

脂肪口感形成机制及其影响因素

王敏^{1,2}, 袁玥¹, 杨会心^{1,3}, 王子依¹, 蒋泽祯^{1,3}, 韩天龙^{1,3*}, 刘登勇^{2*}

(¹渤海大学食品科学与工程学院 辽宁锦州 121013

²辽宁省肉类食品专业技术创新中心 辽宁锦州 121013

³辽宁喀左山猪科技小院 辽宁朝阳 122305)

摘要 富含脂肪的食品因独特的口感和风味而被众多消费者喜爱。对高脂饮食感知机制的研究表明,除味觉外,嗅觉和口腔触觉也参与脂肪的口腔感知。目前研究证明:长链脂肪酸(LCFAs)与舌味蕾脂肪酸受体(如 CD36 和 GPR120 等)结合可产生脂肪感,并涉及 Ca²⁺信号传导,最终被大脑识别并感知。本文主要总结近年来对“脂肪味”味觉感知机制的研究,重点阐述与脂肪味觉感知相关的受体及其作用和影响因素,探讨嗅觉和口腔触觉对脂肪口感形成的贡献以及唾液的理化性质、唾液中激素和酶、体质指数(BMI)、食品表现等对脂肪口感形成的影响,旨在阐明脂肪口感形成机理和影响因素,为脂肪感知相关研究提供思路,为脂肪替代食品的开发与应用提供理论支持。

关键词 脂肪味; 油脂感; 感官生理; 影响机制

文章编号 1009-7848(2025)02-0507-12 **DOI:** 10.16429/j.1009-7848.2025.02.044

高脂肪食品的过度摄入与肥胖、心血管疾病、癌症、糖尿病等疾病密切相关;虽然现代人们更追求低脂的健康饮食,但是高脂肪产品因具有愉悦的口感而对消费者具有强大的吸引力^[1-2]。研究“脂肪味”的感知机制对寻找脂肪味替代产品具有重要意义。脂肪口感形成是一种复杂的生理生化现象,涉及各种感官模式,包括对质地、香气和滋味的感知^[1]。近年来在动物模型味觉乳头的味蕾细胞中发现了长链脂肪酸受体,从而提出脂肪的味觉感知^[3]的论述。延迟整流钾通道(Delayed rectifying K⁺, DRK)、G 蛋白偶联受体(G protein-coupled receptors, GPRs)以及白细胞分化抗原 36(Cluster of differentiation 36, CD36),都作为脂肪感知的主要受体被逐渐证实^[3]。本文总结现阶段味觉、嗅觉和口腔触觉感知对脂肪口感形成的贡献,产生机制以及影响因素,旨在为低脂食品及脂肪替代食品开发和口感复原提供思路。

1 “脂肪味”概述

1.1 “脂肪味”感知途径

脂肪由 1 分子甘油和 3 分子脂肪酸构成,而脂肪能产生脂肪香气是由脂肪酸决定的^[1]。研究证明了人类至少有 2 种脂肪感受机制:一种是对各种链长的脂肪酸进行广泛检测时,在高浓度时引发“刺痒”的感觉;另一种是对长链脂肪酸进行特别调整并高度敏感地将其检测为“脂肪感”^[3]。研究发现,人们对不同脂肪酸的敏感性不同,如对亚油酸的敏感性高于油酸;而油酸、亚油酸、亚麻酸和花生四烯酸在较低浓度时有“脂肪”感觉,在较高浓度下会有“刺痒”感觉,而月桂酸和癸酸只有“刺痒”感觉^[4-5]。

有学者认为“脂肪味”是一种味觉,脂肪摄入口腔后,会被水解成小分子脂肪酸,与舌表面味觉细胞的化学感受受体结合,通过 DRK、GPRs 或 CD36 等途径而被感知^[6]。现研究证明,“脂肪味”是通过味觉、触觉和嗅觉协同作用而被感知的^[3]。在众多“脂肪味”的描述词中,“油性的”“顺滑的”“多脂的”等描绘词被经常使用,如法式调味色拉中的脂肪浸泡和流动的感觉被定义为“油性的”,而反映腊肉中脂肪渗出的感觉被定义为“脂性的”,脂肪含量高却未渗出的感觉,如猪油、牛羊脂则被定义为“多脂的”^[1]。还有消费者因为食物过于顺滑而高估食品中的脂肪含量,这表明在进食过程中触

收稿日期: 2024-02-14

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

第一作者: 王敏,女,博士,副教授

通信作者: 韩天龙 E-mail: hantian212@163.com

刘登勇 E-mail: jz_dyliu@126.com

觉体验对脂肪的感知极其重要^[1]。对于脂肪的嗅觉感知,一些游离脂肪酸因具有挥发性,可以通过其香气被感知到^[6]。

由于食物的状态不同,人们对食物“脂肪味”的感知也存在差异。对于液体食物的“脂肪味”感知相对容易。例如,人们可通过牛奶中挥发成分不同来感知其中的“脂肪味”,并且可以根据气味区分巴氏杀菌牛奶中不同的脂肪含量^[7]。然而,固体脂质食品因其在口腔中需要融化,所以固体食品的脂肪感知更为复杂^[7]。

1.2 “脂肪味”的判定

要使“脂肪味”被认定为一种味道需要有脂肪酸的刺激,并有受体识别刺激物使化学信号转化为电信号^[8]。游离脂肪酸由口腔中的脂肪酶分解脂肪所产生,不同长度的游离脂肪酸可以作为信号分子,并诱导脂肪感觉^[8-9]。研究发现,油酸、亚油酸和亚麻酸能引起使脂肪分解的胰腺酶短暂升高,而辛酸、短链脂肪酸不能引起该反应,推测脂肪酸链长可能与“脂肪味”呈味贡献相关^[10]。游离脂肪酸的口感检测与脂肪酸饱和度无关,即使游离脂肪酸在食品中含量很低,人类在口腔中也可以识别出“脂肪味”^[11]。当脂肪酸浓度高到超过特定阈值时,通常味道令人不快,这可能会让人产生油腻感^[12]。研究表明 CD36 和 GPRs 是味蕾细胞上最可

能的脂肪酸候选受体,同时也涉及多种味觉转导机制^[8]。

2 脂肪口感形成的味觉感知

2.1 脂肪味觉的感知途径

舌味觉感受体可以识别口中食物的非挥发性化学物质,将味觉信号传递到大脑从而完成味觉感知^[8,13]。舌面分布4种不同类型的乳头:丝状乳头、菌状乳头、叶状乳头和环状乳头^[10]。脂肪酸可以被舌头以及上颚的菌状乳头上的味蕾细胞识别^[5]。味蕾主要定位于舌上皮存在于菌状、叶状和环状乳头中,呈现不同的空间分布^[8]如图1a所示。

在味蕾中包含着50~150个味蕾细胞,根据细胞形态分为I型细胞(暗细胞)、II型细胞(亮细胞)、III型细胞(中间细胞)和IV型细胞(基细胞)4种类型,如图1b所示^[5],其中识别脂肪味的味蕾细胞大多数为II型细胞。所有类型的味蕾细胞都是通过一个复杂的神经递质通讯网络联系在一起的,包括II型细胞产生的三磷酸腺苷(ATP)和乙酰胆碱以及III型细胞释放的5-羟色胺(5-HT)和去甲肾上腺素(NE)等,都是主要参与者^[8],如图1c所示。

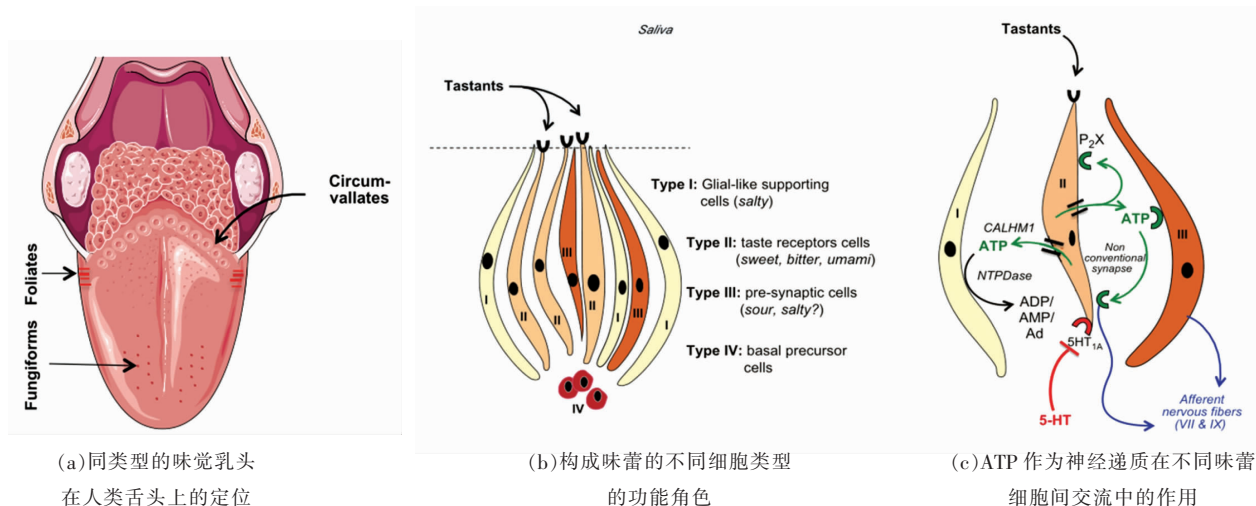


图1 舌头上的味觉乳头和味蕾的主要细胞和功能^[8]

Fig.1 Localization of taste nipples of the same type on the human tongue^[8]

在味蕾细胞中游离脂肪酸与 CD36 和 GPR120 结合,触发了 α -味觉素(α -Gustducin)的

信号级联反应,激活 Ca^{2+} 依赖性磷脂酶(PLC)。PLC 裂解磷脂酰肌醇 4,5-二磷酸酯(PIP2);二酰基甘

油(DAG)可以磷酸化蛋白激酶 C(PKC)帮助激活细胞外信号调节激酶(ERK)途径^[14]。肌醇(1,4,5)-三磷酸(IP₃)离开细胞膜,与内质网膜上钙离子通道结合;从而打开了 IP₃ 通道,并释放 Ca²⁺到细胞质中,增加的 Ca²⁺触发了细胞膜去极化。Ca²⁺门控钠通道(TRPM5)打开,允许 Na⁺进入细胞。与此同时,DRK 通路关闭,阻止钾离子外流^[14]。基质相互作用分子 1(STIM1)激活钙释放激活钙通道(Orai1),使钙离子流入细胞。随后打开的钙稳态

调节剂 1(CALHM1)通道允许额外的钙流入细胞。增加 Ca²⁺浓度和 CD36 诱导的 Fyn/Src 激酶激活,有助于 ERK1/2 通路的磷酸化^[14],进而激活了环磷酸腺苷(cAMP)信号通路,从而促进细胞调节因子的转录。整个细胞的去极化导致 5-HT 和 ATP 的释放,并与其受体结合,ATP 与嘌呤能 P2X2 和 P2X3 受体结合,引起神经元的兴奋,进一步将脂肪化学感觉信号传递给大脑^[14]如图 2(①~⑥)所示。

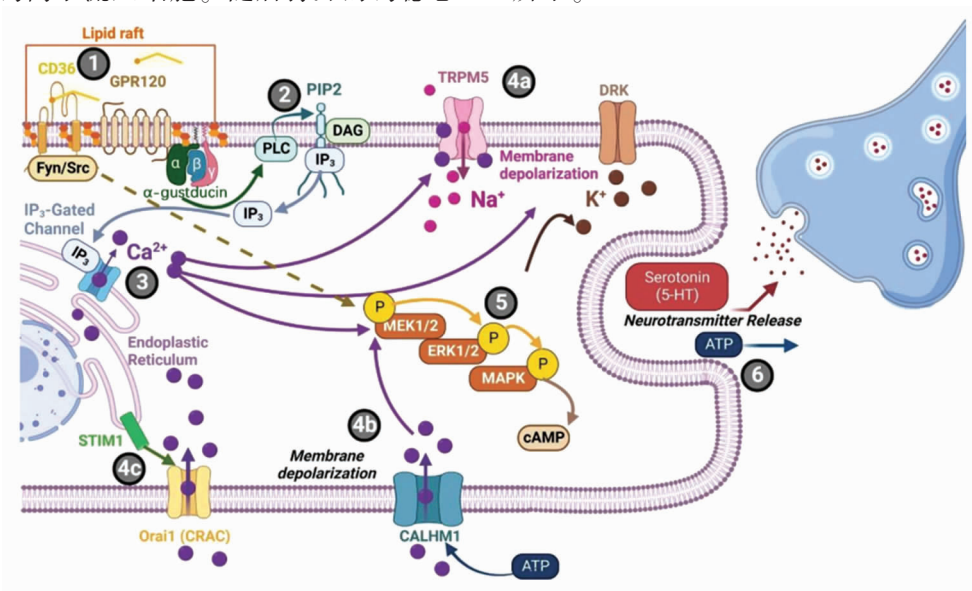


图 2 味蕾细胞中的脂质信号传导^[14]

Fig.2 Lipid transduction signaling in taste bud cells^[14]

2.2 与脂肪感知有关的味觉感知受体

脂肪酸可与味觉细胞膜上的许多蛋白质受体结合,包括 CD36 和 GPRs^[15]。脂肪酸进入味觉细胞内的假定受体包括:CD36、GPR40、GPR41、GPR43、GPR120 和 DRK;受体引起细胞内 Ca²⁺的释放,进而激活大脑中相关的神经递质和激素释放^[13]。味觉传入通路汇聚于孤束核,并支配多个脑区^[16]。脂肪的味觉感知与味觉皮层、丘脑、下丘脑、杏仁核、纹状体、腹侧被盖区和海马的激活有关^[16]。口腔脂肪敏感性与高脂肪饮食后下丘脑、海马和杏仁核之间的功能连通性呈正相关关系。脂肪味觉受体的表达部位以及功能如表 1 所示。

2.2.1 DRK 可以检测脂肪感觉 DRK 与多种味觉刺激的转导途径有关。研究发现,多不饱和脂肪酸减缓了叶状乳头和环状乳头味觉细胞上的 DRK 极化,因此在味蕾细胞中可以检测脂肪感觉^[13]。

DRK 在 3 个亚家族中至少有 9 种不同的同工异构体,3 种亚型(KCNA、KCNB 和 KCNC)由真菌状乳头表达,KCNA 亚型通道对长链脂肪酸敏感^[13]。Hichami 等^[13]发现,CD36 和 GPR120 在乳突的顶端区域表达,而 DRK 则位于基底外侧区,可能作用于脂肪味觉受体激活的下游。

2.2.2 CD36 与长链脂肪酸感知及味觉敏感性相关 CD36 对长链脂肪酸有高亲和力,存在于舌等多种组织中^[2]。Galindo 等^[27]研究发现,与野生型小鼠相比,CD36 敲除小鼠虽然对亚油酸的感知有缺陷,但对其它味觉刺激的敏感性保持不变,表明 CD36 与亚油酸的感知有关。CD36 通过膜转运长链脂肪酸以激活细胞信号级联反应。CD36 被脂肪酸激活,发生一系列的转导,使神经递质释放^[8]。Keast 等^[28]发现高脂肪饮食降低了肥胖大鼠中 CD36 的表达,CD36 与脂肪味觉敏感度显著相关,

表1 脂肪味觉细胞受体的分布及功能

Table 1 Existence and function of fat taste cell receptors

味觉受体	活跃部位	与脂肪感知相关功能	文献
DRK	真菌状乳头、电活性细胞中	细胞活性变化后起到复极作用;与甜味和酸味的化学感觉有关;膳食脂肪的化学感觉识别	[13],[17]
CD36	味蕾细胞及身体多种组织	将脂肪酸分子带到实际受体;介导肠道脂肪酸检测的信号通路	[6],[13],[18],[19]
GPR120	肠上皮细胞、味蕾 II 型细胞	ω -3-脂肪酸、 α -亚麻酸等的功能受体;参与脂肪细胞分化,调节各种生理过程,包括肠道激素分泌、胰岛功能、食物偏好、破骨细胞生成、抗炎、脂肪生成和食欲控制	[15],[18],[20],[21]
GPR40	味蕾细胞、胰岛细胞	控制脂肪摄入;参与胰岛素释放	[20],[22]
GPR41	肠细胞、脂肪组织和多形核白细胞(PMN)中表达	促进脂肪合成	[23],[24]
GPR43	肠上皮细胞、PMN 中表达	影响脂肪细胞脂解活性;清除病原体	[23],[24]
GPR84	骨髓、脾 T 细胞和 B 细胞、肺和外周血白细胞	与高脂肪饮食有关	[24],[25]
GPR113	味蕾细胞	与高脂肪饮食有关	[13],[26]

表明 CD36 在调节能量摄入方面发挥了作用。CD36 也可能与脂肪诱导饱腹感的产生有关,并有助于某种 CD36 配体的脂质识别,从而引发脂肪味觉厌恶反应^[8]。到目前为止,在啮齿类动物脂肪味觉感知的味觉受体中,只有 CD36 在人类身上进行了研究。试验人员用 CD36 特异性抗体在人类叶状乳头中进行定位,与在啮齿动物中获得的结论一致^[27]。根据上述研究证明,CD36 与长链脂肪酸感知及味觉敏感性有关,并可以诱导产生饱腹感引发脂肪味觉厌恶反应。

CD36 还是脂肪酸进入心脏和骨骼肌的主要受体^[16]。CD36 mRNA 表达发生在环膜乳头和十二指肠肠上皮细胞上,在 2 个不同区域的长链脂肪酸会发生互补感应^[6]。添加 CD36 的脂肪酸口腔刺激可以增加胰腺分泌物,为肠道脂质消化做好准备^[29]。

2.2.3 GPR120 与其它味觉受体协同调节脂肪味觉敏感性 GPR120 由游离脂肪酸激活,在味蕾中表达,主要在舌 II 型细胞中活跃^[18,20]。GPR120 最初被证明是必需脂肪酸 α -亚麻酸的功能受体,并在充当 ω -3-脂肪酸的传感器和转运器方面处于良好位置,而仅在高浓度脂肪酸下被激活^[13,18]。与野生型小鼠相比,敲除 GPR120 和 GPCR40 的小鼠对亚油酸的摄食偏好减弱,表明 GPR120 与

GPR40 在脂肪酸的味觉感知中起到一定作用^[30]。给 GPR120 缺陷小鼠喂食高脂食物时,它们会出现肥胖和代谢综合征等,表明 GPR120 在机体能量摄入调节中发挥作用^[30]。研究发现,虽然 GPR120 在脂肪化学感觉中发挥作用,但对于脂肪味觉感知并不是必需的,而是 GPR120 与其它味觉受体协同调节脂肪味觉敏感性^[14]。

2.2.4 GPR40 与长链脂肪酸感知相关 GPR40 主要在舌根处活跃,存在于小鼠的 I 型味觉细胞中,而在小鼠的味觉乳头中没有被发现^[21,27]。GPR40 被中链脂肪酸和长链脂肪酸激活,当食用不饱和长链脂肪酸亚油酸时,它的激活更加明显^[27]。

2.2.5 GPR41 和 GPR43 在控制饮食和能量代谢方面发挥作用 GPR41 和 GPR43 是同源的,在人类和小鼠的单个染色体位点上串联编码,并对短链脂肪酸(SCFAs)具有选择性^[26]。GPR43 可以检测识别短链挥发性脂肪酸,这类脂肪酸可能来自含碳水化合物的食物的厌氧发酵,可能是食物变质的信号^[26]。小鼠脂肪细胞中 GPR41 的激活能刺激瘦素的表达,从而能抑制食欲和促进能量代谢^[31]。此外,GPR41 和 GPR43 的激活增加了细胞内 Ca^{2+} 浓度,进一步激活钙调蛋白依赖性蛋白激酶 II,并

能磷酸化脂质代谢基因的转录因子^[31]。因此,GPR41和 GPR43 在控制饮食和能量代谢方面发挥作用,可以与其它受体协同调节脂肪感知。

2.2.6 GPR84 作为中链脂肪酸的味觉受体发挥作用 研究人员在小鼠的真菌状乳头中发现了广泛的 *GPR84* mRNA, 并且诱导表达 GPR84 的细胞对 5 种不同的中链脂肪酸(包括癸酸和月桂酸)产生反应,显示出细胞内 Ca^{2+} 浓度的增加^[25]。此外,GPR84 缺陷小鼠对中链脂肪酸刺激细胞内 Ca^{2+} 升高和膜去极化的反应能力显著降低,同时也表现出在丁酸刺激下鼓膜索神经活动的丧失;而在 GPR84 缺失的情况下,神经对其它味觉反应却保持完整^[14]。这些结果表明,GPR84 可以在口腔作为中链脂肪酸的味觉受体,而是否参与脂肪感知需要进一步研究。

2.2.7 GPR113 可影响脂肪感知 GPR113 是一种特异性表达于味蕾的孤儿受体 B 类 GPRs^[26]。GPR113 是大豆油和玉米油等膳食油以及亚油酸和油酸等脂肪酸的正常味觉感知所必需的。研究发现,GPR113 敲除小鼠在行为范式中表现出对脂肪刺激的反应受损,表明 GPR113 可影响脂肪感知^[13]。

2.2.8 嘌呤受体可以协助脂肪感知 嘌呤受体是与脂肪感知有关的受体家族。ATP 作为一种能量来源,也可作为信号分子将信息从味蕾受体细胞传递给传入神经元。嗜电性嘌呤受体 P2X2 和 P2X3 与 ATP 结合,在真菌状乳头的味觉神经纤维中表达^[14]。研究证明,P2X2/P2X3 双敲除小鼠对脂肪溶液表现出明显的偏好缺陷,并在接触脂肪之后,小鼠对脂肪的非味道特性(质地和气味)产生了强烈的偏好^[14]。综上表明,嘌呤受体在脂肪感知过程中也发挥着重要作用。

3 脂肪口感形成的嗅觉影响

味觉和嗅觉都有助于脂肪口感的形成,这使大多数人不易分辨出味觉和嗅觉的感知结果。脂肪分子对味蕾和嗅觉受体化学感受器细胞的共同刺激由中枢神经系统处理,从而产生口腔感知^[3]。味觉和嗅觉的感知作用之间存在相互影响。例如,呼吸道感染后由嗅觉组织炎症引起的嗅觉损伤通常被报道为味觉丧失^[3]。反过来,食物味道有助于

与嗅觉相关的愉悦品质发生。嗅觉涉及小的疏水性挥发性分子与鼻神经上皮受体的结合,产生一系列神经反应,将信息传递到大脑中^[7]。小脑和嗅球的神经元活动有助于嗅觉相关的脂肪检测^[16]。研究表明,即使是在复杂的食物基质中,机体也可以仅仅通过嗅觉来检测、区分和识别脂肪及其成分^[32]。食物脂肪含量可以根据食物基质及其气味的物理化学性质感知^[32]。许多挥发性化合物被描述为具有脂肪气味,这些化合物包括酯类、醛类、酮类和醇类等,具有不同的分子质量和疏水性^[3]。嗅觉上皮排列在鼻腔内,由嗅觉感受器细胞、基底细胞和支持细胞组成^[14]如图 3 所示。从口腔进入的食物也可以引起嗅觉感知,所以嗅觉可以分为正鼻嗅觉和鼻后嗅觉^[14]。

3.1 正鼻嗅觉

正鼻嗅觉是指直接通过鼻孔吸入携带芳香化合物的气体,并接触嗅觉受体,完成一系列嗅觉反应。越来越多的研究证明了嗅觉在脂肪感知中的重要性,发现机体能够准确检测和区分挥发性脂肪酸^[5]。实验证明,失去嗅觉的小鼠对长链脂肪酸的偏好和敏感性就会丧失^[33],表明嗅觉会影响“脂肪味”的识别和敏感性。研究发现,人可以靠嗅觉分辨出牛奶中的脂肪含量,牛奶中常见的许多关键香气是由乳脂中存在的短链和中链脂肪酸产生的,而人类是否能识别短链和中链脂肪酸浓度还有待研究^[34]。

3.2 鼻后嗅觉

鼻后嗅觉是指通过口咽和鼻咽将携带芳香化合物的气体从口腔吸入鼻腔后产生的嗅觉反应^[35]。研究发现,鼻后信号的存在增强了对乳制品混合物中脂肪的感知,屏蔽鼻后信号增加了白干酪中脂肪含量的检测和差异阈值,降低了香草蛋奶沙司中奶油和脂肪的口腔感知,并影响了酸奶油中奶油的感知^[32]。有研究证明,不使用鼻夹的情况下评估脂肪含量不同的白干酪时,脂肪检测和识别阈值会降低^[35]。研究者观察到去除鼻后线索会降低对亚油酸的感知强度,同时气味的缺失会降低脂肪的口感^[32,36]。以上研究表明,可以仅依靠于鼻后嗅觉来辨别食物脂肪含量。

3.3 嗅觉受体在脂肪感知中的作用

3.3.1 CD36 在脂肪嗅觉感知中的作用 CD36 在

其它纹理食物成分的影响^[23]。对于液体乳制品,脂肪被包含在乳化球中,口腔对脂肪的感知表现为刺激厚度、平滑度或奶油度等属性^[39]。

4.3 口腔理化因素对脂肪感知的贡献

有研究测试了舌面温度对口腔触觉敏感性的影响,并讨论了物理(热水/冷水)和化学刺激(辣椒素)都不能影响口腔触觉敏感性^[40]。通过字母识别测试,发现口腔触觉灵敏度似乎与舌头感知强度无关,口腔触觉敏感性与咀嚼模式和咀嚼循环总数等咀嚼行为显著相关^[40]。

4.4 影响口腔触觉的其它因素

研究发现,与年轻人相比,老年人的口腔触觉感知下降^[40],表明感觉受体系统衰老和神经系统效率降低,会导致感官功能的下降。不仅衰老会导致感官功能下降,研究显示,女性的触觉感知比男性更敏感,阈值更低^[40]。在口腔流变谱上,涩味和脂肪似乎可以相互对立^[41]。当葡萄酒或茶等涩味溶液和脂肪交替刺激时,可以减少因食用高脂肪食物而引起的口腔脂肪感^[41]。因此,口腔中脂肪和涩味的感觉很大程度上均受触觉影响。

5 脂肪味觉感知的影响因素

5.1 唾液对脂肪感知的影响

唾液是味觉感知的生物标志物,可以更好地理解脂肪感知、脂肪摄入和脂质代谢相关疾病之间的关系^[42-43]。唾液在口腔中可通过分解或溶解食物成分来感知食物^[6]。唾液成分可能在脂肪的感知和接受中发挥作用^[44]。首先,唾液可通过改变乳液结构影响脂肪感知,如改变脂肪滴的絮凝和聚结,从而影响机体对脂肪质地、口感和味道的整体感知;唾液层的存在可降低动态摩擦系数,起到润滑作用^[7]。其次,唾液与食物互作,在感官体验中也发挥着重要作用。研究发现,石蜡材料刺激唾液和未刺激唾液的差异会影响食物香气释放^[45]。

唾液中游离脂肪酸浓度与脂解活性呈正相关关系,脂解活性越高就会产生更多的游离脂肪酸^[43,46]。味觉受体适应了油酸的基础唾液脂肪酸浓度,较高唾液脂解活性在唾液中产生的大量游离脂肪酸,会导致游离脂肪酸的味觉阈值变高^[46]。也有研究表明,抑制脂解活性,会使油酸的口感阈值降低,再次证明了唾液在脂肪感知中的作用。研究

发现,唾液的某些特性如流动性、蛋白质水解和组成等与脂肪的喜爱之间存在相关性;唾液流量、溶菌酶活性、总抗氧化能力等都会影响脂肪的口感检测^[46]。此外,口腔刺激会影响唾液特征,唾液是否受到咀嚼刺激,代谢后的成分会有所不同^[46]。基本的味觉感知也会影响唾液特性,如流率、蛋白质组成和浓度、pH 值和代谢产物组成等^[11]。

5.2 激素对脂肪感知的影响

5.2.1 生长激素促分泌素受体(GHS-R) GHS-R 在 PLC β 2 阳性的 II 型味觉细胞中表达,而在 GAD67 阳性的 III 型味觉神经元中很少表达,说明 GHS-R 可能与甜味、苦味、鲜味和脂肪酸味觉相互作用有关,并且 GHS-R 在味觉系统中的作用更具针对性^[47-48]。

5.2.2 胃饥饿素(Ghrelin) 胃饥饿素在人体禁食期间会增加,在进食后会立即减少^[49]。GPR120 和长链不饱和脂肪酸均可以抑制胃饥饿素分泌,胃中大多数表达胃饥饿素的细胞都能表达 GPR120^[48]。此外,胃饥饿素缺陷型小鼠的分离味蕾表现出减少 GPR120 的表达,说明胃饥饿素和脂肪酸感知途径之间可以相互抑制,以此维持代谢平衡^[48]。虽然 GPR120 的脂肪酸活化抑制胃饥饿素的分泌,但胃饥饿素也可能在口腔中脂肪酸的传感通路中发挥作用,帮助进一步驱动代谢需求^[48]。

5.3 酶及相关蛋白对脂肪感知的影响

5.3.1 与脂肪感知有关的酶 脂肪酶乳剂在低脂食品中可以增强游离脂肪酸的风味^[50]。研究发现,src-蛋白酪氨酸激酶在口腔检测膳食脂肪的过程中参与了信号转导,并发现长链脂肪酸可诱导激活小鼠的蛋白酪氨酸激酶^[13]。碳酸酐酶被描述为脂肪敏感性的标志物,碳酸酐酶缺乏者表现为嗅觉和味觉功能障碍,并导致严重的味蕾形态异常;在口腔中通过缓冲能力抑制令人不愉快的游离脂肪酸三叉神经感觉特性^[6,44]。

5.3.2 与脂肪感知相关的其它蛋白质 蛋白质参与了味觉和嗅觉器官中脂肪检测的初级阶段。游离脂肪酸结合最终导致味觉和嗅觉受体细胞去极化,从而导致传入神经纤维释放神经递质^[4]。在黑腹果蝇模型中,味觉受体神经元位于味觉感受器内,作为主要的营养感知细胞,果蝇蛋白对人的脂肪感知具有很深的研究价值^[14]。

5.4 体质指数(BMI)对脂肪味觉感知的影响

脂肪的味觉敏感性与脂肪摄入量和 BMI 相关,随着 BMI 的增加,对脂肪味的敏感性降低^[51]。研究发现,饮食性肥胖的啮齿动物无法正确感知低脂肪浓度的油性食品,导致高脂肪饮食,并且使脂类的口腔检测阈值升高^[38]。乳头密度(PD)随着 BMI 的增加而降低,研究发现高脂肪饮食的肥胖小鼠真菌状乳头密度降低,BMI 较高的人乳头分布较疏,对脂肪味道强度的感知明显较低^[51]。此外,在肥胖者中也观察到真菌状乳头数的减少,其对脂肪刺激的感官知觉下降,并对高脂肪食物的喜爱度升高^[52]。高脂肪食物的过多摄入和较高的 BMI,都会使脂肪的味觉敏感性降低,并激活奖励系统从而增加高脂肪食物的消费^[53-54]。奖励系统的过度激活导致高能量和高脂肪食物的高消耗,从而降低脂肪的味觉敏感性,从而促进肥胖的发展,如图 4 所示。

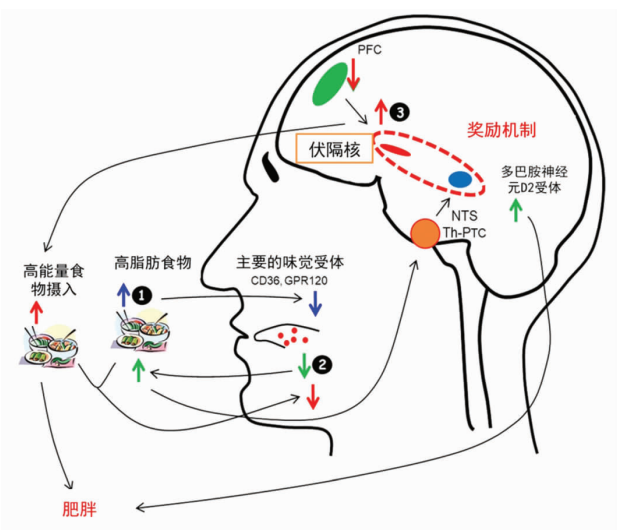


图 4 高脂肪饮食人群脂肪味觉感知途径^[53]

Fig.4 Perception pathways of fat taste in high-fat diet population^[53]

肥胖可以影响 CD36 对脂肪味觉敏感性和偏好。对肥胖人群饮食习惯进行进一步研究发现,饮食习惯中喜欢糖/脂肪比与 BMI 呈负相关关系。瘦弱的厌食症女性会选择甜的刺激物,而肥胖的女性则倾向于选择富含脂肪的刺激物^[2]。

5.5 食品表观对脂肪感知的影响

消费者对脂肪产品的喜爱程度受多种因素影响,如质地、味道和外观等^[3]。其中外观可由颜色、

光泽和透明度等表征,改变食品颜色或会影响人们对味道的感知^[3]。研究表明,当奶酪外观过透明或是过白时,会对低脂奶酪的喜爱程度产生负面影响^[3]。在面包上涂抹黄油进行黄油脂肪香气感知研究时发现,黄油对勺子的黏附性、可熔化性和颗粒度等食品表观参数,均与喜爱度呈负相关关系^[3]。

5.6 其它因素

菌状乳头密度与脂肪味觉敏感性和口腔触觉敏感性呈正相关关系^[55-56]。随着年龄的增加,菌状乳头数量减少使味觉敏感性增高,影响脂肪味觉喜好^[57]。CD36 对不同刺激的敏感性也可能取决于真菌状乳头的密度^[29]。甜味和“脂肪味”之间的相互作用可能会影响脂肪味觉感知,糖会增强液体乳制品中脂肪的口腔感知,在低脂乳制品中添加糖会提高刺激黏度,导致脂肪和奶油的感觉增加^[57]。糖可使固体食物具有更致密的结构。糖也可能通过改变质地来掩盖人们对脂肪含量的感知,在脂肪含量不变的情况下,较高的糖含量会降低脂肪乳脂度^[57]。咸味和“脂肪味”之间的相互作用也会影响脂肪的味觉感知^[57]。研究表明,对甜味和苦味敏感的个体对脂肪有高度敏感性,具有更强苦味品尝能力的人的乳头密度和对油酸的敏感性更高^[58]。

在食物中添加与脂肪相关的味道(黄油、奶油和烤肉)可能会增强脂肪感知^[45]。例如,向牛奶中添加奶油风味可以增强牛奶中的脂肪感知^[7]。向土豆泥和薯片中添加更高水平的脂肪型风味,成功增强了对脂肪的印象^[7]。研究表明,摄入更多种子、坚果和坚果酱的消费者在非乳制品的油酸的气味更敏感。因此,在探索饮食习惯对嗅觉脂肪辨别的影响时,应该同时考虑脂肪的类型和摄入食物的类型^[34]。

6 总结与展望

在当前饮食背景下,“脂肪味”越来越受到关注。脂肪的口腔感知涉及味觉、嗅觉和触觉等多感官协同作用,脂肪酸能够被味觉受体和嗅觉受体所识别,进而实现脂肪的口腔感知。在脂肪的摄入过程中,其感知信号从口腔到大脑的传导及机制还需要进一步深入研究。目前,其它 5 种基本味觉

对“脂肪味”的影响相关性研究较少,“脂肪味”感知受体研究中以人作为试验对象的研究尚不充分,想要更具体全面的了解脂肪口感形成的生理机制还有很长的路要走。脂肪口腔感知涉及心理学、生理学、物理学等复杂机制,揭示其感知机制还需要更深入更系统地研究。了解脂肪感知机制对防止过量摄入脂肪而产生的肥胖,以及相关代谢性疾病,指导健康饮食等具有重要价值;对开发脂肪替代食品具有重要的指导意义。

参 考 文 献

- [1] 胡小雪, 陈建设, 王鑫森. 食品中脂肪的感官机制研究进展[J]. 中国食品学报, 2021, 21(1): 370-376.
- [2] CHAMOUN E, LIU A S, DUIZER L M, et al. Single nucleotide polymorphisms in sweet, fat, umami, salt, bitter and sour taste receptor genes are associated with gustatory function and taste preferences in young adults[J]. *Nutrition Research*, 2021, 85: 40-46.
- [3] RUNNING C A, CRAIG B A, MATTES R D. Oleogustus: The unique taste of fat [J]. *Chemical Senses*, 2015, 40(7): 507-516.
- [4] KINDLEYSIDES S, BECK K L, WALSH D C I, et al. Fat sensation: Fatty acid taste and olfaction sensitivity and the link with disinhibited eating behaviour[J]. *Nutrients*, 2017, 9(8): 879.
- [5] GUICHARD E, GALINDO-CUSPINERA V, FERON G. Physiological mechanisms explaining human differences in fat perception and liking in food spreads - A review[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2018, 74: 46-55.
- [6] MATHESON A, DALKAS G, CLEGG P S, et al. Phytosterol-based edible oleogels: A novel way of replacing saturated fat in food[J]. *Nutrition Bulletin*, 2018, 43(2): 189-194.
- [7] KUPIROVIĆ U P, ELMADFA I, JUILLERAT M A, et al. Effect of saliva on physical food properties in fat texture perception[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2017, 57(6): 1061-1077.
- [8] KEAST R S J, COSTANZO A. Is fat the sixth taste primary? Evidence and implications[J]. *Flavour*, 2015, 4(1): 1-7.
- [9] GLUMAC M, CHEN J. Contribution analysis of sensory cues to oil/fat perception[J]. *Journal of Sensory Studies*, 2020, 35(3): e12566.
- [10] 王兴国, 高盼. 脂肪味是第6种基本味觉吗?[J]. 食品科学技术学报, 2016, 34(5): 1-11.
- [11] WANG X G, GAO P. Is fat taste the sixth basic taste?[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2016, 34(5): 1-11.
- [12] MOUILLOT T, SZLEPER E, VAGNE G, et al. Cerebral gustatory activation in response to free fatty acids using gustatory evoked potentials in humans[J]. *Journal of Lipid Research*, 2019, 60(3): 661-670.
- [13] GRAHAM C A M, PILIC L, KING A, et al. Genetic differences in fat taste sensitivity and dietary intake in a UK female cohort[J]. *Food Quality and Preference*, 2021, 92: 104202.
- [14] HICHAMI A, KHAN A S, KHAN N A. Cellular and molecular mechanisms of fat taste perception[J]. *Handbook of Experimental Pharmacology*, 2021, 275: 247-270.
- [15] JAIME-LARA R B, BROOKS B E, VIZIOLI C, et al. A systematic review of the biological mediators of fat taste and smell[J]. *Physiological Reviews*, 2023, 103(1): 855-918.
- [16] RODRIGUEZ P F, GARCIA S S, GARCIA E E, et al. Effects of obesity/fatty acids on the expression of GPR120[J]. *Molecular Nutrition & Food Research*, 2014, 58(9): 1852-1860.
- [17] SAMOVSKI D, JACOME-SOSA M, ABUMRAD N A. Fatty acid transport and signaling: Mechanisms and physiological implications[J]. *Annual Review of Physiology*, 2023, 85: 317-337.
- [18] GILBERTSON T A, KHAN N A. Cell signaling mechanisms of oro-gustatory detection of dietary fat: Advances and challenges[J]. *Progress in Lipid Research*, 2014, 53(1): 82-92.
- [19] PAULSEN S J, LARSEN L K, HANSEN G, et al. Expression of the fatty acid receptor GPR120 in the gut of diet-induced-obese rats and its role in GLP-1 secretion[J]. *PLoS One*, 2014, 9(2): e88227.
- [19] UPADHYAY R, AKTAR T, CHEN J. Perception of

- creaminess in foods[J]. *Journal of Texture Studies*, 2020, 51(3): 375–388.
- [20] CARTONI C, YASUMATSU K, OHKURI T, et al. Taste preference for fatty acids is mediated by GPR40 and GPR120 [J]. *Journal of Neuroscience*, 2010, 30(25): 8376–8382.
- [21] YASUMATSU K, IWATA S, INOUE M, et al. Fatty acid taste quality information via GPR120 in the anterior tongue of mice[J]. *Acta Physiologica*, 2019, 226(1): e13215.
- [22] D'URSO O, DRAGO F. Pharmacological significance of extra-oral taste receptors[J]. *European Journal of Pharmacology*, 2021, 910: 174480.
- [23] KIM M H, KANG S G, PARK J H, et al. Short-chain fatty acids activate GPR41 and GPR43 on intestinal epithelial cells to promote inflammatory responses in mice[J]. *Gastroenterology*, 2013, 145(2): 396–406.
- [24] SUZUKI M, TAKAISHI S, NAGASAKI M, et al. Medium-chain fatty acid-sensing receptor, GPR84, is a proinflammatory receptor[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2013, 288(15): 10684–10691.
- [25] VENKATARAMAN C, KUO F. The G-protein coupled receptor, GPR84 regulates IL-4 production by T lymphocytes in response to CD3 crosslinking[J]. *Immunology Letters*, 2005, 101(2): 144–153.
- [26] MONTMAYEUR J P, FENECH C, KUSUMAKSHI S, et al. Screening for G-protein-coupled receptors expressed in mouse taste papillae [J]. *Flavour and Fragrance Journal*, 2011, 26(4): 223–230.
- [27] GALINDO M M, VOIGT N, STEIN J, et al. G protein-coupled receptors in human fat taste perception[J]. *Chemical Senses*, 2012, 37(2): 123–139.
- [28] KEAST R, COSTANZO A, HARTLEY I. Macronutrient sensing in the oral cavity and gastrointestinal tract: Alimentary tastes[J]. *Nutrients*, 2021, 13(2): 667.
- [29] CHMURZYNSKA A, MLODZIK -CZYZEWSKA M A, GALINSKI G, et al. Polymorphism of CD36 determines fat discrimination but not intake of high-fat food in 20- to 40-year-old adults[J]. *The Journal of Nutrition*, 2020, 150(8): 2016–2022.
- [30] OZDENER M H, SUBRAMANIAM S, SUNDARESAN S, et al. CD36-and GPR120-mediated Ca^{2+} signaling in human taste bud cells mediates differential responses to fatty acids and is altered in obese mice[J]. *Gastroenterology*, 2014, 146(4): 995–1005.
- [31] ZHENG M X, YANG X Y, WU Q Y, et al. Butyrate attenuates hepatic steatosis induced by a high-fat and fiber-deficient diet via the hepatic GPR41/43-CaMKII/HDAC1-CREB pathway[J]. *Molecular Nutrition & Food Research*, 2023, 67(1): 2200597.
- [32] MATJAJŽ P, SHUO M, GINO F, et al. Smells like fat: A systematic scoping review on the contribution of olfaction to fat perception in humans and rodents [J]. *Food Quality and Preference*, 2023, 107: 104847.
- [33] CHEN J, EATON L. Multimodal mechanisms of food creaminess sensation [J]. *Food & Function*, 2012, 3(12): 1265–1270.
- [34] MU S, STIEGER M, BOESVELDT S. Olfactory discrimination of fat content in milks is facilitated by differences in volatile compound composition rather than odor intensity[J]. *Food Chemistry*, 2022, 393: 133357.
- [35] MURA E, YAGI M, KIZAKI Y, et al. Analysis of active components on oral fat sensations in oolong tea[J]. *Food Science and Technology Research*, 2017, 23(1): 71–78.
- [36] GLUMAC M. The emulsifying properties of human saliva and implications to the oral behaviour and sensory perception of free oil/fat[D]. Hangzhou: Zhejiang Gongshang University, 2020.
- [37] WU C, HWANG S H, JIA Y, et al. Olfactory receptor 544 reduces adiposity by steering fuel preference toward fats[J]. *The Journal of Clinical Investigation*, 2017, 127(11): 4118–4123.
- [38] ZHOU X, YEOMANS M, THOMAS A, et al. Individual differences in oral tactile sensitivity and gustatory fatty acid sensitivity and their relationship with fungiform papillae density, mouth behaviour and texture perception of a food model varying in fat[J]. *Food Quality and Preference*, 2021, 90: 104116.
- [39] LIU J, CATTANEO C, PAPAVALSILEIOU M, et al. A review on oral tactile acuity: Measurement, influencing factors and its relation to food perception and preference[J]. *Food Quality and Preference*, 2022, 100: 104624.
- [40] DES GACHONS C P, MURA E, SPEZIALE C, et

- al. Opponency of astringent and fat sensations [J]. *Current Biology*, 2012, 22(19): R829–R830.
- [41] SCHWARTZ C, MADRELLE J, BRIGNOT H, et al. Acceptance of added fat to first complementary feeding purees: An exploration of fat type, feeding history and saliva composition [J]. *Appetite*, 2018, 131: 160–168.
- [42] STRATFORD J M, CONTRERAS R J. Saliva and other taste stimuli are important for gustatory processing of linoleic acid [J]. *American Journal of Physiology –Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2009, 297(4): R1162–R1170.
- [43] NEYRAUD E, CABARET S, BRIGNOT H, et al. The basal free fatty acid concentration in human saliva is related to salivary lipolytic activity [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 1–9.
- [44] DELOMPRÉ T, GUICHARD E, BRIAND L, et al. Taste perception of nutrients found in nutritional supplements: A review [J]. *Nutrients*, 2019, 11(9): 2050.
- [45] NOMURA K, NAKANISHI M, ISHIDATE F, et al. All –electrical Ca^{2+} -independent signal transduction mediates attractive sodium taste in taste buds [J]. *Neuron*, 2020, 106(5): 816–829.
- [46] MOUNAYAR R, MORZEL M, BRIGNOT H, et al. Nutri–metabolomics applied to taste perception phenotype: Human subjects with high and low sensitivity to taste of fat differ in salivary response to oleic acid [J]. *OMICS: A Journal of Integrative Biology*, 2014, 18(11): 666–672.
- [47] CALDER A N, YU T, DAHIR N S, et al. Ghrelin receptors enhance fat taste responsiveness in female mice [J]. *Nutrients*, 2021, 13(4): 1045.
- [48] ULVEN T, CHRISTIANSEN E. Dietary fatty acids and their potential for controlling metabolic diseases through activation of FFA4/GPR120 [J]. *Annual Review of Nutrition*, 2015, 35(1): 239–263.
- [49] GUAN T, LIU B, WANG R, et al. The enhanced fatty acids flavor release for low-fat cheeses by carrier immobilized lipases on O/W Pickering emulsions [J]. *Food Hydrocolloids*, 2021, 116: 106651.
- [50] COX D N, HENDRIE G A, LEASE H J, et al. How does fatty mouthfeel, saltiness or sweetness of diets contribute to dietary energy intake? [J]. *Appetite*, 2018, 131: 36–43.
- [51] ASANO M, HONG G, MATSUYAMA Y, et al. Association of oral fat sensitivity with body mass index, taste preference, and eating habits in healthy Japanese young adults [J]. *The Tohoku Journal of Experimental Medicine*, 2016, 238(2): 93–103.
- [52] NEWMAN L P, BOLHUIS D P, TORRES S J, et al. Dietary fat restriction increases fat taste sensitivity in people with obesity [J]. *Obesity*, 2016, 24(2): 328–334.
- [53] KARMOUS I, DOGGUI R, KHAN A S, et al. Is fat taste associated with diet quality? A cross-sectional study conducted among Tunisian adults [J]. *Appetite*, 2022, 176: 106138.
- [54] BRONDEL L, QUILLIOT D, MOUILLOT T, et al. Taste of fat and obesity: Different hypotheses and our point of view [J]. *Nutrients*, 2022, 14(3): 555.
- [55] PIRC M, MAAS P, DE GRAAF K, et al. Humans possess the ability to discriminate food fat content solely based on retronasal olfaction [J]. *Food Quality and Preference*, 2022, 96: 104449.
- [56] PONNUSAMY V, SUBRAMANIAN G, MUTHU – SWAMY K, et al. Tongue papillae density and fat taster status – A cardinal role on sweet and bitter taste perception among Indian population [J]. *Food Research International*, 2023, 163: 112294.
- [57] BERNARD A, LE MAY C, DASTUGUE A, et al. The tryptophan/kynurenine pathway: A novel cross-talk between nutritional obesity, bariatric surgery and taste of fat [J]. *Nutrients*, 2021, 13(4): 1366.
- [58] CARDONA M, GORRIZ A, BARAT J M, et al. Perception of fat and other quality parameters in minced and burger meat from Spanish consumer studies [J]. *Meat Science*, 2020, 166: 108138.

The Formation Mechanism and Influencing Factors of Fat Taste

WANG Min^{1,2}, YUAN Yue¹, YANG Huixin^{1,3}, WANG Ziyi¹, JIANG Zezhen^{1,3},
HAN Tianlong^{1,3*}, LIU Dengyong^{2*}

¹College of Food Science and Engineering, Bohai University, Jinzhou 121013, Liaoning

²Meat Innovation Center of Liaoning Province, Jinzhou 121013, Liaoning

³Liaoning Kazuo Hybrid Wild Boar Science and Technology Backyard, Chaoyang 122305, Liaoning)

Abstract Foods rich in fat are loved by many consumers due to their unique taste and flavor. Researches on the perception mechanism of high-fat diets have shown that in addition to taste, smell and oral touch are also involved in the detection of fat taste. Current research has shown that long-chain fatty acids (LCFAs) combine with tongue taste bud fatty acid receptors (such as CD36 and GPR120) to produce adipose sensation, and involve Ca²⁺ signal transmission, ultimately being recognized and perceived by the brain. This article mainly summarized the taste perception mechanism of 'fat taste' in recent years, focusing on the receptors related to fat taste perception, their roles and influencing factors. Explored the contributions of smell and oral touch to the formation of fat taste, as well as the effects of the physico-chemical properties of saliva, hormones and enzymes in saliva, body mass index (BMI), and food appearance on the formation of fat taste. This article aimed to summarize the mechanism and influencing factors of fat taste formation, provide ideas and references for research on fat perception, and provide theoretical support for the development and application of fat substitute foods.

Keywords fat flavor; oil sensation; sensory physiology; impact mechanism