

基于超高效液相色谱-质谱法脂质组学分析油莎草3个生长时期及组织脂类物质组成

杨雅萱¹, 卞苗苗¹, 刘艳庆¹, 刘 军^{1,2}, 邢 军^{1,2}, 涂亦娴^{1,2,*}

(1.新疆大学生命科学与技术学院, 新疆 乌鲁木齐 830017;

2.新疆大学生命科学与技术学院, 新疆生物资源基因工程重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830017)

摘 要: 为了深入探究油莎草不同生长时间不同组织的脂质组成、脂质动态变化, 本研究基于超高效液相色谱-质谱法非靶向脂质组学对油莎草3个不同生长时期(70、93、120 d)地上茎、块茎、根中的脂类代谢物进行相对定量分析。结果显示, 从油莎草上述组织中共鉴定出16 904种脂类代谢物, 筛选出720个脂类差异代谢物, 其中油莎草块茎差异脂类物质含量显著高于地上茎和根, 油莎草在生长过程中积累的脂质主要为甘油酯且大部分以甘油三酯的形式存在, 油莎草3种组织的脂肪酸(fatty acid, FA)中不饱和脂肪酸的相对含量较高, 均超过57.3%, 块茎中不饱和脂肪酸FA(18:1)和FA(18:2)的含量较高。本研究从脂质代谢层面分析了油莎草不同生长时期不同组织的脂质差异代谢物、脂质组成及变化, 可为其在食品加工和产品开发等领域的应用提供基础数据和科学依据。

关键词: 油莎草; 脂质组学; 块茎; 超高效液相色谱-质谱; 脂肪酸

Lipidomics Analysis of the Lipid Composition of Three Tissues of *Cyperus esculentus* L. during Three Growth Stages Based on Ultra-high Performance Liquid Chromatography-Mass Spectrometry

YANG Yaxuan¹, BIAN Miaomiao¹, LIU Yanqing¹, LIU Jun^{1,2}, XING Jun^{1,2}, TU Yixian^{1,2,*}

(1. College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Ürümqi 830017, China; 2. Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Ürümqi 830017, China)

Abstract: In order to investigate changes in the lipid composition of different tissues of *Cyperus esculentus* L. at different growth stages, non-targeted lipidomics based on ultra-high performance liquid chromatography-mass spectrometry (UPLC-MS) was employed for relative quantitative analysis of the lipid metabolites in the above-ground stems, tubers, and roots of *C. esculentus* L. after 70, 93, and 120 days of growth. A total of 16 904 lipid metabolites were identified and 720 differential lipid metabolites were found between the three tissues, the contents of differential lipid metabolites being significantly higher in the tubers than in the above-ground stems and roots. The main lipids accumulated in the growth process of *C. esculentus* L. were triacylglycerols (TAG). All three tissues had high proportions (higher than 57.3%) of unsaturated fatty acids relative to the total fatty acids (FAs), and the relative contents of unsaturated fatty acid FA(18:1) and FA(18:2) in the tubers were also high. This study provides basic data and a scientific basis for the application of *C. esculentus* L. in various fields such as food processing and product development.

Keywords: *Cyperus esculentus* L.; lipidomics; tuber; ultra-high performance liquid chromatography-mass spectrometry; fatty acid

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20240523-196

中图分类号: TS222+.1

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630(2025)03-0146-16

引文格式:

杨雅萱, 卞苗苗, 刘艳庆, 等. 基于超高效液相色谱-质谱法脂质组学分析油莎草3个生长时期及组织脂类物质组成[J]. 食品科学, 2025, 46(3): 146-161. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20240523-196. <http://www.spkx.net.cn>

收稿日期: 2024-05-23

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金资助项目(2020D01C018)

第一作者简介: 杨雅萱(2000—)(ORCID: 0009-0003-0729-9949), 女, 硕士研究生, 研究方向为食品科学与工程。

E-mail: oliviahathaway@163.com

*通信作者简介: 涂亦娴(1979—)(ORCID: 0000-0002-6725-4924), 女, 副教授, 博士, 研究方向为食用植物资源功效。

E-mail: 415943285@qq.com

YANG Yaxuan, BIAN Miaomiao, LIU Yanqing, et al. Lipidomics analysis of the lipid composition of three tissues of *Cyperus esculentus* L. during three growth stages based on ultra-high performance liquid chromatography-mass spectrometry[J]. Food Science, 2025, 46(3): 146-161. (in Chinese with English abstract) DOI:10.7506/spkx1002-6630-20240523-196. <http://www.spkx.net.cn>

油莎草 (*Cyperus esculentus* L.) 是一种多年生草本植物, 属于禾本目 (Poales) 莎草科 (Cyperaceae) 沙草属 (*Cyperus*)^[1]。油莎草对环境条件具有极强的耐受性, 其块茎 (名为油莎豆、虎坚果) 富含油脂、蛋白质、糖类、膳食纤维、VC、VE、各种矿物质及多种活性成分, 是一种优质高产的新兴油料作物^[2-3], 在中国、西班牙、非洲等地区广泛种植, 是一种极具价值的脂质资源。

目前已有研究表明油莎草块茎可被加工成奶制品、面粉、生物柴油和食草动物饲料^[4-6]。油莎豆油的油酸相对含量高达64%~74%, 亚油酸相对含量约为8%~15%, 明显高于花生油、菜籽油和大豆油等常见植物油, 其油脂组成和含量与橄榄油相似, 部分品种油酸含量甚至高于橄榄油^[7], 已于2023年9月被列入新食品原料目录, 油莎草目前也已经被列入我国“十四五”特色油料作物种^[8-9]。油莎草块茎作为油莎草最主要的贮油组织, 其榨出油的风味醇香、脂肪酸比例优良且含有多种活性物质成分, 已被认为是榨取健康高端食用油的原料, 且煎炸稳定性高于大豆油^[10]。加工后的油莎豆粕还可用于淀粉和糖的提取、酿酒或作为优质饲料使用^[11-12]。Carvalho等^[13]利用油莎草块茎油乳剂替代牛肉脂肪制备牛肉饼, 减少了牛肉饼制品中总脂肪和饱和脂肪含量。油莎草地上茎含有油脂、糖类和多种微量元素, 可以作为优质的饲料资源, 还可以作为生物质能源的原材料, 用于生产生物燃料或发电, 符合可持续发展的需求, 且油莎草地上茎具有提升雄性生殖能力、抗氧化、减肥降脂、预防糖尿病、预防痴呆、抑菌等活性功能, 有极高的研究价值^[14]。目前人们对油莎草根油脂的研究较少, 陈星等^[15]采用乙醇提取法提取油莎草根中的精油, 并分析其物理性质和化学性质; 陈菲等^[16-17]发现油莎草根油脂能显著改善小鼠抑郁行为, 且油莎草根提取物具有抗氧化活性和一定的抑菌效果。由于油莎草油具有不易氧化变质、耐贮存的特性以及抗氧化、抗肿瘤、预防高血脂、结肠癌和心脑血管疾病的功效, 属于保健食用油^[18]。而我国作为全球最大的植物油消费国, 高度依赖进口以满足庞大内需, 每年都需要从国外进口大量的油料作物用于榨油, 是我国在食用油供给安全方面所面临的重大挑战之一^[19]。油莎草块茎是目前已知唯一在块茎中贮存大量油脂的作物, 与以碳水化合物作为主要储存成分的甘薯和马铃薯不同, 油莎草在块茎中积累高水平 (约25%干质量) 油脂的核心能力使其成为油料作物的潜在替代品^[20], 具有极大的研究价值。

然而目前缺乏油莎草各组织及各生长时期脂质组成的系统研究, 导致人们在实际生产生活中未能对油莎草

进行充分利用。鉴于此, 本实验基于超高效液相色谱-质谱 (ultra-high performance liquid chromatography-mass spectrometry, UPLC-MS) 法的脂质组学对不同组织及不同生长时期油莎草的差异脂类代谢物组成及其变化进行系统分析, 旨在提高油莎草的开发价值及为油莎草油脂合成代谢相关研究提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 材料与试剂

圆粒型油莎草种子购于定州市世和科技农业有限公司, 2023年5月将油莎豆种子于45℃水浴中浸泡24 h后, 在新疆大学生命科学与技术学院科研种植平台种植。分别于种植后70、93、120 d对整株油莎草地上茎 (Y)、根 (R) 和块茎 (T) 3个不同组织进行随机取样 (表1), 每个组织取6个平行样品, 立即置于液氮中, 贮存在-80℃冰箱备用。样品送至上海阿趣生物科技有限公司进行脂质组学分析。

表1 样品信息
Table 1 Information of samples included in this study

样品	采样时间/d	采样部位
L70R	70	根
L93R	93	根
L120R	120	根
L70T	70	块茎
L93T	93	块茎
L120T	120	块茎
L70Y	70	地上茎
L93Y	93	地上茎
L120Y	120	地上茎

甲醇、乙腈、甲基叔丁基醚、甲酸铵、二氯甲烷、异丙醇 上海安谱实验科技股份有限公司。

1.2 仪器与设备

Vanquish UPLC仪、Q Exactive Focus高分辨质谱仪、Heraeus Fresco17离心机 美国赛默飞世尔科技公司; BSA124S-CW天平 赛多利斯工业称重设备 (北京) 有限公司; JXFSTPRP-24研磨仪 上海净信实业发展有限公司; YM-080S超声仪 深圳市方奥微电子有限公司。

1.3 方法

1.3.1 脂类代谢物的提取

精确称取25 mg经液氮研磨后的油莎草样品转入2 mL EP管中, 加入200 μ L蒸馏水和480 μ L甲基叔丁基

醚-甲醇混合提取液(5:1, *V/V*) (含内标10 mg/L磷脂酰乙醇胺(phosphatidylethanolamine, PE)和10 mg/L磷脂酰胆碱(phosphatidylcholine, PC)各10 μ L)后加入钢珠, 35 Hz研磨4 min, 然后在冰水浴中超声5 min, 以上步骤重复3次。提取后样品在-40 $^{\circ}$ C条件下静置1 h, 再于4 $^{\circ}$ C、3 000 r/min离心15 min, 取上清液干燥, 然后在干燥样品中加入200 μ L二氯甲烷-甲醇混合溶液提取液(1:1, *V/V*)复溶, 涡旋30 s后冰水浴超声10 min, 4 $^{\circ}$ C、12 000 r/min离心15 min, 取100 μ L上清液至进样瓶待测。所有样品另取10 μ L上清液混合成质量控制(quality control, QC)样品上机检测^[21-22]。

1.3.2 UPLC-MS分析

UPLC条件: 流动相A为体积分数60%乙腈溶液, 并加入10 mmol/L甲酸铵溶液; 流动相B为乙腈-异丙醇(1:9, *V/V*)溶液, 每1 000 mL混合溶液中加入50 mL 10 mmol/L甲酸铵溶液。梯度洗脱程序: 0~1.0 min, 60% A、40% B; 1.0~12.0 min, 60%~0% A、40%~100% B; 12.0~13.5 min, 0% A、100% B; 13.5~13.7 min, 0%~60% A、100%~40% B; 13.7~18.0 min, 60% A、40% B。流动相流速0.3 mL/min; 柱温55 $^{\circ}$ C; 样品盘温度4 $^{\circ}$ C; 进样体积(正、负离子模式)2 μ L^[23-24]。

MS条件: 鞘气流量30 arb, 辅助气体流量10 arb; 正离子模式毛细管温度320 $^{\circ}$ C, 负离子模式毛细管温度300 $^{\circ}$ C; 一级全扫描质谱分辨率为70 000, 二级质谱分辨率为17 500; 归一化碰撞能量模式的碰撞模式: 15/30/45 eV; 正离子模式喷雾电压为5 kV, 负离子模式喷雾电压为-4.5 kV^[25]。

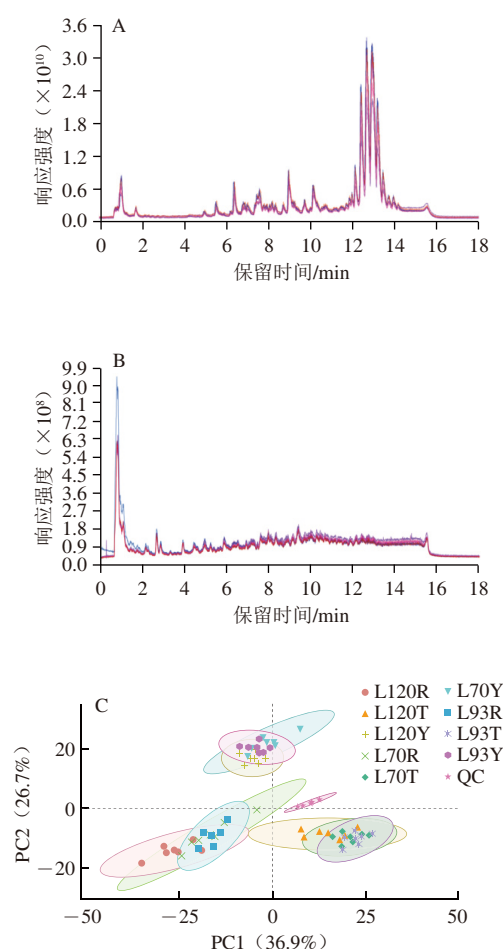
1.4 数据处理

使用ProteoWizard软件将质谱原始数据转成mzXML格式。再使用XCMS程序做保留时间矫正、峰识别、峰提取、峰积分、峰对齐等处理, minfrac设为0.5, cutoff设为0.3。基于相对标准偏差过滤原始数据中的偏离值后再对缺失值进行过滤, 仅保留单组空值不多于50%的数据, 然后对数据进行缺失值填补和数据标准化处理, 使用SIMCA软件对数据进行对数转换加中心化格式化^[26]。使用SPSS Statistics 26软件进行方差齐性检验和单因素方差分析, 并采用Duncan多重比较, 以 $P < 0.05$ 、变量投影重要性(variable importance in projection, VIP)值 > 1 和 $|\log_2$ 差异倍数(fold change, FC) > 1 为条件筛选出差异代谢物(differential expression metabolites, DEMs)。采用R语言4.3.1中的factoextra、ggplot2、VennDiagram和pheatmap R软件包分别绘制主成分分析(principal component analysis, PCA)得分图、火山图、Venn图和热图; 利用Origin 2022软件绘制柱状图、箱型图以及同心圆弧图。

2 结果与分析

2.1 油莎草脂质组学数据QC分析

利用XCMS软件、R语言程序包及HMDB、京都基因与基因组百科全书数据库, 对液相色谱-串联质谱检测到的输出信号进行脂质鉴定, 得到一级质谱碎片离子匹配结果。在正离子模式下共鉴定出8 612个代谢物, 在负离子模式下共鉴定出8 292个代谢物。通过对7个QC样品的总离子流(total ion current, TIC)色谱图进行代谢物提取和检测的重复性检测, 结果显示, QC样品的保留时间及峰面积都重叠较好(图1A、B), 表明在不同时间段对同一样品进行连续检测时, 仪器信号稳定性, 样品处理和数据采集过程的重现性良好。对54个样品及7个QC样品进行代谢产物的PCA, 每组间6个平行样品及7个QC样品聚集均较为集中(图1C), 进一步表明数据质量良好。PC1和PC2的方差贡献率分别为36.9%和26.7%, 累计方差贡献率为63.6%。



A. 正离子模式TIC重叠图; B. 负离子模式TIC重叠图; C. 样品PCA得分图。

图1 油莎草脂质组学数据QC分析

Fig. 1 QC analysis of lipidomics data of *C. esculentus* L.

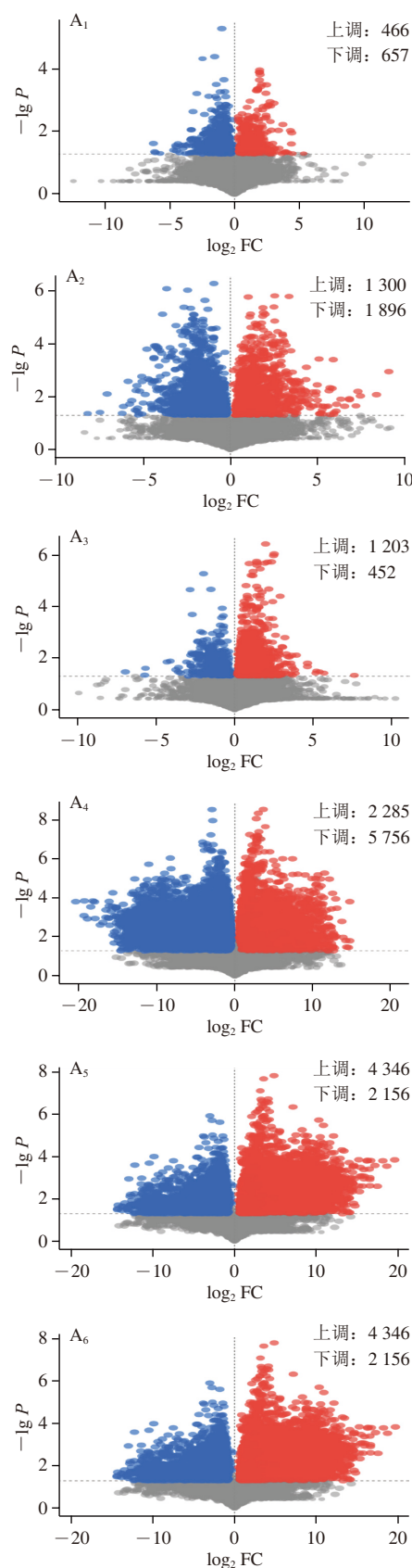
2.2 油莎草脂类DEMs分析

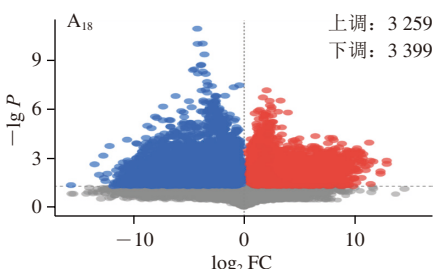
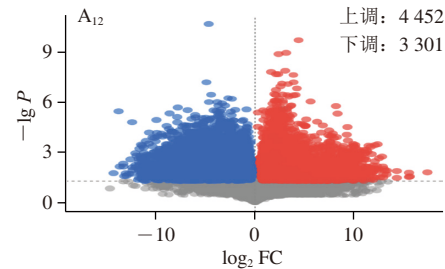
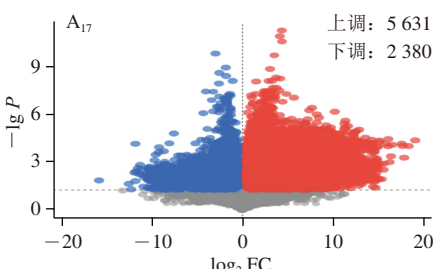
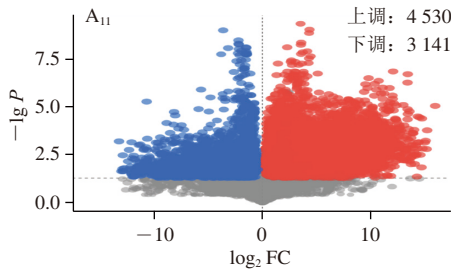
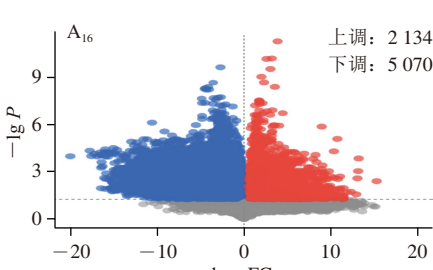
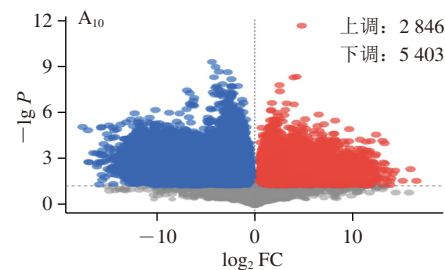
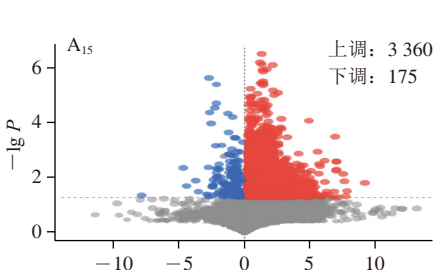
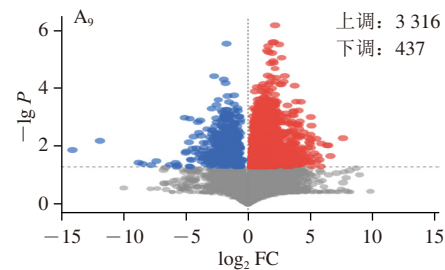
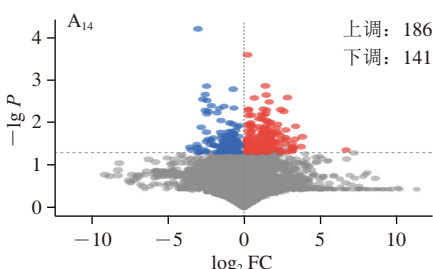
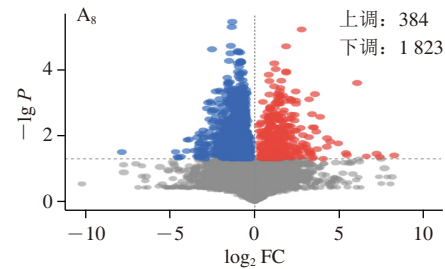
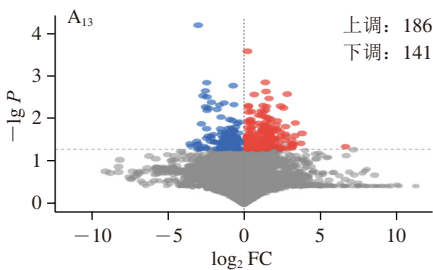
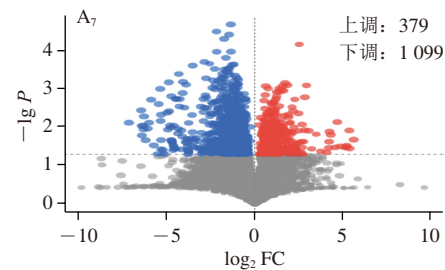
2.2.1 油莎草组间脂类DEMs比较

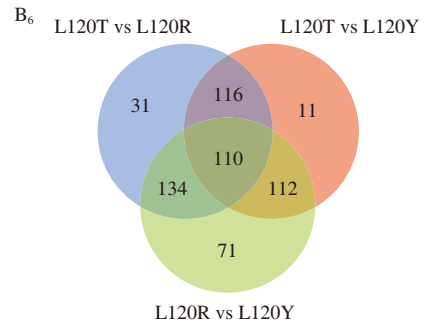
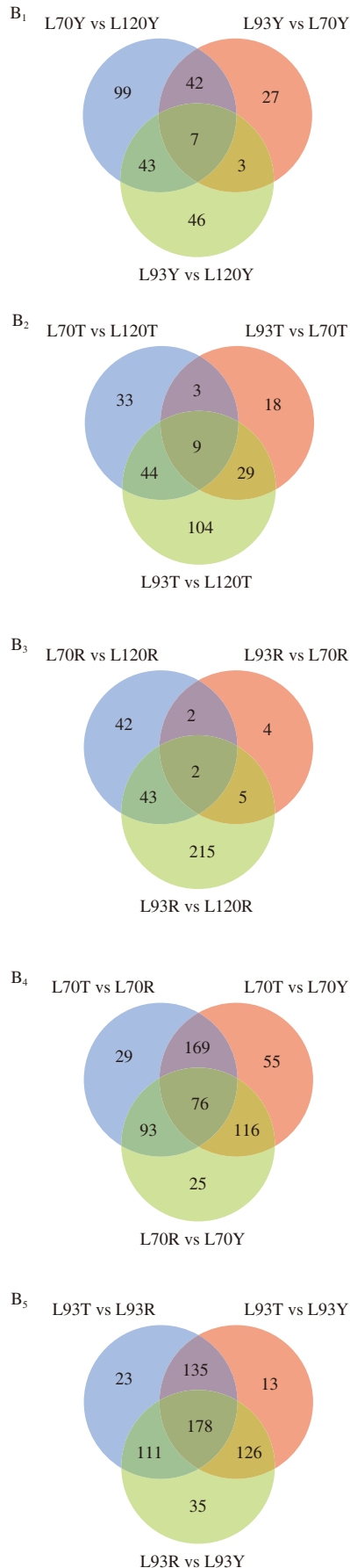
以 $P < 0.05$ 、 $VIP > 1$ 和 $|\log_2 FC| > 1$ 为筛选条件,对油莎草中16 904个代谢物进行DEMs筛选。如图2A所示,在L120T vs L70T、L120Y vs L70Y、L120R vs L70R、L70T vs L70R、L70R vs L70Y和L120R vs L120Y组中,上调的DEMs均远多于下调的DEMs;而在L70Y vs L93Y、L93Y vs L120Y、L93T vs L120T、L70Y vs L70T、L93Y vs L93T和L120Y vs L120T组中,下调的DEMs均远多于上调的DEMs。相同时间不同组织组间DEMs的数量整体多于相同组织不同时间组间DEMs。此外,在油莎草块茎不同时间比较组中,93 d的DEMs表达量最多,而120 d的DEMs表达量最少;在油莎草地上茎、根不同时间比较组间,DEMs的表达量随着生长时间的延长而减少;而在油莎草不同组织比较组间,DEMs的表达量均呈块茎>地上茎>根的规律。

为了得到更加精准的DEMs,本实验基于LipidBlast数据库,进一步对鉴定出的16 904个代谢物进行二级质谱匹配,共得到了720个代谢物。再以 $P < 0.05$ 、 $VIP > 1$ 和 $|\log_2 FC| > 1$ 为筛选条件,对720个二级质谱匹配代谢物进行DEMs筛选。如图2B所示,相同时间不同组织比较组的DEMs数量整体多于相同组织不同时间比较组。其中,在L70T vs L120T、L93T vs L70T和L93T vs L120T比较组中分别有89、59、186个DEMs,3组间有9个共表达的DEMs,分别是磷脂酰甲醇(phosphatidylmethanol, PMeOH)(17:1/17:1)、PMeOH(16:0/18:1)、PMeOH(16:0/18:2)、半双(单酰甘油)磷酸酯(hemi-bis(monoacylglycerol)phosphate, HBMP)(12:0/18:0/22:1)、HBMP(12:0/18:1/22:1)、PE(18:1/18:2)、磷脂酰乙醇(12:0/21:1)、PE(16:0/18:1)和酰基葡萄糖酰基甘油(acyl glucosyl acylglycerols, AcylGlcADG)(18:2/18:2/18:2);在L70Y vs L120Y、L93Y vs L70Y和L93Y vs L120Y组中分别有191、79、99个DEMs,3组间有7个共表达的DEMs,分别是磷脂酰甘油(phosphatidylglycerol, PG)(8:0/26:1)、单半乳糖甘油二酯(monogalactosyl diacylglycerol, MGDG)(16:1/18:3)、甘油三酯(triacylglycerols, TAG)(12:3/17:3/18:3)、硫代异鼠李糖甘油二酯(sulfoquinovosyldiacylglycerol, SQDG)(16:0/18:1)、己糖基神经酰胺非羟基脂肪酸-鞘氨醇(hexosylceramide non-hydroxy fatty acid-sphingosine, HexCer-NS)(d20:2/20:2)、双半乳糖甘油二酯(digalactosyldiacylglycerol, DGDG)(16:0/16:1)和HexCer-NS(d14:2/26:2);在L70R vs L120R、L93R vs L70R和L93R vs L120R对比组中分别有89、13、265个DEMs,3组有2个共表达的DEMs,分别是AcylGlcADG(18:1/18:1/16:0)和TAG(12:1/12:1/19:4);在70、93、120 d不同组织比较组中,3组间共表达的DEMs分别是76、178、110个。整体来看,油莎草在不同时间

不同组织变化模式相差较大,说明油莎草脂质代谢合成调控机制复杂。







A.一级碎片离子匹配DEMs火山图；下标1~18. L70T vs L93T、L93T vs L120T、L120T vs L70T、L70Y vs L70T、L70R vs L70Y、L70T vs L70R、L70Y vs L93Y、L93Y vs L120Y、L120Y vs L70Y、L93Y vs L93T、L93R vs L93Y、L93T vs L93R、L70R vs L93R、L93R vs L120R、L120R vs L70R、L120Y vs L120T、L120R vs L120Y、L120T vs L120R。B.二级质谱定性匹配DEMs的Venn图。

图2 油莎草脂类DEMs分析

Fig. 2 DEMs analysis of lipids in *C. esculentus* L.

对油莎草相同组织不同时间比较组的DEMs进行受试者工作特征 (receiver operating characteristic, ROC) 曲线分析, 筛选出ROC曲线下面积、特异性和敏感性分别为1、100%和100%的潜在脂质标志物, 结果如表2所示。在油莎草3个组织中, 93 d与120 d对比组的脂质标志物均显著多于70 d与93 d比较组, 这说明在油莎草生长过程中, 70~93 d的脂类物质积累变化程度低于93~120 d。在油莎草根中, 70 d与93 d比较组的标志物数量最少, 仅1个, 而93 d与120 d比较组中, 下调的脂质标志物有10个, 显著多于上调的脂质标志物, 且下调的脂质标志物绝大部分为二酰基甘油 N,N,N -三甲基高丝氨酸 (diacylglycerol- N,N,N -trimethylhomoserine, DGTS); 在油莎草地上茎中, 70 d与93 d比较组上调的脂质标志物有3个, 以鞘脂类为主, 而在93 d与120 d比较组的上调脂质标志物 (9个) 中有8个为TAG, TAG是植物中油脂的主要存在形式, 这也侧面说明了油莎草地上茎中的油脂可能主要在93~120 d这段生长时期内积累; 在油莎草块茎中, 70 d与93 d比较组下调的3个脂质标志物均为TAG, 90 d与120 d比较组下调的10个脂质标志物以甘油磷脂占比最多。

值得注意的是, 块茎比较组中超过1/3的标志物被归类于其他脂类, 包括酰基肉碱 (acylcarnitine, Acar)、AcylGlcADG、葡糖醛酸甘油二酯 (glucuronosyldiacylglycerol, GlcADG)、PMeOH和羟基脂肪酸支链脂肪酸酯 (branched fatty acid esters of hydroxy fatty acid, FAHFA), 其中Acar是脂肪酸 β -氧化途径的关键中间体, 可以将长链脂肪酸从细胞质输送到线粒体内膜, 氧化脂肪酸产生能量, 有助于脂肪酸的氧化和能量的产生^[27]。

表 2 油莎草组间脂质标志物

Table 2 Potential lipid markers between different growth stages for each tissue of *C. esculentus* L.

比较组	趋势	脂质标志物数量	代谢物
L70R vs L93R	上调	1	DGTS(16:0/27:0)
	下调	1	TAG(12:0/12:0/14:2)
L93R vs L120R	上调	1	DGTS(13:1/24:4), DGTS(14:1/26:2), DGTS(16:1/26:4), DGTS(19:2/22:6), DGTS(22:3/22:3), DGTS(25:0/24:4), HexCer-NS(d18:2/18:1), PE(18:0e26:1), PE(18:1e27:0)
	下调	10	
L70Y vs L93Y	上调	3	ACar(17:1), Cer-ADS(d17:0/19:0), PE(18:1/18:2)
	下调	4	Cer-NS(d20:2/12:0), HexCer-NS(d15:3/23:0), HexCer-NS(d24:3/14:1), MGDG(16:0/16:0)
L93Y vs L120Y	上调	9	DGTS(24:1/24:1), TAG(12:0/12:0/16:3), TAG(12:1/12:1/17:2), TAG(12:1/19:1/19:1), TAG(13:0/22:1/22:1), TAG(13:1/18:1/18:1), TAG(15:1/16:0/18:2), TAG(16:0/16:1/18:1), TAG(16:0/17:0/18:3)
	下调	9	Cer-ADS(d17:0/19:0), DGTS(14:1/26:2), DGTS(15:1/26:2), DGTS(27:0/18:2), GlcADG(16:1/22:6), HexCer-NS(d20:2/20:2), LPC(16:0), MGDG(18:1/18:2), PMeOH(16:0/16:0)
L70T vs L93T	上调	3	PE(16:0/18:3), PMeOH(16:0/18:1), PMeOH(18:1/18:2)
	下调	3	TAG(13:1/13:1/21:5), TAG(18:3/20:0/20:0), TAG(21:1/22:6/22:6)
L93T vs L120T	上调	7	ACar(11:0), AcylGlcADG(18:2/18:2/18:2), DGDG(18:2/18:3), GlcADG(16:3/22:6), HBMP(12:0/18:1/22:1), MGDG(18:2/18:3), TAG(12:1/16:4/16:4)
	下调	10	DGDG(16:0/16:1), FAHFA(22:1/20:3), GlcADG(21:0/21:0), PC(16:1e26:2), PE(16:0/18:1), PE(16:0/18:3), PE(17:0/17:0), PE(18:1/18:2), PMeOH(16:0/18:1), PMeOH(18:1/18:2)

注：Cer-ADS.神经酰胺 α -羟基脂肪酸-二氢鞘氨醇（ceramide α -hydroxy fatty acid-dihydrosphingosine）；Cer-NS.神经酰胺非羟基脂肪酸-鞘氨醇（ceramide non-hydroxy fatty acid-sphingosine）；LPC.溶血磷脂酰胆碱（lysophosphatidylcholine）。

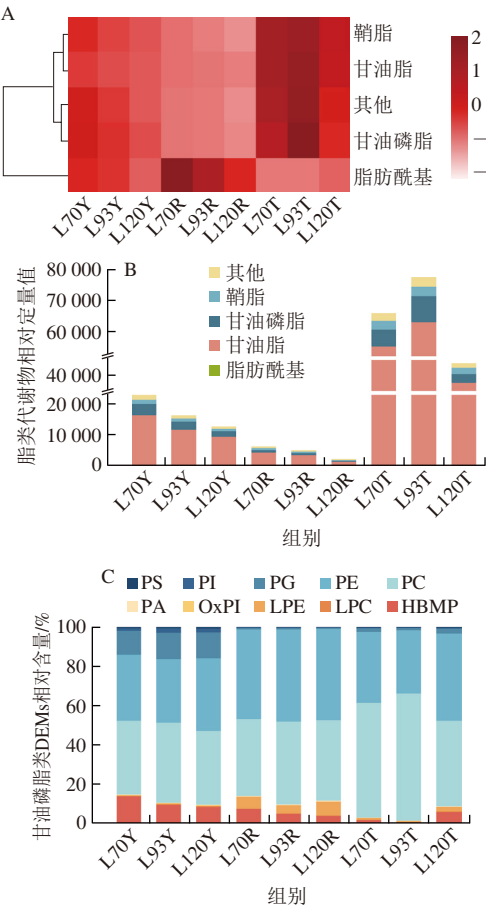
2.2.2 油莎草各类脂类DEMs比较

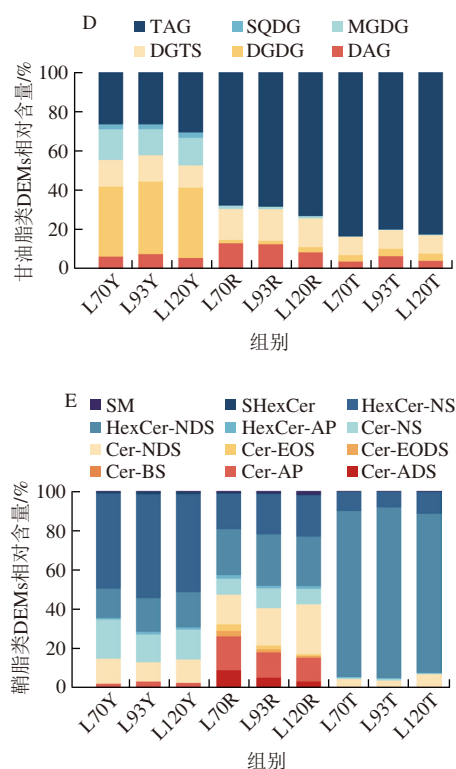
为了进一步探索油莎草的脂类代谢物组成和分布变化，根据HMDB数据库中的分类规则将全部DEMs分成甘油酯、甘油磷脂、鞘脂、脂肪酰基及其他5大类。除脂肪酰基外，其余4类脂肪含量均在油莎草块茎中最高，且均与总脂类代谢物含量的动态变化一致；而脂肪酰基在油莎草根中的含量最高，且在地上茎和根中随着生长时间的延长其含量逐渐下降，但在块茎中随着生长时间的延长含量逐渐上升（图3A）。

如图3B所示，在9组样品中5大类脂类代谢物均有表达，其中油莎草块茎中脂类代谢物总含量远高于地上茎和根的部分，且甘油酯比例相比于其他组织最高，约占脂类代谢物总含量的81.5%~85.9%；油莎草块茎中的脂类代谢物含量随着生长时间的延长呈现先升高后降低的趋势，地上茎和根中的脂类代谢物含量随着生长时间的延长持续降低；甘油酯、甘油磷脂和鞘脂的含量变化趋势与总脂类代谢物在各组织中的变化趋势一致；油莎草块茎、地上茎和根中的脂类代谢物均以甘油酯为主，其次为甘油磷脂和鞘脂，脂肪酰基含量最低；油莎草根中鞘脂和脂肪酰基含量占比高于其他组织，甘油磷脂含量占比在油莎草地上茎中最高。

根据HMDB数据库中的二级分类，进一步研究了每一大类中各亚类脂类代谢物的含量占比。结果表明，甘油磷脂主要以PE和PC的形式存在，油莎草块茎和根中的PE和PC相对含量高于油莎草地上茎（图3C），同

样油莎草块茎和根的TAG相对含量也高于油莎草地上茎（图3D）。Wang Liyan等^[20]利用脂质组学研究油莎豆生长过程中其块茎总脂质组成及其分布变化，推测在油莎草块茎发育过程中，PC可能转化为TAG，PE可能在早期和中期转化为TAG。油莎草地上茎部分PG相对含量明显多于块茎和根（图3C），推测由于PG是类囊体膜的重要组成部分，对于光合作用的正常进行和氧气释放具有重要作用，所以油莎草地上茎作为油莎草光合作用的最主要部分，PG占比会明显高于其他组织^[28]。油莎草块茎和根中绝大部分的甘油酯以TAG的形式存在，而甘油酯在地上茎中主要以TAG和DGDG的形式存在，且油莎草地上茎中SQDG的占比明显高于其他组织（图3D），推测这同样是由于DGDG和SQDG主要存在于植物叶绿体中^[29]。油莎草块茎中绝大部分的鞘脂以己糖基神经酰胺非羟基脂肪酸-二氢鞘氨醇（hexosylceramide non-hydroxy fatty acid-dihydrosphingosine，HexCer-NDS）的形式存在，在地上茎中主要以HexCer-NS的形式存在，而在根中各亚类脂类代谢物分布较为均一，无主要存在形式。但随着生长时间的延长，油莎草根中的神经酰胺非羟基脂肪酸-二氢鞘氨醇（ceramide non-hydroxy fatty acid-dihydrosphingosine，Cer-NDS）相对含量逐渐升高（图3E）。





A. 各类脂类DEMs聚类热图；B. 各类脂类DEMs堆积柱状图；C. 甘油磷脂类DEMs堆积柱状图；D. 甘油脂类DEMs堆积柱状图；E. 鞘脂类DEMs堆积柱状图。PS. 磷脂酰丝氨酸 (phosphatidylserine)；PA. 磷脂酸 (phosphatidic acid)；PI. 磷脂酰肌醇 (phosphatidylinositol)；LPE. 溶血磷脂酰乙醇胺 (lysophosphatidylethanolamine)；OxPI. 氧化磷脂 (oxidized phospholipids)；DAG. 二酰基甘油 (diacylglycerols)；SM. 鞘磷脂 (sphingomyelin)；SHexCer. 硫苷己糖基神经酰胺 (sulfatides hexosylceramide)；HexCer-AP. 己糖神经酰胺 α -羟基脂肪酸-植物鞘氨醇 (hexosylceramide α -hydroxy fatty acid-phytospingosine)；Cer-BS. 神经酰胺 β -羟基脂肪酸-鞘氨醇 (ceramide β -hydroxy fatty acid-sphingosine)；Cer-EODS. 神经酰胺酯键 ω -羟基脂肪酸-二氢鞘氨醇 (ceramide ester-linked ω -hydroxy fatty acid-dihydrospingosine)；Cer-EOS. 神经酰胺酯键 ω -羟基脂肪酸-鞘氨醇 (ceramide ester-linked ω -hydroxy fatty acid-sphingosine)。

图3 油莎草各类脂类DEMs分析

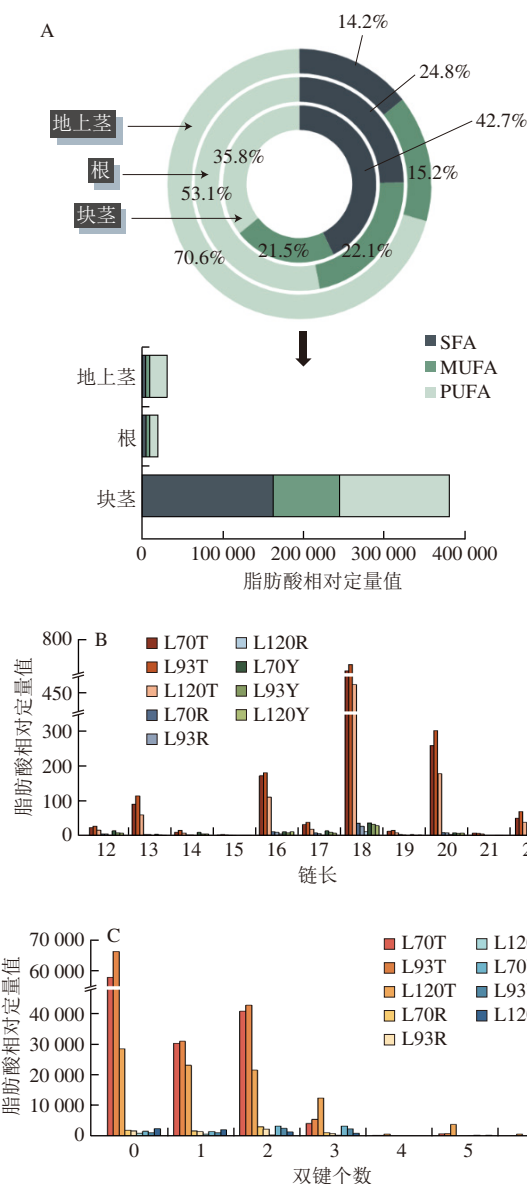
Fig. 3 DEMs analysis of various types of lipids in *C. esculentus* L.

2.3 油莎草脂肪酸组成分析

将油莎草中含有的56种脂肪酸分成饱和脂肪酸 (saturated fatty acid, SFA)、单不饱和脂肪酸 (monounsaturated fatty acid, MUFA) 和多不饱和脂肪酸 (polyunsaturated fatty acid, PUFA)，油莎草块茎中脂肪酸含量明显高于其他2个组织；且在油莎草3个组织中，不饱和脂肪酸 (unsaturated fatty acid, UFA) 的相对含量较高，均超过57.3%，值得注意的是，地上茎的UFA相对含量高达85.8%；而块茎的脂肪酸中UFA占比高于SFA，为57.3%，根的MUFA相对含量最高，为22.1%，而地上茎的PUFA相对含量最高，达到70.6% (图4A)。

由于不同碳链长度的脂肪酸在人体内的代谢途径和速率不同，对于评估食品营养价值、稳定性和加工特性

也至关重要，所以本研究进一步对脂肪酸碳链长度进行分析。如图4B所示， C_{18} 脂肪酸的相对含量均在油莎草3个组织中较高；油莎草地上茎中的脂肪酸主要以 C_{12} 、 C_{16} 、 C_{17} 、 C_{18} 和 C_{22} 的形式存在；在油莎草根中，脂肪酸主要以 C_{16} 、 C_{17} 、 C_{18} 和 C_{20} 的形式存在；而在油莎草块茎中，脂肪酸主要以 C_{13} 、 C_{16} 、 C_{18} 、 C_{20} 和 C_{22} 的形式存在。UFA的生物合成对高等植物及其重要^[30-31]，本研究还对油莎草脂肪酸的双键数量、脂肪酸链不饱和度进行分析。油莎草块茎的UFA主要以双键数为1、2、3、5的分子形式存在，其相对应的脂肪酸相对含量远高于油莎草地上茎、根 (图4C)。

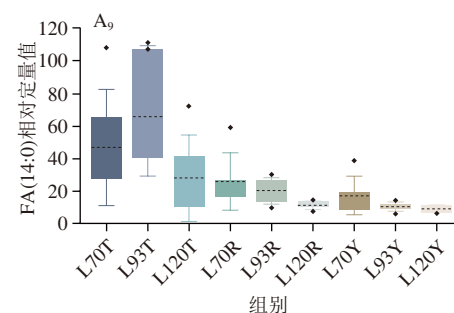
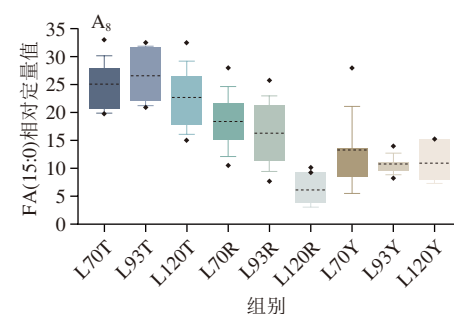
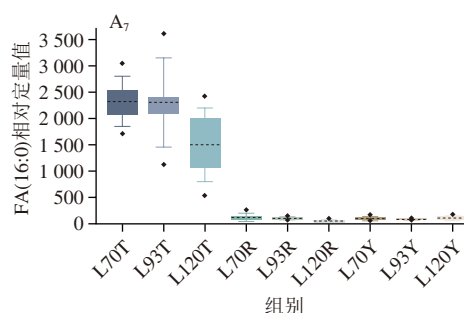
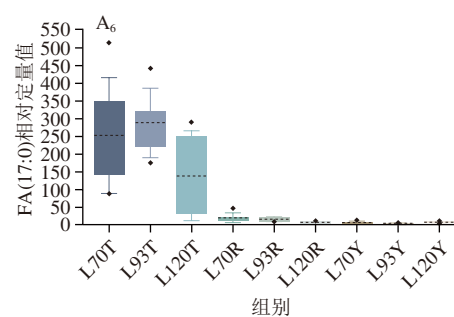
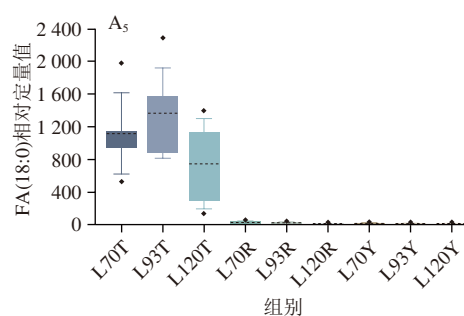
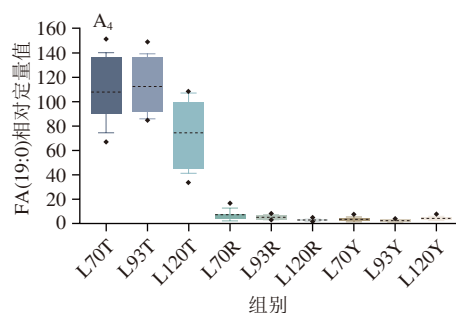
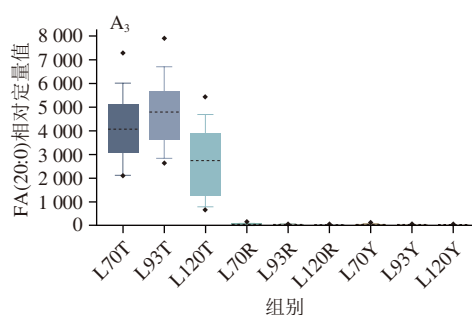
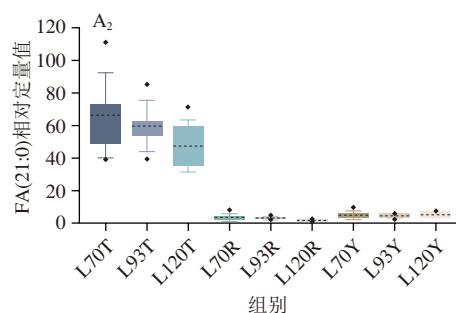
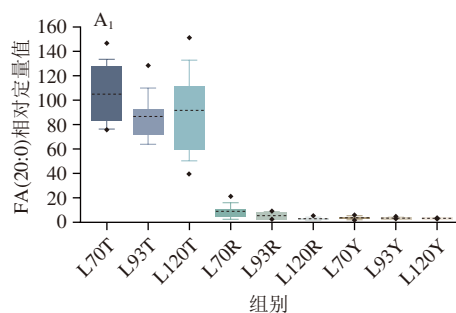


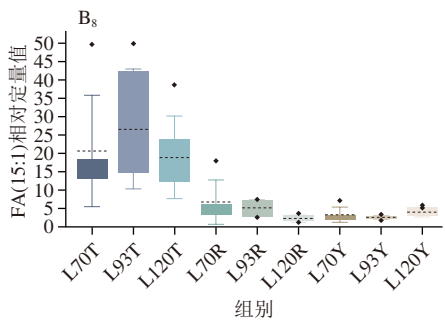
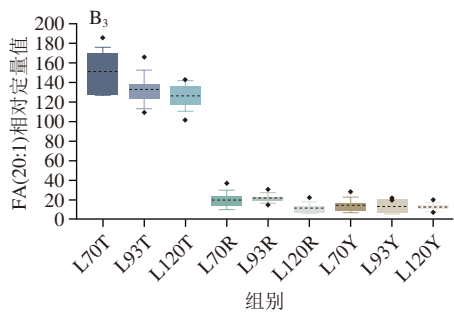
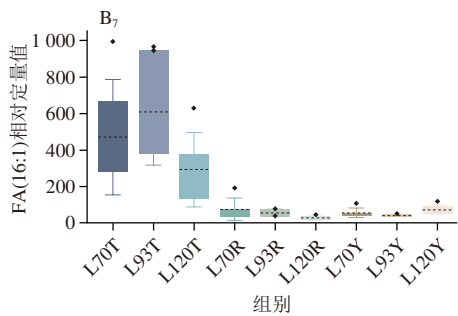
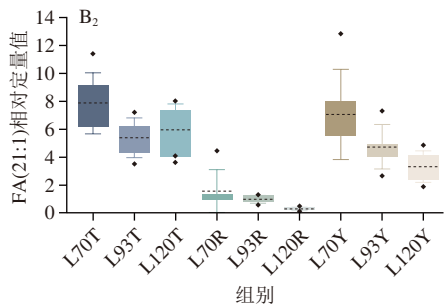
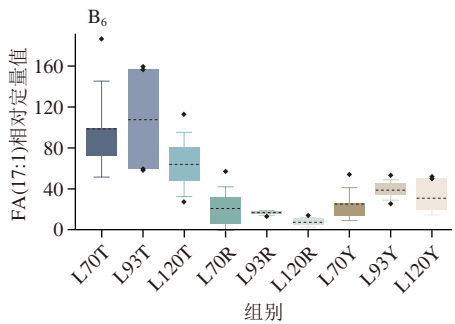
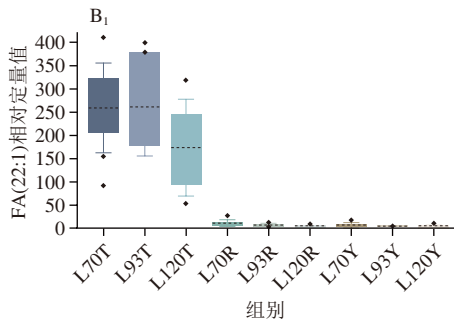
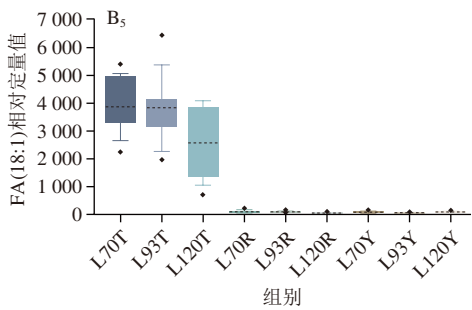
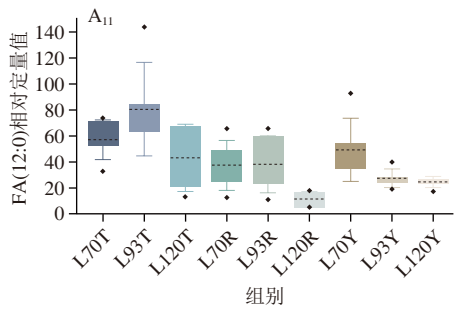
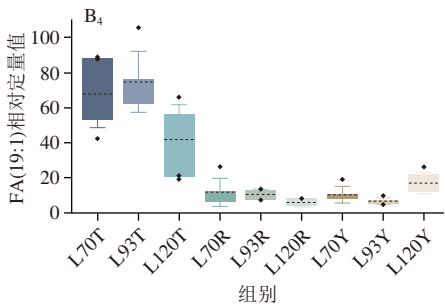
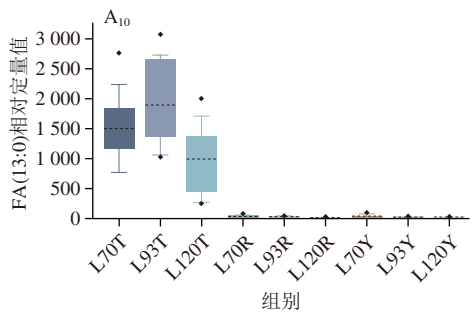
A. 脂肪酸相对含量分析；B. 脂肪酸链长分析；C. 脂肪酸链不饱和度分析。

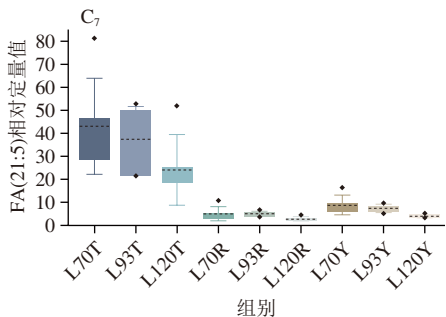
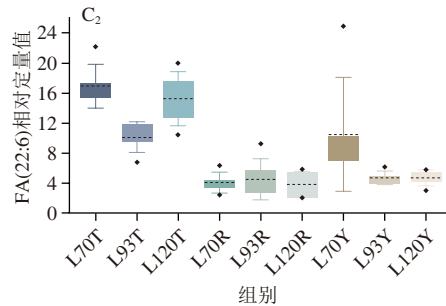
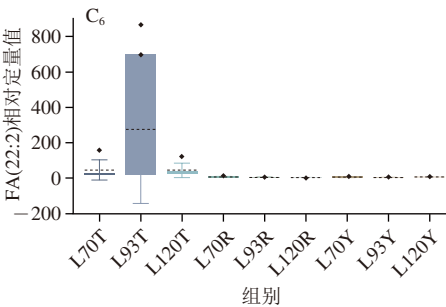
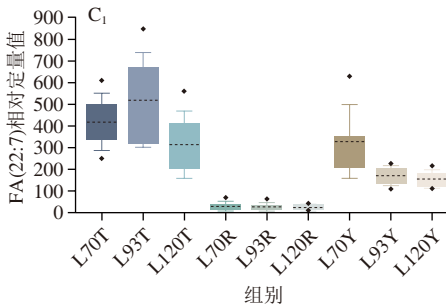
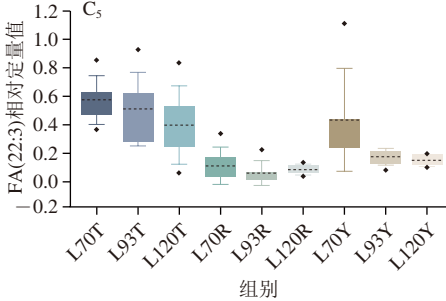
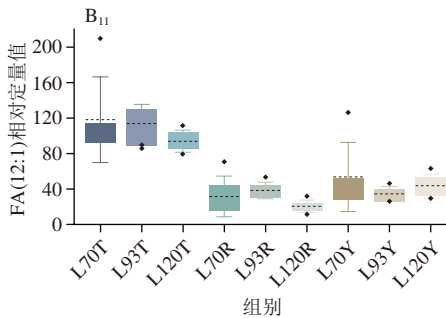
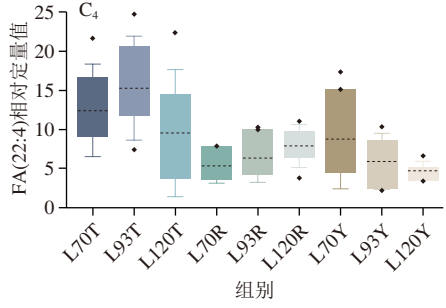
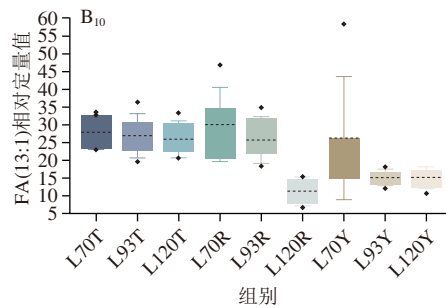
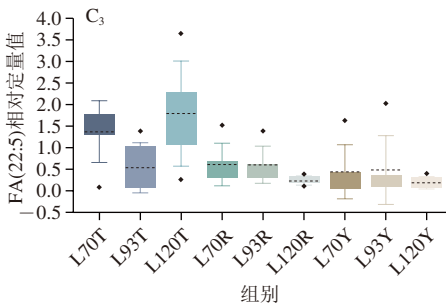
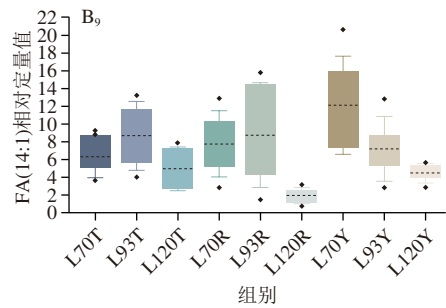
图4 油莎草脂肪酸相对含量分析

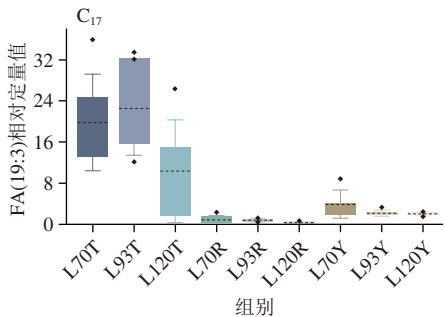
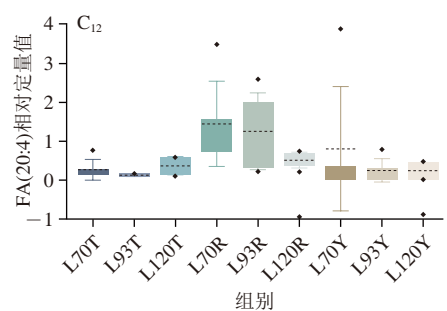
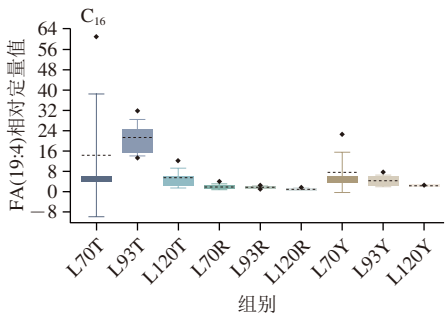
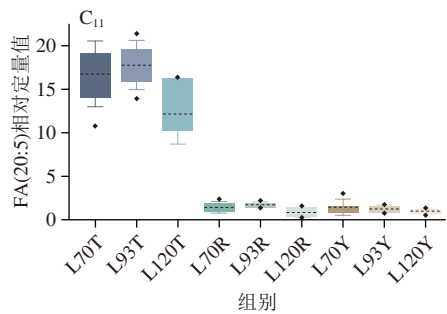
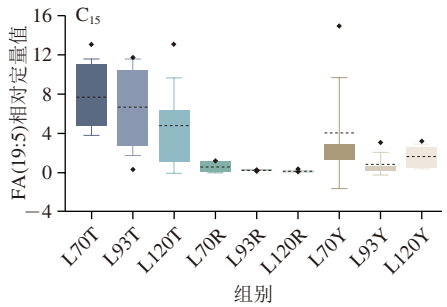
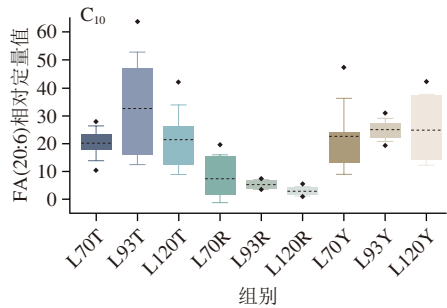
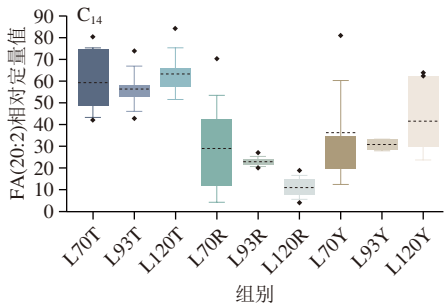
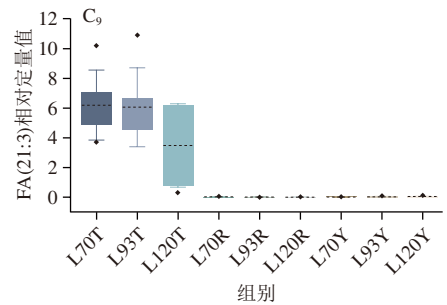
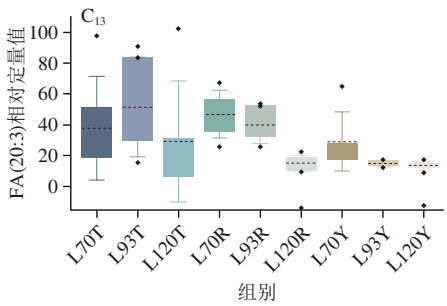
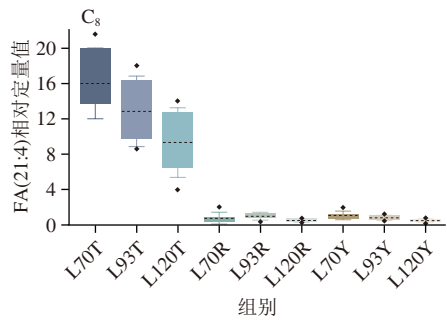
Fig. 4 Analysis of relative contents of fatty acids in *C. esculentus* L.

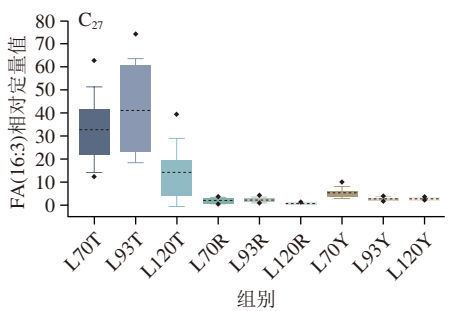
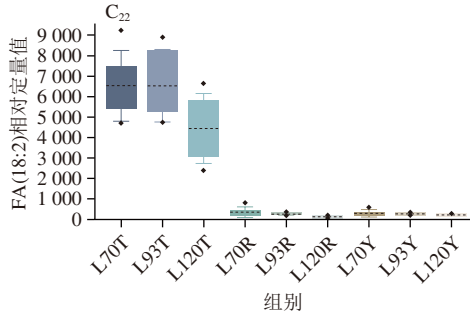
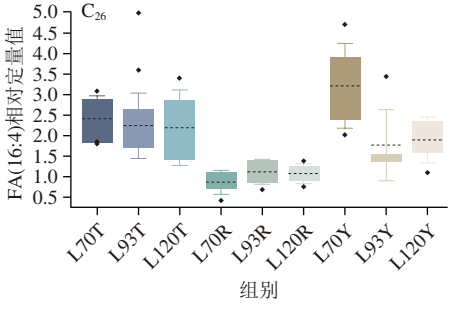
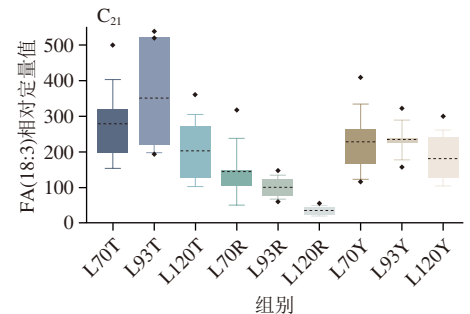
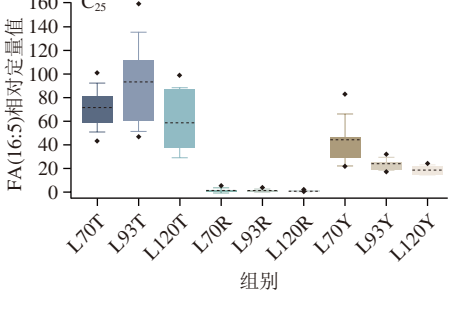
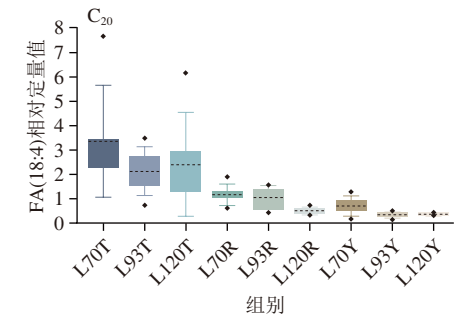
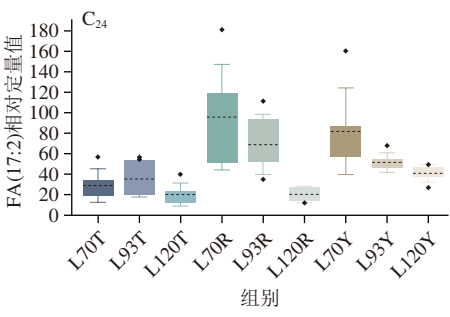
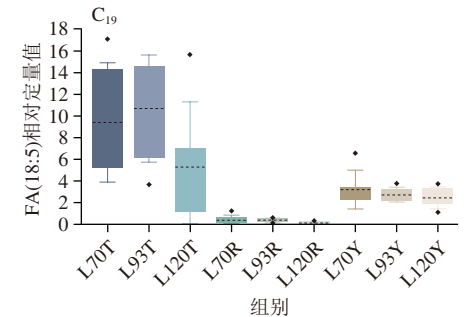
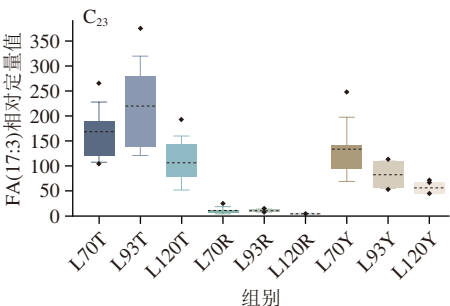
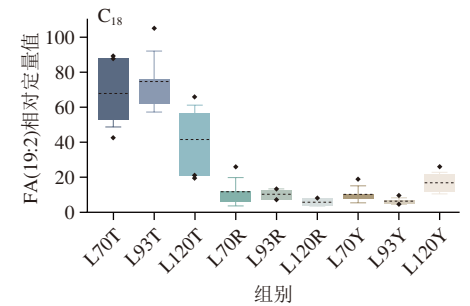
如图5所示,在油莎草含有的56种脂肪酸中,有11种SFA、11种MUFA和34种PUFA;整体来看,FA(20:0)、FA(18:1)和FA(18:2)的含量明显高于其他脂肪酸,在油莎草块茎中分别约占总脂肪酸含量的18%、16%和27%;在56种脂肪酸中,有22种脂肪酸在油莎草块茎中的含量远远大于地上茎和根;油莎草块茎中绝大部分的脂肪酸含量随着生长时间的延长先升高后降低,而根和地上茎中的大部分脂肪酸含量随着生长时间的延长逐渐降低。

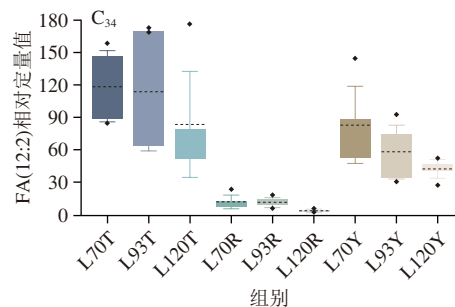
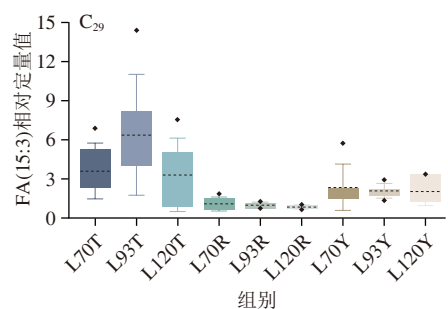
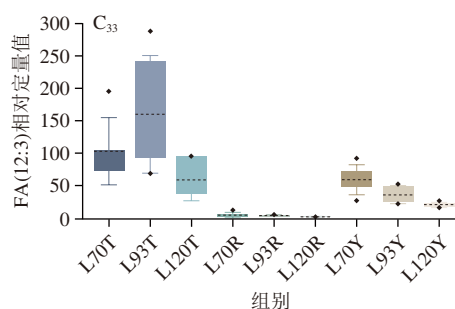
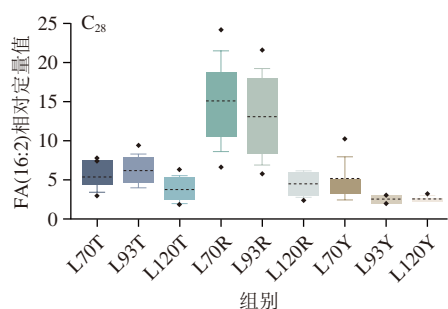






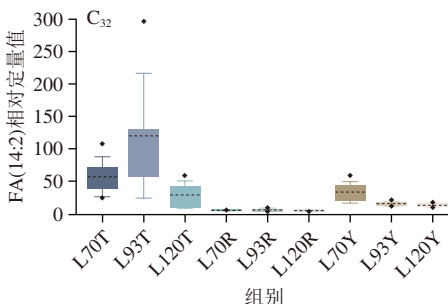
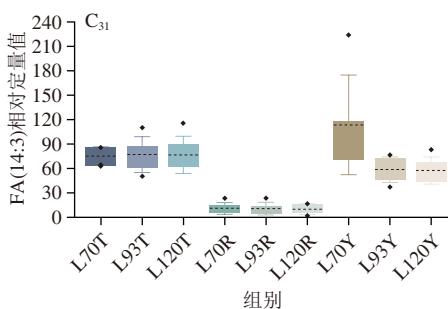
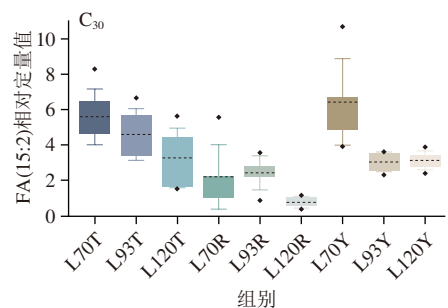






A. SFA相对定量值; B. MUFA相对定量值; C. PUFA相对定量值。

图5 油莎草脂肪酸的箱型图分析

Fig. 5 Box plot analysis of fatty acids in *C. esculentus* L.

3 讨论

本研究在油莎草不同生长期不同组织中共鉴定出 16 904 个代谢物, 经过二级质谱匹配共得到了 720 个脂类 DEMs, 多于田雨^[32]报道的 255 种。在油莎草地上茎和根不同时间的比较组中, DEMs 的表达量随着生长时间的延长而减少, 推测可能因为在油莎草块茎生长早期阶段, 细胞分裂和组织扩张迅速, 需要大量脂类物质提供生长所需的能量, 随着生长发育进入成熟期, 更多的脂质资源用于营养物质的储存, 所以块茎作为油莎草最主要贮油器官其脂类代谢物含量增加, 而地上茎和根中的脂类代谢物含量逐渐减少, 到了生长后期, 油莎草开始准备进入油脂储存期, 此时油脂的合成速率下降, 表现为油莎草各组织的脂类代谢物含量下降^[33-34]。在相同时间不同组织的比较组中, DEMs 的表达量均呈块茎>地上茎>根的规律, 与之前的研究结果^[35]相同。整体来看, 油莎草在不同时间不同组织变化模式相差较大, 说明油莎草脂质代谢合成调控机制复杂。

在油莎草 3 个组织的脂类中, 甘油酯的相对含量最高, 其次是甘油磷脂、鞘脂。油莎草块茎是油莎草主要贮油器官, 其脂类代谢物含量较高, 油莎草块茎的甘油酯含量显著高于油莎草的地上茎和根, 并且 TAG 相对含量最高 (图 3A、B)。高宇^[36]用脂质组学分析研究油莎豆发育块茎中脂质代谢物动态积累情况时发现, 油莎豆在发育过程中积累的脂质主要为甘油酯、大多以 TAG 的形式存在, 这与本研究结果相似。随着油莎草生长时间的延长, 油莎草

块茎中的甘油酯含量呈先上升后下降的趋势(图3B),在第93天时油莎草块茎的脂类代谢物含量最高,所以推测采收油莎草块茎应在第93天左右为宜。

在本研究中,油莎草的地上茎和根中的甘油磷脂相对含量呈下降趋势,而油莎草块茎中的甘油磷脂相对含量则先上升后下降,其中PC和PE为甘油磷脂中的主要磷脂分子,分别约占甘油磷脂的55.7%与37.6%。在油料作物中,几乎所有的脂肪酰基都通过PC参与TAG生物合成代谢循环^[37],PC是植物种子发育过程中TAG合成的主要原料^[32],因此PC在油脂积累过程中起着非常重要的作用。PC是组成细胞膜脂蛋白的重要成分,可与乙酰辅酶A合成乙酰胆碱,促进大脑的神经细胞兴奋^[38]。PE是存在于膜脂中的生物活性脂类,具有一定的抗氧化作用^[39]。油莎草块茎中绝大部分的鞘脂以HexCer的形式存在,HexCer在脂质代谢途径中起到重要作用,可能通过直接或间接机制参与调控能量代谢,有助于维持脂质的体内分布和代谢平衡,对于心血管健康等具有潜在益处^[40-41]。

植物油脂品质通常由油脂含量和脂肪酸组成决定,其中不饱和脂肪酰基组成是评价油脂品质的重要因素^[20]。油莎草3种组织中UFA的相对含量均超过57.3%,根的MUFA相对含量最高(22.1%),而PUFA在地上茎中的相对含量最高(70.6%)(图4A)。油莎草块茎中脂肪酸双键数主要为1、2、3、5(图4C),其中双键数为1或2的脂肪酸相对表达量较高,说明在油莎草块茎中含有大量UFA。UFA具有改善心血管健康、控制血糖、控制炎症和改善肠道健康等功能^[7]。在油莎草3种组织中,C₁₈脂肪酸的含量均较高(图4B),这与大部分植物油如核桃油、椰子油、花生油和橄榄油等特征一致^[42-43]。在油莎草块茎中,脂肪酸主要以C₁₃、C₁₆、C₁₈、C₂₀和C₂₂的形式存在,其中C₁₃在生物柴油方面相对于植物中常见的C₁₈及以上的脂肪酸拥有更低的熔点、更高的流动性及更高的降解率,因此可以提高生物柴油的品质和环境友好性,这为生产优质生物柴油提供了良好的原料^[44]。

本研究结果显示,油莎草块茎中UFA相对含量显著高于其他两个组织(图4A),其中FA(18:1)和FA(18:2)的相对含量明显高于其他UFA(图5)。有研究表明,油莎草块茎在发育过程中积累的脂质主要为TAG,这些脂质所结合的脂肪酸FA主要为C_{18:1},因此,油莎草块茎能够大量积累富含油酸(C_{18:1})的油脂^[36];在油莎草块茎的发育过程中,油酸(C_{18:1})的含量最高,并随着块茎的生长发育其含量不断增加^[36]。本研究中,油莎草块茎的FA(18:1)相对含量随着油莎草生长发育呈下降趋势,而油莎草块茎中FA(18:2)的含量高于FA(18:1),FA(18:3)的含量也较高,且随着油莎草生长时间的延长其含量先上升后下降(图5B、C)。根据上述结果,推测本研究中的油莎草块茎富含油酸(C_{18:1})和亚油酸(C_{18:2})。油酸是

植物角鲨烯、甾醇、生育酚等天然抗氧化成分的主要来源,它能有效降低胆固醇含量,延缓衰老,还可以预防动脉硬化等心血管疾病^[45]。亚油酸具有抗氧化活性,可以清除自由基、延缓细胞老化、降低人体血液黏稠度、改善血液微循环、降低冠心病的发病率等^[45]。

4 结论

本研究利用基于UPLC-MS的非靶向脂质组学分析油莎草不同生长时期不同组织的差异脂类代谢物、脂肪酸组成及其变化,鉴定出16 904种脂类代谢物并筛选出720个脂类DEMs;油莎草在生长过程中积累的脂质主要为甘油酯且大部分以TAG的形式存在,油莎草3种组织中的UFA相对含量较高,均超过57.3%,块茎中UFA FA(18:1)和FA(18:2)的相对含量较高。本研究可为油莎草在食品加工、生物能源、产品开发等领域的应用提供基础数据。

参考文献:

- [1] 邹智,赵永国,张丽,等.基于单分子实时测序的油莎豆全长转录组分析[J].中国油料作物学报,2021,43(2):229-235. DOI:10.19802/j.issn.1007-9084.2020230.
- [2] 焦兵阳,魏尊苗,弥震,等.油莎豆块茎转录组测序分析与油脂合成相关基因的挖掘[J].分子植物育种,2024,22(16):5286-5296. DOI:10.13271/j.mpb.022.005286.
- [3] SLAVOKHOTOVA A A, SHELENKOVA T I. Prediction of *Leymus arenarius* (L.) antimicrobial peptides based on *de novo* transcriptome assembly[J]. Plant Molecular Biology, 2015, 89(3): 203-214. DOI:10.1007/s11103-015-0346-6.
- [4] 程超.油莎豆转录因子WRI1和WRI4的基因克隆与功能验证[D].武汉:湖北大学,2021:76. DOI:10.27130/d.cnki.ghubu.2021.000063.
- [5] OFOEFULE A, IBETO C N, OKORO U C, et al. Biodiesel production from tigernut (*Cyperus esculentus*) oil and characterization of its blend with petro-diesel[J]. Physical Science International Journal, 2013, 3(2): 145-153.
- [6] SÁNCHEZ-ZAPATA E, FERNÁNDEZ-LÓPEZ J, PÉREZ-ALVAREZ J A. Tiger nut (*Cyperus esculentus*) commercialization: health aspects, composition, properties, and food applications[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2012, 11(4): 366-377. DOI:10.1111/j.1541-4337.2012.00190.x.
- [7] 王丽艳.油莎豆油脂合成相关基因的挖掘、表达分析及功能鉴定[D].长春:吉林农业大学,2021:67.
- [8] 食品安全标准与监测评估司.解读《关于桃胶等15种“三新食品”的公告》(2023年第8号)[J].饮料工业,2023,26(5):1-3.
- [9] 徐硕,邹智,肖艳华,等.油莎豆块茎油脂积累相关基因CeWRI1的克隆与功能分析[J].热带作物学报,2022,43(5):923-929. DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2022.05.006.
- [10] 段蕾,于化鹏,司美双,等.油莎豆油的高温煎炸稳定性[J].中国油脂,2021,46(10):47-50. DOI:10.19902/j.cnki.zgyz.1003-7969.200363.
- [11] 段欣悦,朱文学,白喜婷,等.烘烤温度影响油莎豆出油率及品质的机理研究[J].中国粮油学报,2024,39(8):131-139. DOI:10.20048/j.cnki.issn.1003-0174.000764.

- [12] 李春鑫, 乔宏兴, 王会伟, 等. 发酵中药和油莎豆复合物对湖羊生长性能及血清抗氧化和免疫指标的影响[J]. 中国畜牧兽医, 2024, 51(3): 990-998. DOI:10.16431/j.cnki.1671-7236.2024.03.010.
- [13] CARVALHO B J, MUNEKATA P E S, DE CARVALHO F A L, et al. Use of tiger nut (*Cyperus esculentus* L.) oil emulsion as animal fat replacement in beef burgers[J]. Foods, 2020, 9(1): 44. DOI:10.3390/foods9010044.
- [14] 麻剑南. 油莎豆茎叶酚类成分及生物活性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2023: 127. DOI:10.27224/d.cnki.gnmdu.2023.000039.
- [15] 陈星, 徐迎旭, 邹险峰. 油莎草根精油的提取与部分理化性质分析[J]. 粮油加工, 2008(12): 50-52.
- [16] 陈菲, 敬思群, 刘根梅, 等. 油莎草须根提取物体外抗氧化活性及抑菌性研究[J]. 韶关学院学报, 2023, 44(3): 7-12. DOI:10.3969/j.issn.1007-5348.2023.03.003.
- [17] 陈菲, 敬思群, 张俊艳, 等. 油莎草须根油脂成分及抗抑郁作用分析[J]. 天然产物研究与开发, 2023, 35(4): 612-621. DOI:10.16333/j.1001-6880.2023.4.008.
- [18] 丑义宣, 李柯洁, 闵琰, 等. 油莎豆的营养成分、生物活性及其应用研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2023, 14(15): 222-230. DOI:10.19812/j.cnki.jfsq11-5956/ts.2023.15.043.
- [19] 王会伟, 朱世新, 张新友, 等. 油莎豆基因组大小、倍性和系统发育分析[J]. 河南农业科学, 2023, 52(1): 34-41. DOI:10.15933/j.cnki.1004-3268.2023.01.004.
- [20] WANG L Y, JING M L, AHMAD N, et al. Tracing key molecular regulators of lipid biosynthesis in tuber development of *Cyperus esculentus* using transcriptomics and lipidomics profiling[J]. Genes, 2021, 12(10): 1492. DOI:10.3390/genes12101492.
- [21] TU J, YIN Y D, XU M M, et al. Absolute quantitative lipidomics reveals lipidome-wide alterations in aging brain[J]. Metabolomics, 2018, 14: 5. DOI:10.1007/s11306-017-1304-x.
- [22] LAM S M, TIAN H, SHUI G H. Lipidomics, en route to accurate quantitation[J]. Biochimica et Biophysica Acta. Molecular and Cell Biology of Lipids, 2017, 1862(8): 752-761. DOI:10.1016/j.bbalip.2017.02.008.
- [23] DUNN W B, BROADHURST D, BEGLEY P, et al. Procedures for large-scale metabolic profiling of serum and plasma using gas chromatography and liquid chromatography coupled to mass spectrometry[J]. Nature Protocols, 2011, 6(7): 1060-1083. DOI:10.1038/nprot.2011.335.
- [24] WANT E J, WILSON I D, GIKA H, et al. Global metabolic profiling procedures for urine using UPLC-MS[J]. Nature Protocols, 2010, 5: 1005-1018. DOI:10.1038/nprot.2010.50.
- [25] KUHL C, TAUTENHAHN R, BÖTTCHER C, et al. CAMERA: an integrated strategy for compound spectra extraction and annotation of liquid chromatography/mass spectrometry data sets[J]. Analytical Chemistry, 2012, 84(1): 283-289. DOI:10.1021/ac202450g.
- [26] SMITH C A, WANT E J, O'MAILLE G, et al. XCMS: processing mass spectrometry data for metabolite profiling using nonlinear peak alignment, matching, and identification[J]. Analytical Chemistry, 2006, 78(3): 779-787. DOI:10.1021/ac051437y.
- [27] OKAZAKI Y, NISHIZAWA T, TAKANO K, et al. Induced accumulation of glucuronosyldiacylglycerol in tomato and soybean under phosphorus deprivation[J]. Physiologia Plantarum, 2015, 155(1): 33-42. DOI:10.1111/pp1.12334.
- [28] KOBAYASHI K, JIMBO H, NAKAMURA Y, et al. Biosynthesis of phosphatidylglycerol in photosynthetic organisms[J]. Progress in Lipid Research, 2024, 93: 101266. DOI:10.1016/j.plipres.2023.101266.
- [29] HÖLZL G, DÖRMANN P. Chloroplast lipids and their biosynthesis[J]. Annual Review of Plant Biology, 2019, 70: 51-81. DOI:10.1146/annurev-arplant-050718-100202.
- [30] YANG Z L, JI H Y, LIU D T. Oil biosynthesis in underground oil-rich storage vegetative tissue: comparison of *Cyperus esculentus* tuber with oil seeds and fruits[J]. Plant & Cell Physiology, 2016, 57(12): 2519-2540. DOI:10.1093/pcp/pcw165.
- [31] MORENO-PÉREZ A J, VENEGAS-CALERÓN M, VAISTI F E, et al. Reduced expression of FatA thioesterases in *Arabidopsis* affects the oil content and fatty acid composition of the seeds[J]. Planta, 2012, 235(3): 629-639. DOI:10.1007/s00425-011-1534-5.
- [32] 田雨. 基于转录组和脂质组联合分析油莎豆三酰甘油合成机制[D]. 长春: 吉林大学, 2023: 71. DOI:10.27162/d.cnki.gjlin.2023.006584.
- [33] 邓平. 杏仁氰苷及油脂组分积累模式研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021: 139. DOI:10.27409/d.cnki.gxbnu.2021.001915.
- [34] 高昌勇. 植物营养组织油脂代谢工程[D]. 太谷: 山西农业大学, 2016: 81.
- [35] 杜艺, 张玉林, 柴旭田, 等. 油莎豆不同器官在不同发育时期的养分变化特征研究[J]. 草地学报, 2023, 31(8): 2462-2470. DOI:10.11733/j.issn.1007-0435.2023.08.024.
- [36] 高宇. 油莎豆块茎富油关键基因挖掘及其功能分析[D]. 太谷: 山西农业大学, 2023: 20. DOI:10.27285/d.cnki.gsxnu.2023.000502.
- [37] CHEN G Q, WOODFIELD H K, PAN X, et al. Acyl-trafficking during plant oil accumulation[J]. Lipids, 2015, 50(11): 1057-1068. DOI:10.1007/s11745-015-4069-x.
- [38] RYTTER D J, CORNATZER W E. Biosynthesis of liver microsomal phosphatidylcholines during the development of choline deficiency[J]. Experimental Biology and Medicine, 1970, 134(3): 630-633. DOI:10.3181/00379727-134-34849.
- [39] SHEN Q, DONG W, YANG M, et al. Lipidomic fingerprint of almonds (*Prunus dulcis* L. cv Nonpareil) using TiO₂ nanoparticle based matrix solid-phase dispersion and MALDI-TOF/MS and its potential in geographical origin verification[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61(32): 7739-7748. DOI:10.1021/jf4016448.
- [40] IQBAL J, WALSH M T, HUSSAIN M M. ATP-binding cassette transporter family C protein 10 participates in the synthesis and efflux of hexosylceramides in liver cells[J]. Nutrients, 2022, 14(20): 4401. DOI:10.3390/nu14204401.
- [41] WANG W, XIN J X, YANG X, et al. Lipid-gene regulatory network reveals coregulations of triacylglycerol with phosphatidylinositol/lysophosphatidylinositol and with hexosyl-ceramide[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids, 2019, 1864(2): 168-180. DOI:10.1016/j.bbalip.2018.11.010.
- [42] 时秋娜. 常见动植物油脂及人体脂肪的GC-MS法分析[J]. 环境化学, 2023, 42(10): 3600-3602.
- [43] 徐梦婷, 郝艳宾, 齐建勋, 等. 核桃油营养特性及其制备方法研究进展[J]. 食品工业科技, 2024, 45(8): 380-387. DOI:10.13386/j.issn1002-0306.2023050309.
- [44] 段帅, 张德建, 姚玉军, 等. 油莎豆营养价值及加工应用研究进展[J]. 食品科技, 2022, 47(7): 149-154. DOI:10.13684/j.cnki.spkj.2022.07.001.
- [45] 武逸凡. 油莎豆油提取工艺及不饱和脂肪酸富集分离研究[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2023: 2-7.