. Effect of slaughter weight on carcass characteristics, meat quality, and lipidomics profiling in longissimus thoracis of finishing pigs[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2021, 140: 110705. DOI:10.1016/j.lwt.2020.110705.
- [38] MA Q S, KOU X Y, YANG Y Y, et al. Comparison of lipids and volatile compounds in Dezhou donkey meat with high and low intramuscular fat content[J]. *Foods*, 2023, 12(17): 3269. DOI:10.3390/foods12173269.
- [39] CAO Z, XU M D, QI S Z, et al. Lipidomics reveals lipid changes in the intramuscular fat of geese at different growth stages[J]. *Poultry Science*, 2024, 103: 103172. DOI:10.1016/j.psj.2023.103172.
- [40] KONG F L, BAI L, HE Z X, et al. Integrated metabolomics and lipidomics evaluate the alterations of flavor precursors in chicken breast muscle with white striping symptom[J]. *Frontiers in Physiology*, 2023, 13: 1079667. DOI:10.3389/fphys.2022.1079667.
- [41] BEN M'BAREK K, AJAJI D, CHLRLAY A, et al. ER membrane phospholipids and surface tension control cellular lipid droplet formation[J]. *Developmental Cell*, 2017, 41(6): 591-604. DOI:10.1016/j.devcel.2017.05.012.
- [42] CHORLAY A, MONTICELLI L, FERREIRA J V, et al. Membrane asymmetry imposes directionality on lipid droplet emergence from the ER[J]. *Developmental Cell*, 2019, 50(1): 25-42. DOI:10.1016/j.devcel.2019.05.003.
- [43] ZHOU J W, ZHANG Y, WU J J, et al. Proteomic and lipidomic analyses reveal saturated fatty acids, phosphatidylinositol, phosphatidylserine, and associated proteins contributing to intramuscular fat deposition[J]. *Journal of Proteomics*, 2021, 241: 104235. DOI:10.1016/j.jprot.2021.104235.
- [44] WANG J S, XU Z Z, XU L, et al. Liquid chromatography quadrupole time-of-flight mass spectrometry and rapid evaporative ionization mass spectrometry were used to develop a lamb authentication method: a preliminary study[J]. *Foods*, 2020, 9(12): 1723. DOI:10.3390/foods9121723.
- [45] HOU X H, ZHANG R, YANG M, et al. Metabolomics and lipidomics profiles related to intramuscular fat content and flavor precursors between Laiwu and Yorkshire pigs[J]. *Food Chemistry*, 2023, 404(Part A): 134699. DOI:10.1016/j.foodchem.2022.134699.
- [46] ZHANG Z W, LIAO Q C, SUN Y, et al. Lipidomic and transcriptomic analysis of the *longissimus* muscle of Luchuan and Duroc pigs[J]. *Frontiers in Nutrition*, 2021, 8: 667622. DOI:10.3389/fnut.2021.667622.
- [47] WEI Q, CUI H X, HU Y, et al. Comparative characterization of Taihe silky chicken and Cobb chicken using LC/MS-based lipidomics and GC/MS-based volatilomics[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2022, 163: 113553. DOI:10.1016/j.lwt.2022.113553.
- [48] 李泽民. 多组学解析荷斯坦阉牛育肥效果及其肌内脂肪沉积的调控机理[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2023.
- [49] DUBOIS V, LAURENT M R, JARDI F, et al. Androgen deficiency exacerbates high-fat diet-induced metabolic alterations in male mice[J]. *Endocrinology*, 2016, 157(2): 648-665. DOI:10.1210/en.2015-1713.
- [50] BAATAR D, HWANG S G. Effect of testosterone on the differentiation control of stromal vascular cells isolated from *longissimus* muscle of Hanwoo beef cattle[J]. *Meat Science*, 2020, 159: 107916. DOI:10.1016/j.meatsci.2019.107916.
- [51] SINANOGLU V J, MANTIS F, MINIADIS-MEIMAROGLOU S, et al. Effects of castration on lipid and fatty acid composition of intramuscular and abdominal fat of medium-growth broilers[J]. *British Poultry Science*, 2011, 52(3): 310-317. DOI:10.1080/00071668.2011.581269.
- [52] BERMINGHAM E N, AGNEW M, REIS M G, et al. Assessment of atherogenic index, long-chain omega-3 fatty acid and phospholipid content of prime beef: a survey of commercially sourced New Zealand Wagyu and Angus beef cattle[J]. *Animal Production Science*, 2020, 61(2): 179-190. DOI:10.1071/AN19427.
- [53] ANTONELLO D S, BELINE M, SILVA S L, et al. Variations in intramuscular fat content and profile in angus × Nelore steers under different feeding strategies contribute to color and tenderness development in longissimus thoracis[J]. *Meat and Muscle Biology*, 2022, 6(1): 13043. DOI:10.22175/mmb.13043.
- [54] YANG Y H, ZHANG J H, WU G Q, et al. Dietary methionine restriction regulated energy and protein homeostasis by improving thyroid function in high fat diet mice[J]. *Food & Function*, 2018, 9(7): 3718-3731. DOI:10.1039/c8fo00685g.
- [55] XIONG L, PEI J, WANG X D, et al. Lipidomics and transcriptome reveal the effects of feeding systems on fatty acids in yak's meat[J]. *Foods*, 2022, 11: 2582. DOI:10.3390/foods11172582.



- [56] 喻倩倩, 李诗萌, 程蓓, 等. 肉类宰后成熟机制及成熟进程监测研究进展[J]. 食品科学, 2023, 44(1): 337-344. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20211104-060.
- [57] ZHANG M, SUN L N, SU R N, et al. Widely targeted metabolomic analysis reveals the dynamic changes of metabolites during postmortem chilled aging in Mongolian sheep[J]. Food Chemistry, 2024, 431: 137035. DOI:10.1016/j.foodchem.2023.137035.
- [58] YU Q Q, COOPER B, SOBREIRA T, et al. Utilizing pork exudate metabolomics to reveal the impact of aging on meat quality[J]. Foods, 2021, 10(3): 668. DOI:10.3390/foods10030668.
- [59] ZHANG R Y. Effect of step-wise dry-ageing and trimming on the metabolite profiles of dry-aged bull beef[C]// 65th International Congress of Meat Science and Technology. 2019: 788-790.
- [60] GAGAOUA M, TERLOUW E M C, BOUDJELLAL A, et al. Coherent correlation networks among protein biomarkers of beef tenderness: what they reveal[J]. Journal of Proteomics, 2015, 128: 365-374. DOI:10.1016/j.jpro.2015.08.022.
- [61] LV J X, MA J J, LIU Y, et al. Lipidomics analysis of Sanhuang chicken during cold storage reveals possible molecular mechanism of lipid changes[J]. Food Chemistry, 2023, 417: 135914. DOI:10.1016/j.foodchem.2023.135914.
- [62] FENG X H, LI J, ZHANG L C, et al. Integrated lipidomic and metabolomics analysis revealing the effects of frozen storage duration on pork lipids[J]. Metabolites, 2022, 12: 977. DOI:10.3390/metabo12100977.
- [63] JIA W, LI R T, WU X X, et al. Molecular mechanism of lipid transformation in cold chain storage of Tan sheep[J]. Food Chemistry, 2021, 347: 129007. DOI:10.1016/j.foodchem.2021.129007.
- [64] LI C, AL-DALALI S, ZHOU H, et al. Influence of mixture of spices on phospholipid molecules during water-boiled salted duck processing based on shotgun lipidomics[J]. Food Research International, 2021, 149: 110651. DOI:10.1016/j.foodres.2021.110651.
- [65] YANG Z J, CHEN G H, LIAO G Z, et al. UHPLC-MS/MS-based lipidomics for the evaluation of the relationship between lipid changes and Zn-protoporphyrin formation during Nuodeng ham processing[J]. Food Research International, 2023, 174(Part 1): 113509. DOI:10.1016/j.foodres.2023.113509.
- [66] GUO X, SHI D, LIU C J, et al. UPLC-MS-MS based lipidomics for the evaluation of changes in lipids during dry-cured mutton ham processing[J]. Food Chemistry, 2022, 377: 131977. DOI:10.1016/j.foodchem.2021.131977.
- [67] CHEN C, SHI Z H, FAN X K, et al. Combined application of high-throughput sequencing and LC-MS-based lipidomics in the evaluation of microorganisms and lipidomics of restructured ham of different salted substitution[J]. Food Research International, 2023, 174(Part 1): 113596. DOI:10.1016/j.foodres.2023.113596.
- [68] FILKIN S Y, LIPKIN A V, FEDOROV A N. Phospholipase superfamily: structure, functions, and biotechnological applications[J]. Biochemistry, 2020, 85: 177-195. DOI:10.1134/S0006297920140096.
- [69] VERLOTTA A, TRONO D. Expression, purification and refolding of active durum wheat (*Triticum durum* Desf.) secretory phospholipase A<sub>2</sub> from inclusion bodies of *Escherichia coli*[J]. Protein Expression & Purification, 2014, 101: 28-36. DOI:10.1016/j.pep.2014.05.009.
- [70] KARRAY A, FRIKHA F, ALI Y B, et al. Purification and biochemical characterization of a secreted group IIA chicken intestinal phospholipase A<sub>2</sub>[J]. Lipids in Health and Disease, 2011, 10: 27. DOI:10.1186/1476-511X-10-27.
- [71] XIONG Q, ZHANG M H, WANG T, et al. Lipid oxidation induced by heating in chicken meat and the relationship with oxidants and antioxidant enzymes activities[J]. Poultry Science, 2020, 99(3): 1761-1767. DOI:10.1016/j.psj.2019.11.013.
- [72] ZHANG M H, XIE D N, WANG D Y, et al. Lipidomic profile changes of yellow-feathered chicken meat during thermal processing based on UPLC-ESI-MS approach[J]. Food Chemistry, 2023, 399: 133977. DOI:10.1016/j.foodchem.2022.133977.
- [73] 许雪萍, 李静, 范亚苇, 等. 烹调方式对猪肉肌肉内脂肪中脂肪酸组成的影响[J]. 中国食品学报, 2020, 20(5): 196-203. DOI:10.16429/j.1009-7848.2020.05.025.
- [74] LIU H, MA Q L, XING J T, et al. Exploring the formation and retention of aroma compounds in ready-to-eat roasted pork from four thermal methods: a lipidomics and heat transfer analysis[J]. Food Chemistry, 2024, 431: 137100. DOI:10.1016/j.foodchem.2023.137100.
- [75] LIU H, LIU D Y, SULEMAN R, et al. Understanding the role of lipids in aroma formation of circulating non-fried roasted chicken using UHPLC-HRMS-based lipidomics and heat transfer analysis[J]. Food Research International, 2023, 173: 113370. DOI:10.1016/j.foodres.2023.113370.
- [76] LIU H, HUI T, ZHENG X C, et al. Characterization of key lipids for binding and generating aroma compounds in roasted mutton by UPLC-ESI-MS/MS and Orbitrap Exploris GC[J]. Food Chemistry, 2022, 374: 131723. DOI:10.1016/j.foodchem.2021.131723.
- [77] MANFUL C F, PHAM T H, VIDAL N P, et al. Effects of beer based marinades on the plasmalogen content and composition of grilled ruminant meats[J]. Journal of Food and Drug Analysis, 2021, 29(1): 5. DOI:10.38212/2224-6614.1193.
- [78] JIA W, SHI Q Y, SHI L. Effect of irradiation treatment on the lipid composition and nutritional quality of goat meat[J]. Food Chemistry, 2021, 351: 129295. DOI:10.1016/j.foodchem.2021.129295.
- [79] ZHANG Z Q, ZANG M W, ZHANG K H, et al. Effects of phospholipids and reheating treatment on volatile compounds in phospholipid-xylose-cysteine reaction systems[J]. Food Research International, 2021, 139: 109918. DOI:10.1016/j.foodres.2020.109918.
- [80] XIONG L, PEI J, WANG X D, et al. Effect of lipids in yak muscle under different feeding systems on meat quality based on untargeted lipidomics[J]. Animals, 2022, 12(20): 2814. DOI:10.3390/ani12202814.
- [81] FENG X H, TANG Z H, CHEN B Y, et al. A high-efficiency quantitation method for fatty aldehyde based on chemical isotope-tagged derivatization[J]. Journal of Food Composition and Analysis, 2022, 107: 104381. DOI:10.1016/j.jfca.2021.104381.
- [82] CHEN C, FAN X K, HU Y Y, et al. Effect of different salt substitutions on the decomposition of lipids and volatile flavor compounds in restructured duck ham[J]. LWT-Food Science and Technology, 2023, 176: 114541. DOI:10.1016/j.lwt.2023.114541.
- [83] CHENG K X, LIU T, YANG C, et al. Relationship between phospholipid molecules species and volatile compounds in grilled lambs during the heating process[J]. Food Chemistry: X, 2024, 21: 101113. DOI:10.1016/j.fochx.2023.101113.
- [84] AYED C, MARTINS S I F S, WILLIAMSON A M, et al. Understanding fat, proteins and saliva impact on aroma release from flavoured ice creams[J]. Food Chemistry, 2018, 267: 132-139. DOI:10.1016/j.foodchem.2017.10.127.
- [85] WATANABE A, KAMADA G, IMANARI M, et al. Effect of aging on volatile compounds in cooked beef[J]. Meat Science, 2015, 107: 12-19. DOI:10.1016/j.meatsci.2015.04.004.
- [86] ZHOU L, ZHAO M J, BINDLER F, et al. Comparison of the volatiles formed by oxidation of phosphatidylcholine to triglyceride in model systems[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2014, 62(33): 8295-8301. DOI:10.1021/jf501934w.
- [87] WU N, WANG X C. Identification of important odorants derived from phosphatidylethanolamine species in steamed male *Eriocheir sinensis* hepatopancreas in model system[J]. Food Chemistry, 2019, 286: 491-499. DOI:10.1016/j.foodchem.2019.01.201.