

基于蛋白质组学的不同部位牦牛肉色泽品质分析

任海佳^{1,2}, 吴海玥^{1,2}, 胡蓉^{1,2}, 闫忠心^{1,2,3*}, 项洋^{1,2}, 胡博^{1,2}, 郭娅慧^{1,2}

(1. 青海大学农牧学院, 畜牧兽医科学院, 青海西宁 810016) (2. 国家牦牛肉加工技术研发专业中心, 青海西宁 810016)
(3. 青海省牦牛工程技术研究中心, 青海西宁 810016)

摘要: 为探讨不同部位牦牛肉色泽品质差异机制, 选牦牛肩部、外脊肉和黄瓜条, 测定其亮度 (L^*)、红色度 (a^*)、黄色度 (b^*), 提取不同部位牦牛肉蛋白质并鉴定, 筛选具有差异表达量的蛋白, 采用 Pearson's 法分析差异表达蛋白相对定量值与 a^* 、 b^* 、 L^* 值的相关性, 筛选色泽相关显著性差异蛋白, 对其进行 GO 功能注释和 KEGG 通路分析。得出在 88 个表达量显著变化的蛋白中有 20 个蛋白与色泽显著相关, 起到不同程度的调控作用; 通过生物学信息分析表明, 3 个部位牦牛肉色泽品质受 26 种生物学功能影响, 主要为碳代谢的生物过程、蛋白结合等分子功能等, 且 20 个色泽相关显著差异蛋白共参与了 48 个代谢途径, 主要为新陈代谢途径、糖酵解/糖元生成、内质网中蛋白质加工、碳代谢等通路等; 通过差异蛋白 PPI 分析, 得出热休克蛋白、肌球蛋白重链、血红蛋白亚基 等是影响不同部位牦牛肉色泽品质差异的关键。不同部位牦牛肉色泽具有显著差异性, 其蛋白质差异表达对色泽品质有重要影响, 为进一步研究不同部位牦牛肉色泽相关蛋白及形成机制提供新理论数据参考。

关键词: 牦牛肉; 色泽; 不同部位; 蛋白质组学; 生物学信息

文章编号: 1673-9078(2026)3-223-232

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2026.3.1661

Analysis of the Color Quality of Different Yak Meat Parts Based on Proteomics

REN Haijia^{1,2}, WU Haiyue^{1,2}, HU Rong^{1,2}, YAN Zhongxin^{1,2,3*}, XIANG Yang^{1,2}, HU Bo^{1,2}, GUO Yahui^{1,2}

(1. College of Agriculture and Animal Husbandry, Academy of Animal Husbandry and Veterinary Sciences, Xining 810016, China) (2. National Yak Meat Processing Technology and Specialized Center, Qinghai University, Xining 810016, China)
(3. Qinghai Yak Engineering Technology Research Center, Xining 810016, China)

Abstract: To explore the underlying mechanisms affecting differences in color quality across various parts of yak meat, the chuck, short loin, and sirloin parts were selected to determine their lightness (L^*), redness (a^*), and yellowness (b^*) values. Differentially expressed proteins (DEPs) from different yak meat parts were extracted and identified. Pearson's analysis was used to examine correlations between the relative quantitative values of DEPs and a^* , b^* , and L^* values. Significant DEPs for meat color were screened and subjected to GO functional annotation and KEGG pathway analysis. Results showed that among the 88 DEPs identified, 20 were significantly correlated with meat color and exhibited different degrees of regulatory effects. Biological information analysis indicated that the color quality of different yak meat parts was affected by 26 biological functions, mainly including carbon metabolism, protein binding, and other molecular functions. Additionally, the 20 significant DEPs were involved in 48 metabolic pathways, mainly including metabolism, glycolysis/glycogenesis, protein processing in the endoplasmic reticulum,

引文格式:

任海佳, 吴海玥, 胡蓉, 等. 基于蛋白质组学的不同部位牦牛肉色泽品质分析[J]. 现代食品科技, 2026, 42(3): 223-232.

REN Haijia, WU Haiyue, HU Rong, et al. Analysis of the color quality of different yak meat parts based on proteomics [J]. Modern Food Science and Technology, 2026, 42(3): 223-232.

收稿日期: 2024-11-07; 修回日期: 2025-03-04; 接受日期: 2025-03-10

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2022YFD1602304); 青海省科技计划项目 (2023-NK-135); 青海省“昆仑英才·科技领军人才”计划项目 (2023)

作者简介: 任海佳 (1999-), 女, 硕士研究生, 研究方向: 食品加工与安全, E-mail: rhj1115@163.com

通讯作者: 闫忠心 (1987-), 男, 博士, 副研究员, 研究方向: 食品科学, E-mail: yzx990019@163.com

and carbon metabolism. PPI network analysis of the DEPs demonstrated that heat shock proteins, the myosin heavy chain, and hemoglobin subunits were key proteins that influenced variations in the color quality of different yak meat parts. This study demonstrates that yak meat color exhibits significant variability across different parts, with the differential expression of proteins exerting significant effects on color quality, thereby providing new theoretical data for further research on proteins related to the color of different yak meat parts and the mechanisms underlying their formation.

Key words: yak meat; color; different parts; proteomics; biological information

牦牛 (*Bos grunniens*) 在我国生存于青藏高原地区, 世界上 90% 以上的牦牛都产自中国^[1], 牦牛能很好地适应于高海拔、低气压的高原气候^[2], 肌肉蛋白含量高, 脂肪含量低, 且含多种氨基酸和矿物质元素, 是一种优质健康的肉类资源^[3]。我国牦牛主要分布在高海拔的青海省, 其牦牛存储量占全国总量的 38%^[4], 对带动当地经济发展有重要的推动作用。色泽是衡量肉品质的重要指标之一, 影响肉色泽的因素主要有品种、年龄、部位、饲养及外界因素^[5,6]等, 肌原纤维蛋白作为肉蛋白的主要成分, 在不同部位的组织结构中, 具有不同的肌原纤维类型, 并表现在肉的色泽方面, 从而影响部位肉色泽品质具有差异性。且肉的色泽通常由肌红蛋白、血红蛋白和一些微量有色代谢物来维持^[7], 而牦牛肉中肌红蛋白的氧化速率相较而言低于其他牛肉氧化程度。目前对牦牛肉色泽的研究认为, 牦牛肉肌红蛋白的氧化状态是决定鲜肉色泽最主要的因素, 高铁肌红蛋白还原酶对肌红蛋白氧化状态及肉色稳定性的影响最大^[3,8], 而在不同部位牦牛肉相关蛋白对色泽的影响尚未见系统的研究报道。

蛋白质组学技术可解释不同肉质性状潜在的生物学途径和分子机制, 有助于阐明肌肉品质差异的机制^[9-11], 揭示肉色变化的生物基础^[12], 其 TMT 技术是一种体外同种同位素标记的相对与绝对定量技术, 在肉色形成的研究中, 通过比较不同条件下的蛋白质表达水平, 探究肉色形成的机制以及外界因素影响肉色途径^[13], 揭示肉色变化的生物学过程。Wu 等^[14]研究贮藏期间鲁西黄牛 2 种肌肉的肌浆蛋白质, 发现几种蛋白质与肉色密切相关;

Surendranath 等^[15]研究表明, 可利用蛋白质组学技术得出肌肉蛋白质组在调控肉色中的作用机制, 其肌浆蛋白质通过可溶性蛋白和酶与肌红蛋白相互作用, 维持牛肉色泽的稳定性; Zhu 等^[16]研究 AMPK 和 HIF-1 α 之间的相互调节机制发现, 其对氧合肌红蛋白和线粒体蛋白的影响, 可以改变宰后肉中能量代谢和线粒体效率, 使得牦牛肉色泽发生变化; Frank 等^[17]采用 LC-MS/MS 蛋白质组学研究宰后牛肉, 表明可通过糖酵解等变化影响肉的 pH 和耗氧, 进一步限制肌合肌

红蛋白的氧化, 从而调控牛肉色泽。因此, 通过蛋白质组学技术, 有助于探究牦牛肉色泽相关蛋白的调控机制, 改善牦牛肉的色泽品质特征, 有利于高原畜产品的加工利用, 开发新产品带动当地经济绿色发展。

目前蛋白质组学方法已应用到肉的嫩度^[18,19]、质地^[20]和保水性^[21]等生物学信息和标志蛋白的研究, 为了解不同部位牦牛肉差异蛋白与色泽品质特性的相关性, 阐明不同部位牦牛肉色泽差异变化机制, 本研究选取 3 个不同部位的牦牛肉样品, 采用 TMT 蛋白质组学方法分析差异蛋白, 并对肉的 L^* 值、 a^* 值和 b^* 值进行测定, 通过相关性分析和表达量分析, 以及蛋白质的生物信息学分析, 探讨不同部位牦牛肉色泽的关键蛋白质及相关通路的差异机制, 为进一步研究不同部位牦牛肉色泽品质的调控机制提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

参考王可^[22]的方法, 选取青海省环湖牦牛公牛 9 头^[9], 其年龄为 (36 $\pm$ 2) 月龄, 体质量为每头 (248.6 $\pm$ 16.7) kg。宰后分别取肩肉 (Chuck, CH)、外脊肉 (Shortloin, SH)、黄瓜条 (Sirloin, SI) 各 200 g 于低温箱, 带回实验室测定; 并对上述 3 个部位宰后 60 min 内用剪刀取蛋白组样, 用磷酸盐缓冲液清洗放入液氮中, 带回实验室于 -80 $^{\circ}$ C 条件下保存备用。

ADCI 系列全自动色差计, 北京辰泰克仪器技术有限公司; LC-MS 级乙腈, Thermo 公司; LC-MS 级甲酸, Thermo 公司; Q ExactiveTM HF-X 质谱仪, Thermo 公司; Micro 17 低温离心机, Thermo 公司; C18 除盐柱, Thermo 公司; L-3000 HPLC, RIGOL 公司; Bradford 蛋白定量试剂盒, Bio-Rad 公司; ProteoMiner 蛋白质浓缩试剂盒, Bio-Rad 公司; CS55-9 冷冻干燥机, Labogene 公司; 电子天平, Sartorius 公司; 3k 超滤管, Millipore 公司; JY92-IIN 超声波细胞破碎仪, 宁波新芝公司。

1.2 不同部位牦牛肉色泽的测定

参考信金伟等^[23]和 Park 等^[24]的方法进行实验, 并略作修改。将解冻后的 CH、SH、SI 样品切开露出新

鲜切面，在空气中氧化 30 min 后，在切面上选取 3 个分布均匀的不同点，用色差仪测各点亮度 (L^*)、红度 (a^*)、黄度 (b^*)，试验重复 3 次，结果取平均值。

1.3 不同部位牦牛肉蛋白提取

将 CH、SH、SI 样品从 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱取出，参考 Kachuk 等^[25]的方法，在低温条件研磨成粉，迅速转移至液氮预冷的离心管中，保持低温状态，向离心管中加适量的蛋白裂解液 ($100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 碳酸氢铵、 $6\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 尿素、 $0.2\%(m/V)$ SDS，pH 值 8)，并振荡混匀，在冰水浴中超声 5 min 使样品充分裂解。在 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $12\text{ }000\text{ g}$ 条件离心 15 min，取上清液，加入 DTT^{red}(终浓度为 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)，于 $56\text{ }^{\circ}\text{C}$ 反应 1 h，之后加足量碘乙酰胺 (IAM)，在室温下避光反应 1 h，再加入 4 倍体积的 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 预冷丙酮，于 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下沉淀 3 h，然后在 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $12\text{ }000\text{ g}$ 下离心 15 min 收集沉淀物质。再加 1 mL 于 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下预冷的丙酮重悬并清洗沉淀，收集沉淀并风干，在 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $12\text{ }000\text{ g}$ 离心 15 min，最后加适量的蛋白溶解液 ($6\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 尿素、 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TEAB，pH 值 8.5) 溶解蛋白沉淀。使用 Bradford 蛋白定量试剂盒测定蛋白浓度，采用 $\text{wt.}\%=12\%$ SDS-PAGE 凝胶电泳对提取的蛋白质质量和浓度进行质检。

1.4 不同部位牦牛肉差异表达蛋白的鉴定

1.4.1 不同部位牦牛肉蛋白TMT标记

取不同部位牦牛肉 $120\text{ }\mu\text{g}$ 的蛋白样品，溶解在体积为 $100\text{ }\mu\text{L}$ 的蛋白溶解液中；再加 $3\text{ }\mu\text{L } 1\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 胰酶和 $500\text{ }\mu\text{L } 50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TEAB 缓冲液，在 $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下进行过夜完成酶解处理；然后加入等体积 $\varphi=1\%$ 的甲酸以酸化样品，使其混匀后在室温条件下以 $12\text{ }000\text{ g}$ 离心 5 min；取上清液缓慢通过 C18 除盐柱进行洗脱；后将样品冻干去除溶剂，使用 1 mL 清洗液 ($\varphi=0.1\%$ 甲酸、 $\varphi=4\%$ 乙腈) 连续清洗 3 次，再加入 0.4 mL 洗脱液 ($\varphi=0.1\%$ 甲酸、 $\varphi=75\%$ 乙腈) 连续洗脱 2 次。加入 $100\text{ }\mu\text{L } 0.1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ TEAB 缓冲液复溶；最后加 $41\text{ }\mu\text{L}$ 乙腈溶液的 TMT 标记试剂，并置于室温 2 h；标记后用 8 wt.% 的氨水终止 TMT 标记反应，再次进行除盐并冻干备用。

1.4.2 LC-MS/MS数据采集

参考 Niu 等^[26]的方法，配制流动相 A 液 (100% 水、 $\varphi=0.1\%$ 甲酸) 和 B 液 ($\varphi=80\%$ 乙腈、 $\varphi=0.1\%$ 甲酸)。每个馏分上清各取 $1\text{ }\mu\text{g}$ 样品进样，液质检测。使用 EASY-nLCTM 1200 纳升级 UHPLC 系统，预柱为 ($2\text{ cm}\times 75\text{ }\mu\text{m}$, $3\text{ }\mu\text{m}$)，经分析柱 ($15\text{ cm}\times 150\text{ }\mu\text{m}$,

$1.9\text{ }\mu\text{m}$)，以缓冲液 B 进行线性梯度分离，流量为 $600\text{ nL}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

使用 Q ExactiveTM HF-X 质谱仪，Nanospray FlexTM (ESI) 离子源，设定离子喷雾电压和传输管温度分别为 2.3 kV 、 $320\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，用数据依赖型采集模式，根据一级质谱的结果选择特定的离子进行二级质谱分析。优化二级质谱的离子收集，肽段碎裂碰撞能量设为 32% ，阈强度设为 8.3×10^3 ，动态排阻范围设为 20 s，生成质谱检测原始数据。

1.4.3 蛋白质鉴定和定量分析

按照 Wisniewski 等^[27]的方法，进行 3 次生物学重复样本试验，基于质谱检测得到的 *.raw 文件，进行 UniProt 数据库搜索完成蛋白质鉴定，质谱分析原始数据采用软件 Proteome Discoverer 2.2 进行查库鉴定及定量分析，使用数据库为 uniprot-bos-taurus-filtered-organism_Bo....fasta(46697 sequences)，通过 Proteome Discoverer 2.2 软件进行数据库检索，谱肽、蛋白定量，分析参数如下表 1。然后筛选出具有差异表达量的蛋白质，其差异表达倍数 (FC) ≥ 1.2 且 $P\leq 0.05$ 时，表明蛋白表达量显著上调；当 $\text{FC}\leq 0.83$ 且 $P\leq 0.05$ 时，表明蛋白表达量显著下调。

表 1 Proteome Discoverer 2.2分析参数

Table 1 Analysis parameters Proteome Discoverer 2.2	
Item	Value
Type of Quantification	Reporter Quantification(TMT 10plex)
Enzyme	Trypsin
Instrument	Thermo Q Exactive TM HFX
Max.Missed Cleavage Sites	2
Precursor Mass Tolerance	10 ppm
Fragment Mass Tolerance	0.02 Da
Dynamic Modification	Oxidation/+15.995 Da (M) and TMT 10plex/+229.163 Da (K)
N-Terminal Modification	Acetyl/+42.011 Da (N-Terminal) and TMT 10plex/+229.163 Da (N-Terminal)
Static Modification	Carbamidomethyl/+57.021 Da (C)

1.5 牦牛肉色泽相关显著差异蛋白的筛选

采用 Pearson's 法分析差异蛋白的相对表达量与 a^* 、 b^* 、 L^* 值的相关性，筛选出不同部位牦牛肉与色泽相关的显著性差异蛋白。

1.6 牦牛肉色泽相关差异表达蛋白的生物信息学分析

GO 功能注释：将鉴定到与肉色相关差异表达蛋白利用 interproscan 软件进行分析，采用 Uniprot 数据库

对差异蛋白进行功能注释。

KEGG 通路：将鉴定到的肉色相关差异表达蛋白质进行 BLAST 比对 (blastp, $\text{evalue} \leq 1\text{e-}4$)，对每条序列的 BLAST 选取 score 最高的比对结果进行注释，利用 KEGG 数据库对差异蛋白质进行代谢通路分析。

1.7 蛋白质组数据的WB验证

为了验证试验结果的可靠性，随机选择 4 个 DEPs，包括 2 个上调 DEPs，2 个下调 DEPs，根据 ZHAO 等^[11]的方法对蛋白进行定量验证。

1.8 数据处理

通过 SPSS 22.0 对不同部位牦牛肉的 L^* 、 a^* 和 b^* 值进行处理，结果用“平均值 ± 标准差”表示；用单因素 ANOVA 进行显著性分析；用 Pearson’s 法进行相关性分析；采用 Graphpad Prism 10 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同部位牦牛肉色泽品质分析

色泽是直观反映牦牛肉品质的重要指标之一，主要受色素蛋白含量、血红素铁的氧化还原状态和环境因素的影响，反映了牦牛肉在生理、生化和微生物方面发生的一系列变化^[28,29]。由表 2 可知，不同部位牦牛肉的 a^* 、 b^* 、 L^* 值存在显著性差异 ($P < 0.05$)， a^* 值反应肉红度值，CH 和 SI 的 a^* 值显著高于 SH ($P < 0.05$)，且 SI 和 CH 间差异不显著 ($P > 0.05$)； b^* 值反应肉的黄度值，值越大越倾向于黄色，CH 和 SI 的 b^* 值显著低于 SH ($P < 0.05$)； L^* 值反应肉色亮度值，其值越高亮度越大，SI 的 L^* 值显著高于 CH 和 SH ($P < 0.05$)。

王可^[22]研究不同部位青海高原型牦牛肉色差值表明，不同部位牦牛肉色差之存在显著差异，由于肌纤维类型不同造成，肉中蛋白质发生变性在一定程度上导致肌原纤维结构发生改变，当光线照射到肌肉表面时会增强光的反射率，使得肌肉 L^* 、 a^* 、 b^* 值发生变化。因此，不同部位肉的肌纤维类型在一定程度上调控肉中色泽变化，导致不同部位肉的色泽具有差异性。宋洁等^[30]研究表明，不同部位牦牛肉颜色的感官评分存在显著性差异 ($P < 0.05$)，部位因素对肉色泽中 a^* 、 b^* 值影响较大，对 L^* 值影响较小，而本研究中，SI/SH/CH 的 L^* 值间有显著性差异 ($P < 0.05$)，表明牦牛肉不同部位对 L^* 值的影响较大，可能是由于不同部位牦牛肉的肌肉中血红蛋白含量不同，会在一定程度上使肉中肌红蛋白的氧合程度发生变化^[31]，导致肉

L^* 值发生变化。综上所述，青海环湖牦牛的不同部位的 L^* 、 a^* 、 b^* 均存在显著差异性，其中 SI 部位的色泽品质相对较好。

Table 2 Color quality traits of yak meat in difference parts			
肉类	a^*	b^* 值	L^* 值
外脊肉 SH	16.61 ± 1.69^b	8.71 ± 1.01^b	43.81 ± 1.26^b
肩肉 CH	20.82 ± 1.85^a	8.66 ± 1.12^b	39.32 ± 2.51^c
黄瓜条 SI	19.50 ± 1.91^a	10.10 ± 0.98^a	46.79 ± 1.03^a

注：同列数据后的不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 蛋白质组数据质控分析

为提高分析结果质量，降低假阳性率，通过 Proteome Discoverer 2.2 软件对检索结果做了进一步过滤，选取可信度在 99% 以上的谱肽为可信 PSMs (Peptide Spectrum Matches)，只保留可信的谱肽和蛋白，并做 FDR 验证，去除 FDR 大于 1% 的肽段和蛋白，共鉴定出 379 354 个 LC-MS/MS 谱图与已知谱图相匹配，17 698 个肽和 2 088 个蛋白质 (FDR=1%)。如图 1 所示，对蛋白质组学数据进行质控分析，检测到的肽段长度主要在 6~23 之间，表明蛋白质组测序数据质量可靠性高。

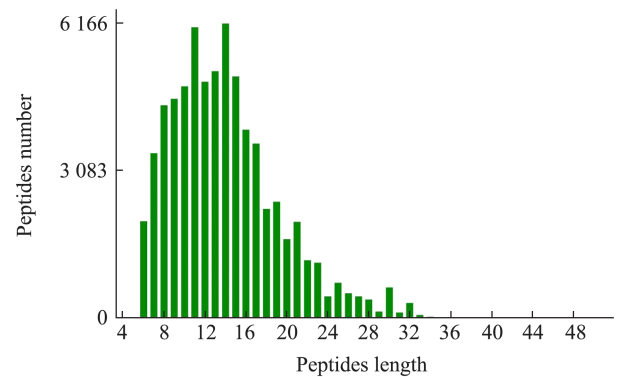


图 1 肽段长度范围分布图

Fig.1 Distribution of peptide length ranges

注：横坐标为肽段氨基酸残基数，纵坐标为该长度肽段的个数。

2.3 不同部位牦牛肉蛋白质差异表达量分析

通过蛋白提取和定量，在 UniProt 数据库搜索进行蛋白质鉴定，根据原始下机的谱图峰面积得到各样品中每个 PSM 的相对定量值，以鉴定出的 Unique 肽段中所包含所有 PSM 的定量信息，校正得到 Unique 肽段的相对定量值，然后根据每个蛋白质包含的所有 Unique 肽段的定量信息，校正得到每个蛋白的相对定量值。并通过差异表达倍数 (FC) ≥ 1.2 和 $P < 0.05$ 的

阈值，筛选出具有差异表达量的蛋白质，3个不同部位牦牛肉中，共检测出88种表达量显著上调或下调的蛋白质，如图2所示，SH/CH，SH/SI，CH/SI差异显著蛋白总数分别为34、40、23个，其中显著上调差异蛋白分别为13、28、23个，显著下调差异蛋白分别为21、12、0个。

2.4 不同部位牦牛肉蛋白质差异表达量与色泽品质相关性分析

色泽是牛肉品质的关键指标，是反应牦牛肉品质的重要特性，宰后肉通过促进蛋白质和脂质的氧化影响肉色，但由于不同部位牦牛肉中，蛋白质含量种类、蛋白酶^[32]、肌肉纤维类型^[33]等存在差异，导致牦牛肉不同部位的色泽品质发生一些列变化。采用 Pearson's 法分析这88个蛋白的相对定量值与 a^* 、 b^* 和 L^* 值的相关性，结果显示有20个蛋白与色泽品质显著相关（表3），这20个蛋白主要为热休克蛋白、肌球蛋白和蛋白激酶类。由表3可知，这20种蛋白的相对定量值在不同部位存在显著差异（ $P<0.05$ ），且相关系数绝对值越大，说明相关性越高，因此这些显著差异蛋白

可能是造成SH、CH与SI色泽品质特征差异的关键蛋白。其中，热休克蛋白通过推迟色素蛋白和肌原纤维结构的变化，可以在一定程度上延缓肌红蛋白的变性过程^[34]，在这种作用下对肉色起到一定程度的保护，从而维持肉色的稳定；而肌球蛋白为结构性蛋白，不同部位肉的肌纤维结构会存在差异性，当光线照射到肉的表面时，不同的结构蛋白会影响对光的反射、吸收和散射程度，从而决定不同部位肉的颜色^[13]。

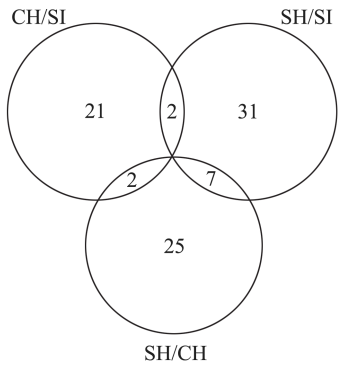


图2 牦牛肉不同部位 DEPs 韦恩图
Fig.2 Venn diagram of DEPs in different parts of yak meat

表3 显著差异蛋白与肉色泽品质的相关性分析

Table 3 Pearson's correlation between DPAs and quality traits of yak meat colour with different parts					
蛋白	描述	基因	L^*	a^*	b^*
A6QPB5	<i>PGM1</i> protein	<i>PGM1</i>	0.863*	0.906*	-0.877*
B3IVN4	<i>M1</i> -type pyruvate kinase (Fragment)	<i>PKM</i>	0.779	0.907*	0.467
D4QBB4	Globin <i>A1</i>	<i>HBB</i>	0.678	0.885*	0.213
P10790	Fatty acid-binding protein, heart	<i>FABP3</i>	0.819	0.861*	0.35
P48644	Retinal dehydrogenase 1	<i>ALDH1A1</i>	-0.338	-0.894*	-0.691
Q08DP0	Phosphoglucumutase-1	<i>PGM1</i>	-0.886*	0.850*	0.906*
Q0VBZ1	Myosin binding protein <i>H</i>	<i>MYBPH</i>	0.902*	0.636	-0.941*
Q58DW1	Fatty acid binding protein 3	<i>FABP3</i>	0.751	-0.873*	-0.487
Q8HXG6	<i>NADH</i> dehydrogenase [ubiquinone] 1 <i>alpha</i> subcomplex subunit 11	<i>NDUFA11</i>	0.801	-0.131*	0.53
A0A140T8A1	Heat shock protein <i>beta</i> -6	<i>HSPB6</i>	0.877*	0.882*	0.900*
A0A3Q1LHR1	Myosin heavy chain 15	<i>MYH15</i>	0.925*	0.912*	-0.950*
F1MZX6	Myosin heavy chain 13	<i>MYH13</i>	-0.906*	-0.853*	-0.868*
P02510	Alpha-crystallin <i>B</i> chain	<i>CRYAB</i>	0.906*	0.932*	0.934*
Q4H0Z3	Glyceraldehyde phosphate dehydrogenase (Fragment)	<i>GAPDH</i>	0.675	0.918*	0.547
A6QNJ7	<i>PGM5</i> protein	<i>PGM5</i>	0.909*	0.854*	-0.885*
E9RHW1	Heat shock 27kDa protein 1	<i>HSPB1</i>	0.942*	0.893*	0.900*
F1MR86	Four and a half <i>LIM</i> domains 1	<i>FHL1</i>	0.875*	-0.922*	0.675
F1N6Q0	<i>DnaJ</i> heat shock protein family (<i>Hsp40</i>) member <i>A4</i>	<i>DNAJA4</i>	0.858*	0.972*	-0.891*
G3MZ95	Four and a half <i>LIM</i> domains 1	<i>FHL1</i>	0.878*	0.919*	0.711
Q148H2	Myosin light chain <i>6B</i>	<i>MYL6B</i>	0.385	0.896*	-0.571

注：*表示 $P<0.05$ 。

2.5 不同部位牦牛肉色泽相关显著差异蛋白分析

由表 4 得, 20 种显著差异蛋白中, CH 部位的蛋白 D4QBB4、E9RHW1 和 F1MR86 的相对定量显著大于 SH 和 SI($P<0.05$); SI 中蛋白 P02510、A6QNJ7、E9RHW1 和 F1N6Q0 相对定量值显著小于 SH 和 CH($P<0.05$); SH 部位的蛋白 P48644 和 Q0VBZ1 相对定量值显著大于 SH 和 SI($P<0.05$), 这些蛋白相对定量值在不同牦牛肉部位存在显著差异, 可能在一定程度上导致着不同部位的牦牛肉色泽存在差异。而 A6QPB5、P10790、Q58DW1、Q8HXG6、A0A3Q1LHR1、F1MZX6、Q148H2 这 7 种蛋白是与色泽相关的显著差异蛋白, 但在三种不同部位的相对定量值间差异不显著 ($P>0.05$)。

2.6 不同部位色泽相关差异蛋白生物信息学分析

GO 注释和分类为理解牦牛肉色泽蛋白质组提供了基本信息, 利用 GO 注释对上述 20 个色泽显著相关差异蛋白从生物过程 (Biological Process, BP)、分子功能 (Molecular Function, MF)、细胞组分 (Cellular Components, CC) 3 个方面进行生物学功能分类。GO 功能富集分析表明, 如图 3 表示, SH/CH 比较组中, 显著相关差异蛋白参与的 BP 有 8 种, 分别为碳代谢、

有机物质代谢、糖分解、氧转运、转运、代谢途径、氧化还原酶活性、氧化还原; MF 分类 9 种, 分别为镁离子结合、丙酮酸激酶活性、钾离子结合、铁离子结合、氧结合、血红素结合、转运体活性、脂质结合、蛋白结合; CC 分类 1 种为血红蛋白复合体。如图 4, CH/SI 比较组中, 显著相关差异蛋白的 MF 分类 5 种, 分别为眼晶状体的结构成分、锌离子结合、钙离子结合、热休克蛋白结合、未折叠蛋白结合; BP 为 1 种碳代谢。如图 5, SH/SI 比较组中, 显著相关差异蛋白的 BP 有 3 种, 包括代谢途径、氧化还原、氧化还原过程; CC 分类只有 1 种为肌浆球蛋白聚合物; MF 分类 5 种, 分别为氧化还原酶活性、眼晶状体的结构成分、肌动活动、蛋白结合、ATP 结合。

综上表明 3 个部位牦牛肉差异蛋白质的生物学功能有一定差异, 其色泽品质受 26 种生物学功能的影响, 主要富集在蛋白结合、碳代谢功能的蛋白质, 是影响不同部位牦牛肉色泽品质差异的重要生物过程。其中富集在蛋白结合功能的为肌球蛋白结合蛋白 (Q0VBZ1、F1MZX6、A0A3Q1LHR1), 以重链形式存在于肌纤维中, 而肌纤维的组成和分布直接影响肉的色泽^[33]; 富集在碳代谢功能的为磷酸葡萄糖变位酶 (Q08DP0、A6QNJ7、A6QPB5), 通过参与葡萄糖的分解和合成, 在葡萄糖代谢过程中起到调控糖酵解和氧化磷酸化的作用^[35], 影响肉的色泽变化。

表 4 色泽相关显著差异蛋白相对定量值分析

Table 4 Analysis of relative quantitative values of color-related significantly DPAs				
显著相关差异蛋白	基因	相对定量值		
		SH	CH	SI
A6QPB5	<i>PGM1</i>	1 867.4 ± 100.0 ^a	1 528.1 ± 139.5 ^a	1 804.9 ± 346.1 ^a
B3IVN4	<i>PKM</i>	5 814.7 ± 231.2 ^a	4 498.8 ± 533.8 ^b	5 312.3 ± 796.7 ^{ab}
D4QBB4	<i>HBB</i>	12 495.2 ± 1 297.1 ^b	19 211.6 ± 738.1 ^a	15 382.3 ± 2 738.5 ^b
P10790	<i>FABP3</i>	3 296.8 ± 621.8 ^a	4 823.9 ± 612.7 ^a	3 696.1 ± 1 174.4 ^a
P48644	<i>ALDH1A1</i>	10 435.5 ± 700.2 ^a	8 543.4 ± 205.9 ^b	7 250.6 ± 1 294.0 ^b
Q08DP0	<i>PGM1</i>	30 967.7 ± 1 819.4 ^a	23 978.4 ± 2 410.9 ^b	27 731.3 ± 3 793.1 ^{ab}
Q0VBZ1	<i>MYBPH</i>	3 493.0 ± 665.0 ^a	1 847.0 ± 263.1 ^b	2 398.3 ± 535.2 ^b
Q58DW1	<i>FABP3</i>	64.6 ± 10.7 ^a	93.2 ± 13.7 ^a	66.9 ± 21.5 ^a
Q8HXG6	<i>NDUFA11</i>	450.9 ± 5.5 ^a	565.7 ± 41.4 ^a	547.4 ± 110.5 ^a
A0A140T8A1	<i>HSPB6</i>	3 031.2 ± 138.2 ^a	2 804.5 ± 327.1 ^{ab}	2 521.2 ± 100.2 ^b
A0A3Q1LHR1	<i>MYH15</i>	124.2 ± 11.0 ^a	118.2 ± 18.4 ^a	97.7 ± 6.0 ^a
F1MZX6	<i>MYH13</i>	168.5 ± 19.0 ^a	208.6 ± 54.7 ^a	228.7 ± 24.5 ^a
P02510	<i>CRYAB</i>	6 510.7 ± 440.5 ^a	7 196.3 ± 768.0 ^a	5 154.4 ± 382.2 ^b
Q4H0Z3	<i>GAPDH</i>	96.0 ± 7.3 ^a	80.5 ± 10.4 ^{ab}	77.2 ± 6.3 ^b
A6QNJ7	<i>PGM5</i>	1 261.4 ± 38.7 ^a	1 287.9 ± 59.2 ^a	1 056.2 ± 85.4 ^b
E9RHW1	<i>HSPB1</i>	14 593.5 ± 468.4 ^b	16 464.0 ± 467.8 ^a	12 923.6 ± 1 165.3 ^c
F1MR86	<i>FHL1</i>	17 761.8 ± 976.2 ^b	22 496.2 ± 2 890.7 ^a	16 278.6 ± 2 029.4 ^b
F1N6Q0	<i>DNAJA4</i>	628.6 ± 57.5 ^a	697.3 ± 38.0 ^a	528.2 ± 16.2 ^b
G3MZ95	<i>FHL1</i>	8 588.6 ± 408.4 ^{ab}	9 909.8 ± 1 079.7 ^a	7 385.9 ± 766.5 ^b
Q148H2	<i>MYL6B</i>	14 239.6 ± 6 361.5 ^a	16 110.9 ± 1 964.6 ^a	7 872.4 ± 3 253.8 ^a

注: 同行数据后不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

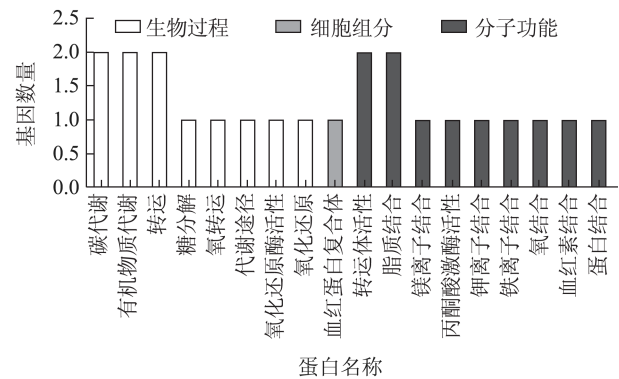


图 3 SH/CH 组 GO 功能分类图

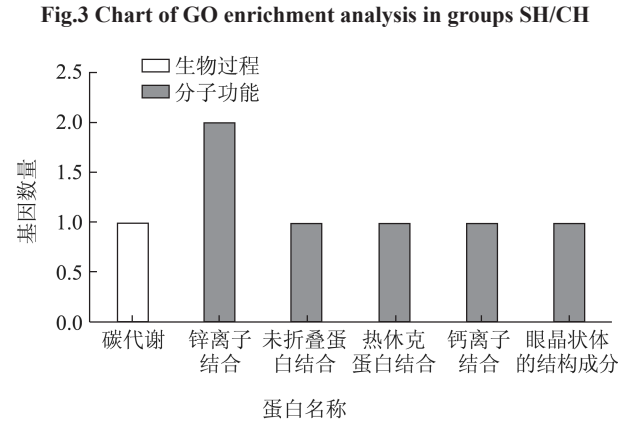


图 4 CH/SI 组 GO 功能分类图

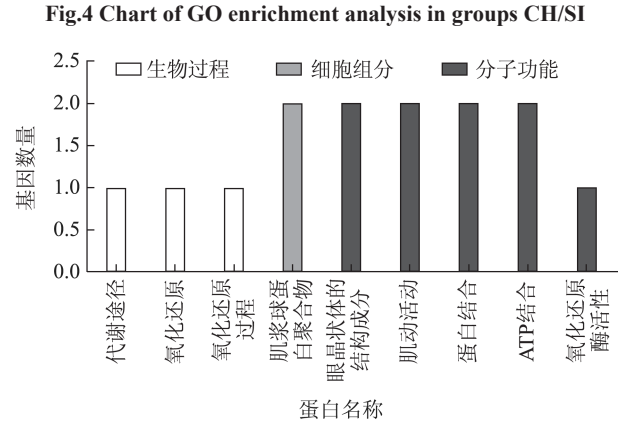


图 5 SH/SI 组 GO 功能分类图

Fig.5 Chart of GO enrichment analysis in groups SH/SI

利用KEGG数据库对蛋白质的代谢途径进行分析，KEGG 通路显著性分析以 $P<0.05$ 作为显著性富集的阈值标准。如图 6，在 CH/SI 组 KEGG 显著性富集的代谢通路有 10 个，分别为 *Jak-STAT* 信号通路、*MAPK* 信号通路、血管内皮生长因子信号通路、阿米巴病、*Epstein-Barr* 病毒感染、血管平滑肌收缩、紧密连接、催产素信号通路、内质网中的蛋白质加工、长寿调节途径；如图 7，在 SH/SI 组 KEGG 显著性富集的代谢通路有 10 个，分别为新陈代谢途径、碳代谢、紧密连接、糖酵解 / 糖元生成、氨基酸的生物合成、*HIF-1* 信号途

径、阿尔茨海默病、视黄醇代谢、内质网中的蛋白质加工、长寿调节途径；如图 8，在 SH/CH 组 KEGG 显著性富集的代谢通路有 27 个，主要有嘌呤代谢、新陈代谢途径、磷酸戊糖途径、糖酵解 / 糖酮生成、代谢途径、氨基糖和核苷酸糖代谢、半乳糖代谢、淀粉和蔗糖代谢、*PPAR* 信号通路。

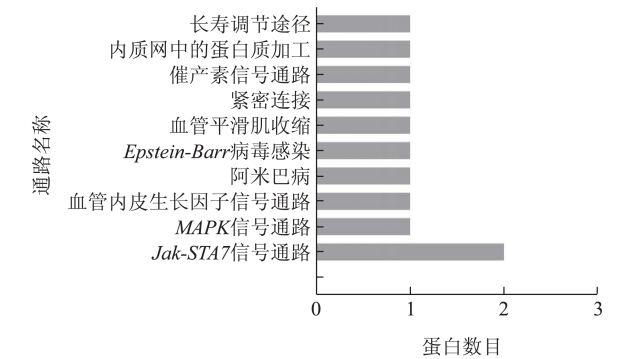


图 6 CH/SI 组 KEGG 代谢通路图

Fig.6 Chart of KEGG metabolic pathway of in groups CH/SI

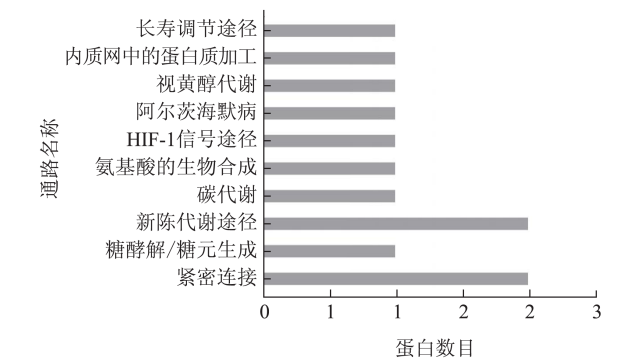


图 7 SH/SI 组 KEGG 代谢通路图

Fig.7 Chart of KEGG metabolic pathway of in groups SH/SI

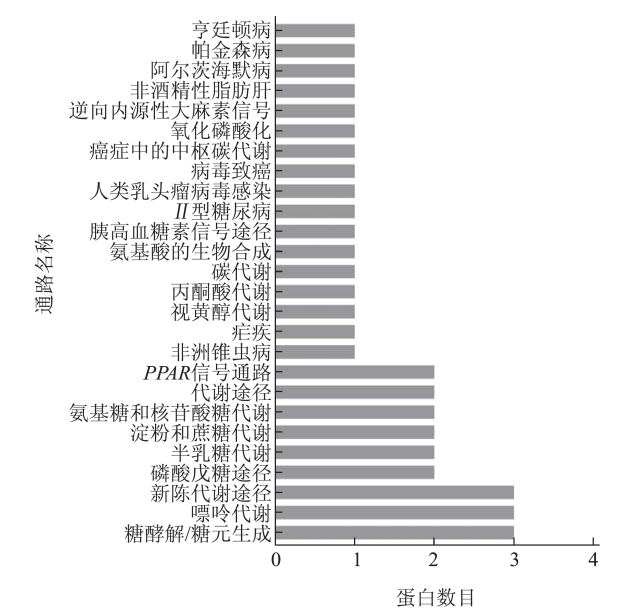


图 8 SH/CH 组 KEGG 代谢通路图

Fig.8 Chart of KEGG metabolic pathway of in groups SH/CH

20 个色泽相关显著差异蛋白共参与了 48 个代谢途径, 这些差异蛋白质具有不同的代谢通路, 对肉色泽品质有不同的影响, 其中差异表达蛋白参与最多的过程是新陈代谢途径, 以及糖酵解 / 糖元生成、内质网中的蛋白质加工、碳代谢、氨基酸生物合成等相关通路对 3 个部位牦牛肉色泽品质影响较大。李蒙^[36]研究表明, 蛋白 Q08DP0、A6QNJ7、A6QPB5 为磷酸葡萄糖变位酶, 其功能为糖酵解, 存在于磷酸化修饰的糖酵解酶类种, 与肉色相关的糖酵解发生酶磷酸化后会调控糖酵解的代谢进程, 从而改变宰后体内 pH 等的变化^[37-39], 进一步影响肉色产生变化, 因此, 可以推测不同部位肉中蛋白质有可能通过对糖酵解的调节来影响肉色泽品质。蛋白 Q0VBZ1、F1MZX6、A0A3Q1LHR1 为肌球蛋白结合蛋白, 具有蛋白结合等分子功能, 胡丽筠^[32]研究表明, 蛋白酶体及相关显著差异蛋白主要涉及肌球蛋白复合等功能, 并参与肌动蛋白、泛素蛋白连接酶结合、ATP 结合, 而蛋白酶体通过调控泛素依赖性蛋白质, 进行分解代谢过程等生物途径, 影响不同部位牦牛肉色泽品质的变化。

2.7 不同部位牦牛肉差异蛋白PPI分析

对差异分析中所产生的差异基因列表, 利用 STRING 数据库分析不同部位牦牛肉差异蛋白质间的互作关系, 建立 PPI 网络。

如图 9 CH/SI 组, 表明了 3 个蛋白质 P02510、E9RHW1 和 F1N6Q0, 是影响不同部位牦牛肉色泽差异的关键蛋白质。Kim 等^[38]研究表明, 牛肉里脊和腰条部位的颜色与肌浆蛋白中的热休克蛋白类型等相关, 同时与热休克蛋白和晶状体蛋白的丰度之间呈正相关。由于肉对光线的反射受蛋白质变性的影响^[39], 其中热休克蛋白在抗应激和肌动蛋白组织中导致肌肉中的糖原消耗, 导致不同部位肉的整体能量代谢发生变化^[40], 在一定程度上对保持肉的色泽发挥重要作用。

图 10 SH/SI 组, 表明了 4 个蛋白质 A0A3Q1LHR1、F1MZX6、P02510、A0A140T8A1 是影响 SH 和 SI 部位色泽差异的关键蛋白, 其中 P02510 蛋白可能有助于晶状体的透明度和折射率, Brigitte、Yang 等^[41,42]对不同部位牛肌肉的肌原纤维进行研究, 结果表明不同部位结构性蛋白的丰度变化, 会影响光线的吸收和散射程度, 当肌肉中的结构性蛋白发生改变时, 其肌原纤维蛋白受结构性蛋白表达量影响也发生变化, 调控差异蛋白对肌红蛋白产生变化^[13], 影响肌肉组织的微观结构, 进而影响光线在肉中的吸收和散射, 进一步改变肉的颜色。

图 11 SH/CH 组, 表明了 4 个蛋白质 Q8HXG6、

P48644、Q08DP0、D4QBB4 是影响牦牛肉不同部位色泽品质的关键蛋白, 其中 D4QBB4 (血红蛋白亚基 b) 是血清中主要氧气转运蛋白, 血红蛋白的丰度与肌肉中较高的血流量和氧化状态相关, 从而调控氧气参与肌肉中肌红蛋白氧化的数量^[42,43], 影响不同部位肉色泽的变化。Yang 等^[42]研究发现, 影响肉色稳定性因素之一的血红蛋白, 在深色肉中含量丰富, 且在氧化还原过程相关的蛋白质和糖酵解代谢中影响牛肉颜色的稳定性。

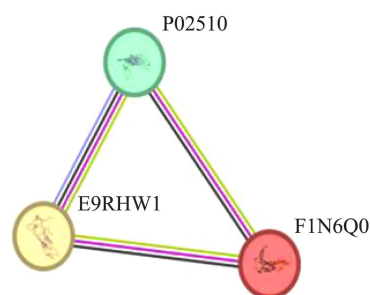


图 9 CH/SI 组差异蛋白相关作用网络图

Fig.9 Interaction network diagram of differentially expressed proteins in groups CH/SI

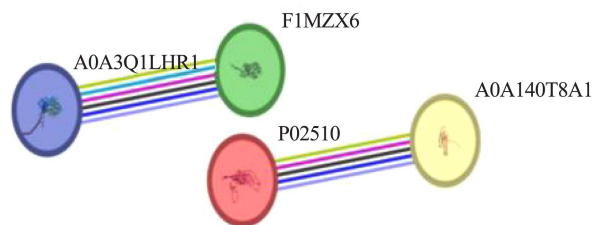


图 10 SH/SI 组差异蛋白相关作用网络图

Fig.10 Interaction network diagram of differentially expressed proteins in groups SH/SI

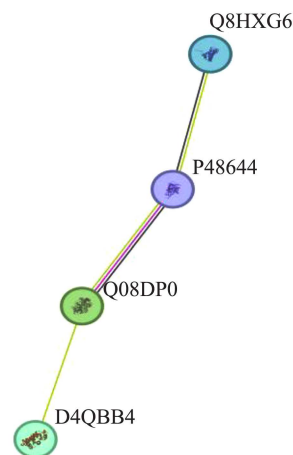


图 11 SH/CH 组差异蛋白相关作用网络图

Fig.11 Interaction network diagram of differentially expressed proteins in groups SH/CH

2.8 差异表达蛋白的WB定量验证

如图 12 所示, WB 结果与 iTRAQ 结果一致, WJR 中 Q3ZCC8 的表达水平高于 JR 和 HGT, JR 中 E9RHW1 的表达水平高于 WJR 和 HGT, HGT 中 F1MZX6、和 F6RP72 的表达水平高于 WJR 和 JR, 证实了 WB 结果的可靠性和重复性。

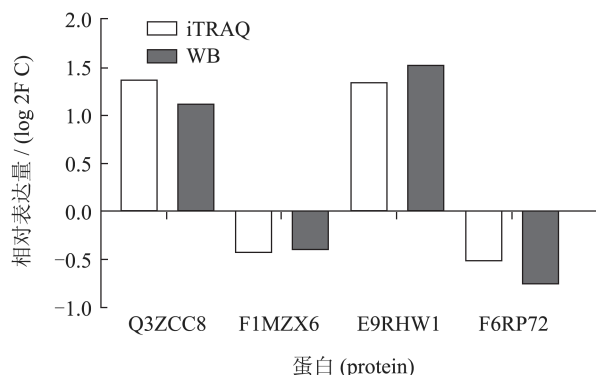


图 12 差异表达蛋白 WB (Western blot) 验证

Fig.12 Comparison of DEPs expression levels obtained by iTRAQ with WB

3 结语

采用 TMT 定量蛋白质组学方法研究不同部位牦牛肉色泽品质差异, 蛋白质组的差异表达是造成不同部位牦牛肉色泽品质差异的重要因素。3 个部位牦牛肉共有 88 个具有显著差异的上调或下调蛋白质, SH/CH、SH/SI、CH/SI 组差异显著蛋白总数分别为 34、40、23 个, 其中显著上调差异蛋白 13、28、23 个, 显著下调差异蛋白为 21、12、0 个。通过相关性分析 88 种蛋白相对定量值与 3 个部位肉的 a^* 、 b^* 、 L^* 值, 有 20 种蛋白质与色泽有显著相关性 ($P < 0.05$), 表明牦牛肉不同部位色泽品质存在差异。通过 GO 功能注释和 KEGG 富集, 表明 3 个部位的牦牛肉色泽品质受 26 种生物学功能影响, 共参与 48 个代谢途径, 主要受碳代谢、蛋白结合、眼晶状体的结构成分、锌离子结合等分子功能影响较大, 且富集在新陈代谢途径、糖酵解/糖元生成、碳代谢、内质网中的蛋白质加工等相关代谢通路中。对不同部位牦牛肉差异蛋白进行 PPI 互作分析, 发现热休克蛋白、肌球蛋白重链、血红蛋白亚基 β 等是影响不同部位牦牛肉色泽品质差异机制的关键蛋白, 这些差异蛋白在 SH、CH、SI 的差异表达量和不同代谢通路与色泽相关。不同部位牦牛肉与色泽品质相关蛋白的差异机制, 在不同部位对色泽起到不同程度的调控作用, 为进一步研究提供数据参考。

参考文献

- [1] 张越杰,王芳.我国牦牛市场与产业调查分析报告[J].中国食品工业,2021,23(6):74-79.
- [2] 闫晓晶,雷元华,谢鹏,等.牦牛肉干制品加工研究进展[J].肉类研究,2019,33(3):67-71.
- [3] 王琳琳,陈炼红,张岩.不同部位牦牛肉宰后成熟过程中肉质稳定性研究[J].食品与发酵工业,2022,48(20):29-35.
- [4] 罗益阔.青海牦牛的养殖业发展调查[J].农家参谋,2022,748(23):134-136.
- [5] ARTEAGA P A, KRELL J, GIBIS M, et al. Intrinsic and extrinsic factors affecting the color of fresh beef meat-Comprehensive review [J]. Applied Sciences, 2023, 13(7): 4382
- [6] ZHANG M H, WANG D Y, XU X L, et al. Comparative proteomic analysis of proteins associated with water holding capacity in goose muscles [J]. Food Research International, 2019, 116: 354-361.
- [7] 王金霞,魏志宝,陈雪妍,等.宰后贮藏期间氧化磷酸化调控滩羊肉色泽稳定性的机制[J].食品科学,2024,45(9):153-162.
- [8] 吴森,孙永刚.不同月龄早胜牛肉品质比较[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2021,49(10):129-135.
- [9] 李蕾蕾,黄增文,顾亚玲,等.蛋白质组学技术在动物科学中的研究进展[J].西昌学院学报(自然科学版),2023,37(1):1-5,25.
- [10] HUANG C Y, HOU C L, IJAZ M, et al. Proteomics discovery of protein biomarkers linked to meat quality traits in post-mortem muscles: Current trends and future prospects: a review [J]. Trends in Food Science & Technology, 2020, 105: 416-432.
- [11] ZHAO Y L, WANG Y M, GUO F P, et al. iTRAQ-based proteomic analysis of sperm reveals candidate proteins that affect the quality of spermatozoa from boars on plateaus [J]. Proteome Science, 2021, 19(9): 2-11.
- [12] 侯然,卢士玲,王庆玲,等.蛋白质组学在肉类研究中的应用研究进展[J].肉类研究,2018,32(11):53-57.
- [13] 梁荣蓉,许宝琛,张一敏,等.蛋白质组学在生鲜肉色泽变化机制研究中的应用[J].农业工程学报,2020,36(16):283-292.
- [14] WU W, YU Q Q, FU Y, et al. Towards muscle-specific meat color stability of Chinese Luxi yellow cattle:a proteomic insight into post-mortem storage [J]. Journal of Proteomics, 2016, 147: 108-118.
- [15] SURENDRANATH S P, WANG Y F, MOHAMMED G, et al. Proteomic approaches to characterize biochemistry of fresh beef color [J]. Journal of Proteomics, 2023, 281: 104893.
- [16] ZHU X J, YANG C, WANG L L, et al. Feedback regulation between AMPK and HIF-1 α contributes to color stability via energy metabolism and mitochondrial efficiency regulation of yak meat [J]. LWT-Food Science and Technology, 2024, 199: 116031.
- [17] FRANK K, STEVEN D H, JANET R, et al. Changes in glycolytic and mitochondrial protein profiles regulates postmortem muscle acidification and oxygen consumption in dark-cutting beef [J]. Journal of Proteomics,2021, 232: 104016.
- [18] MARIA P L, MARIA. J L, LILIANA L S D, et al. Quantitative proteomic analysis of beef tenderness of *Piemontese* young bulls by SWATH-MS [J]. Food Chemistry, 2021, 356: 129711.
- [19] MALHEIROS J.M, ENRIQUEZ V C.E, BRAGA C.P, et al.

- Application of proteomic to investigate the different degrees of meat tenderness in *Nellore* breed [J]. *Journal of Proteomics*, 2021, 248: 104331.
- [20] SCAPOL R S, BALDASSINI W A, GAGAOUA M, et al. Muscle proteome of crossbred cattle that received vitamin A at birth: impacts on meat quality traits [J]. *Livestock Science*, 2023, 275: 105316.
- [21] ZHANG M, WANG D, XU X, et al. Comparative proteomic analysis of proteins associated with water holding capacity in goose muscles [J]. *Food Research International*, 2019, 116: 354-361.
- [22] 王可.不同部位青海高原型牦牛肉加工特性与加工适宜性研究[D].郑州:河南农业大学,2020.
- [23] 信金伟,张成福,姬秋梅,等.江达牦牛产肉性能及肉品质分析研究[J].黑龙江畜牧兽医,2017,19:228-232.
- [24] PARK K M, PRAMOD A B, KIM J H, et al. Molecular and biological factors affecting skeletal muscle cells after slaughtering and their impact on meat quality:a mini review [J]. *Journal of Muscle Foods*, 2010, 21(2): 280-307.
- [25] KACHUK C, STEPHEN K, DOUCETTE A. Comparison of *sodium dodecyl sulfate* depletion techniques for proteome analysis by mass spectrometry [J]. *Journal of Chromatography A*, 2015, 1418: 158-166.
- [26] NIU L J, ZHANG H, WU Z K, et al. Modified *TCA/acetone* precipitation of plant proteins for proteomic analysis [J]. *PLoS One*, 2018, 13(12): e0202238.
- [27] WISNIEWSKI J R, ZOUGMAN A, NAGARAJ N, et al. Universal sample preparation method for proteome analysis [J]. *Nature Methods*, 2009, 6(5): 359-362.
- [28] XUE Y B, FENG Y, ANG R, et al. *Myosin heavy chain isoform* expression and meat quality characteristics of different muscles in yak (*Bos grunniens*) [J]. *Meat Science*, 2024, 209: 109414.
- [29] XIN P C, YI S X, LEI C, et al. Quantitative proteomic analysis of cattle-yak and yak longissimus thoracis provides insights into the differential mechanisms of meat quality [J]. *Food Research International*, 2023, 173(P1): 113253.
- [30] 宋洁,余群力,金现龙,等.甘南牦牛肉肉质特性与食用品质相关性分析[J].食品科学,2016,37(17):52-56.
- [31] 姚喜喜,王伟,徐成体,等.放牧与舍饲对大通牦牛生长性能、瘤胃发酵参数、屠宰性能及肉品质的影响[J].动物营养学报,2022, 34(6):3768-3776.
- [32] 胡丽筠.秦川牛宰后肉品质变化对蛋白酶体活性的响应机理[D].银川:宁夏大学,2023.
- [33] 丰永红.肌纤维类型影响牛肉成熟过程中蛋白降解的机制研究[D].北京:中国农业科学院,2020.
- [34] GAGAOUA M, TERLOUW E M C, MICOL D, et al. Understanding early post-mortem biochemical processes underlying meat color and pH decline in the Longissimus thoracis muscle of Young Blond d'Aquitaine Bulls using protein biomarkers [J]. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 2015, 63(30): 6799-6809.
- [35] 王金霞.滩羊宰后贮藏期间色泽稳定性对氧化磷酸化的响应[D].银川:宁夏大学,2023.
- [36] 李蒙.蛋白质磷酸化调控肉色稳定性的作用机制[D].北京:中国农业科学院,2017.
- [37] 朱向巍,吕浩迪,郑增拓,等.宰后成熟期驼肉糖酵解潜力及磷酸化蛋白质组学研究[J/OL].食品与发酵工业,1-11[2024-11-26].
- [38] KIM G D, LEE S Y, JUNG E Y, et al. Quantitative changes in peptides derived from proteins in beef tenderloin (psoas major muscle) and striploin (longissimus lumborum muscle) during cold storage [J]. *Food Chemistry*, 2021, 338(PP): 128029.
- [39] RUI J L, XUE L N, JIN P Y, et al. *DnaJA4* is involved in responses to *hyperthermia* by regulating the expression of *F-actin* in *HaCaT* cells. [J]. *Chinese Medical Journal*, 2020, 134(4): 456-462.
- [40] 马桢,闫向民.蛋白质组学技术在牛肉品质研究的应用[J].中国牛业科学,2023,49(3):87-90.
- [41] BRIGITTE P, ARNAUD C, SEBASTIEN C, et al. Relationships between the abundance of 29 proteins and several meat or carcass quality traits in two bovine muscles revealed by a combination of univariate and multivariate analyses [J]. *Journal of Proteomics*, 2022, 273: 104792.
- [42] YANG B, XUE J L. Application of proteomics to understand the molecular mechanisms determining meat quality of beef muscles during postmortem aging [J]. *PLoS One*, 2021, 16(3): e0246955.
- [43] 杨海焱,陈宏.牛肉品质蛋白质组学研究进展[J].中国牛业科学, 2021,47(3):52.