

高花青素茶呈色与花青素积累机制研究进展

张凯凯, 苏鸿锋, 林泳恩, 张凌云*

(华南农业大学园艺学院, 广州 510642)

摘 要: 茶叶(*Camellia sinensis*)是世界上最受欢迎的无酒精饮料,也是最古老的饮料。中国作为茶叶的发源地,拥有丰富的茶叶资源。高花青素紫芽茶作为一种特殊的茶叶变种,其中的花青素不仅有利于提高茶树自身抵抗逆境的能力,还有显著的抗氧化、抗肿瘤、消炎及预防心脑血管疾病等保健功效,越来越受到人们的关注。近年来,对于高花青素紫芽茶的研究主要集中在育种和茶叶适制性,以及花青素的生物合成机制。本文综述了近年来高花青素茶树的育种工作、紫芽茶中的花青素成分、高花青素茶的叶片呈色机制以及花青素合成与积累的生物学机制,并对今后的发展方向提出展望,以期更加全面的理解花青素的合成、转运和降解机制,构建健全的高花青素茶种质体系,为进一步开发利用高花青素茶资源提供理论依据,也为其他植物花青素的研究提供参考。

关键词: 茶树; 花青素; 品种选育; 呈色机制; 积累机制

Research progress on the mechanism of color generation and anthocyanin accumulation in anthocyanin-rich tea

ZHANG Kai-Kai, SU Hong-Feng, LIN Yong-En, ZHANG Ling-Yun*

(College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

ABSTRACT: Tea (*camellia sinensis*) is the most popular non-alcoholic beverage and the oldest drink in the world. As the birthplace of tea, China has abundant tea resources. Anthocyanin-rich purple tea as a special variety of tea, its anthocyanin not only benefit to improve the tea tree's ability to resist adversity, but also have significant health benefits, such as antioxidant, anti-tumor, anti-inflammatory and cardiovascular disease prevention, which are receiving more and more attention. In recent years, the hotspot of anthocyanin-rich purple tea mainly focuses on breeding and tea suitability, as well as the biosynthetic mechanism of anthocyanin. This paper reviewed the research status of anthocyanin-rich tea breeding, as well as anthocyanin composition in purple tea, the mechanism of leaf coloring formation in anthocyanin-rich tea, and mechanism of anthocyanin biosynthesis and accumulation in recent years, presented an outlook on the development direction about anthocyanin-rich tea. In order to understand comprehensively the biosynthesis, transport and degradation mechanism of anthocyanin, and built a germplasm system on anthocyanin-rich tea, which provides a theoretical basis for further utilization of anthocyanin-rich tea resource and a reference for the study of other anthocyanin-rich plants.

KEY WORDS: tea plant; anthocyanin; variety breeding; coloring mechanism; accumulation mechanism

基金项目: 国家自然科学基金项目(32072628)、肇庆市科技专项项目(2020SN019)

Fund: Supported by the National Natural Science Foundation of China (32072628), and the Zhaoqing Science & Technology Program (2020SN019)

***通信作者:** 张凌云, 博士, 副教授, 主要研究方向为茶树生物技术与资源利用。E-mail: zhanglingyun@scau.edu.cn

***Corresponding author:** ZHANG Ling-Yun, Ph.D, Associate Professor, College of Horticulture, South China Agricultural University, No.483, Wushan Road, Tianhe District, Guangzhou 510642, China. E-mail: zhanglingyun@scau.edu.cn

0 引言

根据研究发现,花青素在茶树中普遍存在,80%以上的茶树含有花青素,并且在紫芽茶中富集最多,与芽叶紫色深浅程度成正比^[1-2]。茶树产生紫色芽叶的原因,目前认为有两种:一种是茶树芽叶全年呈现红紫色,成熟叶变成绿色,这种主要是遗传因子影响的结果,比如紫娟等。一种是普通的茶树品种在夏季高温强光条件下,呈现红紫色,到了秋冬季茶叶又恢复绿色,主要体现茶树的抗逆生理。

与其他茶叶相比,紫芽茶中丰富的花青素类成分,使得其保健功能显著。作为一种水溶性天然色素和抗氧化剂,花青素具有增强免疫力、消炎、抗癌、抗肿瘤等功能,在保健品、饮料、药品等领域受到越来越多的重视^[3-6]。李明超^[1]通过药理学活性实验表明,高花青素紫娟茶具有降压、降血糖、抗氧化、抗增殖、抑菌、影响脂类代谢等作用。此外花青素还具有改善视力、预防心脑血管疾病、养胃护胃等功效^[7-10]。

目前已有文献记载的高花青素茶树品种有云南的紫娟茶^[11]、四川的紫嫣茶^[12]、浙江的苔香紫^[13]、宜兴的紫笋茶^[14]、福建的红芽佛手^[13,15]、贵州的大厂茶 P113^[16]、广东省农业科学院茶叶研究所的丹妃、丹凤和红叶系列^[15,17]、湖南农业大学的自选 9803 和自选 9809^[15]、惠州的柏塘紫芽^[18]、粤东的红茵茶^[19]、清远的飞来紫茶^[20]、武夷奇种 C18^[21]、武夷奇种 73^[21]、金茗早^[22]、紫馨^[23]、Moomal^[24]、日本的 Benibana-cha、Sunrouge 茶和枕佃 03-1384^[25-26]、肯尼亚茶叶研究基金会开发出的 TRFK 紫茶系列^[27]和紫芽茶 ACNs^[25]以及各地发现的未被命名的其他高花青素茶树品种。而在世界上普遍种植的紫茶品种有紫娟、Sunrouge 茶和 TRFK306^[28-30]。鉴于花青素对于植物自身生长的重要作用以及对人类的保健功效,对茶树花青素相关的研究尤为重要。本文综述了近年来高花青素茶树的品种选育、生化成分、呈色机制及花青素合成的分子机制,并对今后的发展方向提出展望,以期更加全面的理解花青素的合成、转运和降解机制,构建健全的高花青素茶种质资源体系,为进一步开发、利用花青素提供理论依据,也为其他植物花青素的研究提供参考。

1 高花青素茶树品种的选育与适制性

花青素在茶树体内普遍存在,在早期茶叶生产中,因紫芽茶制成的成品茶滋味苦涩,品质不佳,是茶树育种或生产上需要解决的问题。但随着人们对花青素生理保健功能的深入了解,高花青素茶树新品种的选育工作逐渐成为茶树育种工作的一个热点。云南省农业科学院茶叶研究所采用单株选种法经过多代培养,选育出第一个高花青素茶树新品种“紫娟”,并成为第一个具有品种权保护的茶树新品种^[31]。四川农业大学从四川中小叶群体种中通过单株选

择、系统育种,选育出高花青素的紫芽品种“紫嫣”,并对其适制性进行了探究^[12]。广东省农业科学院茶叶研究所从云南大叶种和凤凰水仙群体种中筛选出 10 个紫芽品种优良单株,并对其进行了生物学特性研究^[15]。湖南农业大学也筛选到了 9803 和 9809 两个紫芽品种^[15,31]。

在对紫芽茶适制性的研究过程中发现,以紫芽茶为原料加工出来的成茶滋味欠佳,这可能是由紫芽茶中的花青素成分富集而氨基酸不足导致的。王建晖等^[32]研究发现,紫芽茶中呈现苦涩味的黄烷醇和花青素类物质,如儿茶素与花青素的含量都比较高,但是呈现鲜味的氨基酸远远低于绿芽茶,因而紫芽茶制成的成茶滋味欠佳。广东省农业科学院茶叶研究所筛选出来的 10 株紫芽茶的酚氨比都在 8~15 之间,说明它们既适合做绿茶也适合做红茶^[15]。谭晓琴等^[33]通过分析酚氨比这一品种适制性指标发现,紫嫣与紫娟茶芽在春季酚氨比较低,适制绿茶,而在夏季酚氨比较高,做成绿茶苦涩味重,相对而言更适制红茶。KILEL 等^[27]在研究中发现,肯尼亚紫茶 TRFK 91/1 系相对于其他紫茶,茶氨酸含量较高,绿茶品质指数高。同时,ZHOU 等^[34]也研究发现,若与茶氨酸合成相关的谷氨酰胺合成酶 (glutamine synthase, GS) 的丰度高,可以明显改善紫芽茶成茶的品质和风味。赵先明等^[35]通过实验证明,在紫芽茶加工成绿茶的过程中添加约 0.2% 的酪蛋白,具有降低苦涩味的作用,可以明显改善茶叶品质。

在对比不同的茶类时发现,花青素对于紫芽茶的抗氧化性至关重要,并且不同的加工方式会显著影响花青素的降解^[36]。紫芽茶成茶滋味欠佳,但是很多研究发现,其香气馥郁悠长。纪容全^[37]通过测定紫芽炒青绿茶、紫芽蒸青绿茶和紫芽红茶的花青素含量发现,若加工成红茶,花青素损失较大,抑制抗超氧阴离子能力幅度达到 87.17%,但总的抗氧化能力提高了 2.46 倍。PATRICIA 等^[38]等用紫芽茶分别加工成红茶和绿茶,发现绿茶抗氧化活性明显强于红茶,多酚类物质损失少,与 KILEL 等^[27]的研究结果一致。KERIO 等^[39]在将紫芽茶分别加工成红茶、绿茶时发现,绿茶的总多酚、总儿茶素和抗氧化活性显著高于红茶。但红茶的抗氧化性也可以达到 91%,主要是因为儿茶素转化为茶黄素以后并不影响二聚产物的自由基清除能力。周志高等^[40]通过对香气组成分析发现,与一般红茶相比,紫笋红茶的香气组成更为丰富,并且其香叶醇、芳樟醇及其氧化物的含量均高出祁门红茶 2 倍之多。因此茶叶加工会不同程度影响茶叶中花青素含量,并且其抗氧化性也因加工方式不同而存在差别。绿茶加工工艺使得花青素损失较少,抗氧化性强,而红茶加工过程中的发酵工艺使得花青素损失较多,使得其抗氧化性降低较多。

2 茶叶中花青素种类及其他生化成分的关系

花青素已经在许多植物中发现,包括紫薯、葡萄、苹

果、茄子等。已鉴定出来的花青素有 600 种以上^[41-42], 而茶树芽叶呈现紫色与花青素的合成与积累密切相关, 紫芽茶花青素的含量远高于绿芽茶, 并且花青素的含量与芽叶紫色的深浅呈现正相关^[31]。在自然界中常见的花青素主要有 6 种类型, 包括锦葵色素(petunidin)、天竺葵色素(pelargonidin)、矢车菊色素(cyanidin)、矮牵牛色素(malvidin)、芍药色素(peonidin)以及飞燕草色素(delphinidin), 其结构见图 1。以上花青素类型中的羟基可以与不同的糖类结合进而产生不同类型的花青素苷^[43]。

花青素是相对不稳定的化合物, 其稳定性受自身结构、pH、光照、温度、金属离子等因素的影响^[44]。在花青素合成通路中发现, 花青素会与多种单糖, 包括葡萄糖、鼠李糖、半乳糖和木糖, 以及部分二糖形成糖苷, 从而形成稳定的花青素苷。花青素的基本碳骨架结构是 C6-C3-C6, 不同位置被甲基化和羟基化修饰形成不同类型的花青素, 从而呈现橙色、红色、紫色和蓝色等丰富的色彩表现^[43]。

通过对比紫芽茶和绿芽茶基本成分, 在大多数研究中得到了相似的结果^[39,45-48], 相对于绿芽茶, 紫芽茶有更高水平的花青素、总儿茶素、多酚类化合物、黄酮类化合物, 但是氨基酸、可溶性糖呈现低水平, 紫芽茶的咖啡碱含量与绿芽茶相当。但在 LAI 等^[28]的研究中呈现相反的结果, 紫芽茶和绿芽茶相比, 有更少的总儿茶素、多酚、水浸出物, 但是咖啡碱含量相似。这些物质含量低的原因可能是花青素与其他代谢产物之间存在竞争。该结论与其他研究人员研究成果有较大差异的原因也可能与其所选用的样品材料存在差异有关。因此, 需要在相同栽培条件下, 对富含花青素的天然茶种质进行广泛的比较, 以揭示异常花青素积累和茶叶其他主要成分积累机制。

在不同的紫芽茶品种中, 生化组成存在显著差异。念波等^[49]利用高效液相色谱(high performance liquid chromatography, HPLC)分析紫娟茶, 发现在 6 种主要的花青素中, 花青素单体显著高的是矢车菊色素。LAI 等^[28]研究

表示, 在肯尼亚紫茶 TRFK306 中, 锦葵色素最富集。而谭晓琴^[33]研究发现, 飞燕草色素是导致花青素季节性差异的主要色素, 也是响应环境变化的主要花青素组分。杨兴容等^[50]研究发现, 芽叶紫色深浅与芽叶中的花青素含量呈显著正相关, 这与游小妹等^[51]、吉庆勇等^[13]和吴华玲等^[52]的研究结果一致。

茶叶中各生化成分含量是相辅相成互相影响的。在紫芽茶中最显著的调控关系为花青素与儿茶素。花青素与儿茶素共用一条代谢通路, 在形成无色花青素后, 一部分转化为花青素, 一部分转化为儿茶素。因此在大部分关于紫芽茶的研究中发现, 花青素与儿茶素存在竞争关系^[14]。但蔡丽等^[53]研究发现, 紫芽茶中花青素和儿茶素的变化趋势一致, 成熟叶中儿茶素的减少与外观紫色减退成正比。但也有研究发现, 儿茶素也可能作为花青素的合成原料。在梅菊芬的^[31]研究中发现, 在酸性条件下, 由儿茶素聚合而成的原花青素以及花白素会部分转变成花青素。张文锦等^[54]研究发现, 随着遮光度的提高, 鲜叶中的花青素和儿茶素含量都出现减少, 这可能是由于遮光导致苯丙烷代谢通路的原料-糖类物质减少造成的。汪恒武^[55]研究发现, 作为形成花青素糖苷的糖, 绝大多数为单糖, 随着叶片成熟, 单糖含量降低, 造成花青素含量降低。

3 高花青素茶叶片呈色机制

植物呈色的物质主要包括 4 类: 叶绿素、类胡萝卜素、类黄酮、甜菜色素。其中花青素属于类黄酮类, 可以呈现从红色到蓝色一系列的颜色。研究显示^[56-58], 叶片呈色的直接原因是叶片内叶绿素、类胡萝卜素、花青素等相对含量的变化, 并且受遗传因子和环境因子共同影响。而茶叶叶色变化也主要有两种模式, 一种是幼嫩芽叶全年呈现紫色, 成熟叶变成绿色, 这主要受遗传因子的调控; 一种是随着生长的不同阶段, 嫩叶由绿色逐渐变成浅紫色, 然后变成深紫色, 到了秋冬季又恢复绿色。这主要是受遗传因子和环境因子共同调控或单独受到环境因子的调控。

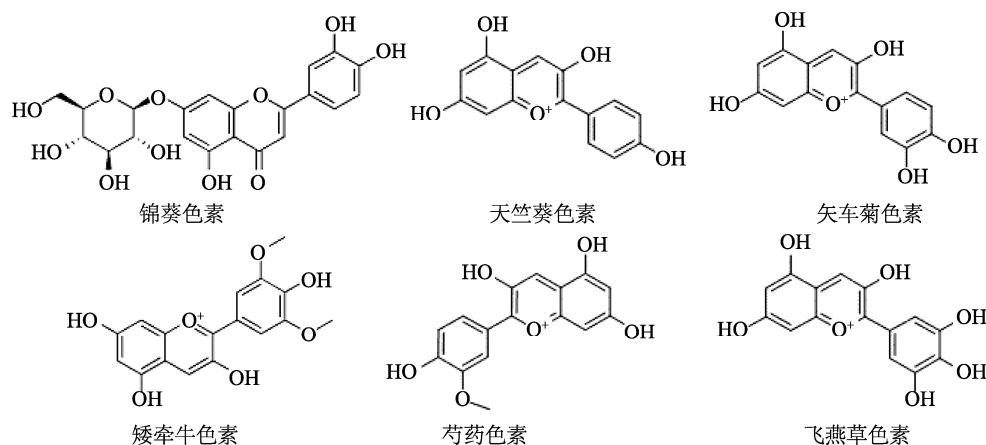


图 1 典型花青素的化学结构

Fig.1 Chemical structures of typical anthocyanins

叶色变化是一种复杂的机制,不同品种的茶叶,叶色变化机制可能不同。SHEN 等^[23]通过代谢组学比较紫娟和紫馨两种茶叶资源的叶色变化机制发现,紫娟叶色变化主要是由花青素减少引起的,而紫馨的叶色变化是由花青素的减少、叶绿素代谢、类胡萝卜素生物合成等因素协同调节导致的。而不同色素相对含量的变化也显著影响茶树叶片的呈色。谭晓琴等^[33]研究发现,紫娟和紫娟花青素含量与叶绿素、类胡萝卜素的含量呈现负相关。蔡丽等^[53]研究发现,紫娟茶外观呈色差异受叶绿素 a 含量影响较大,且花青素含量越高,呈色差异越显著。

环境因素在茶树花青素积累过程中也起着重要作用。光是影响花青素呈色的主要环境因子之一。过强的光照会对植物表皮细胞造成伤害,由于抵抗逆境而形成的花青素又可以抵御过强的紫外辐射。有研究表明^[7,59-63],紫外线-B(ultraviolet-B, UV-B)是增加植物花青素和黄酮类化合物合成的主要因素,而蓝光可以诱导花青素的生成。梅菊芬等^[31]研究发现,光发挥作用主要是在强紫外光条件下,茶树体内新陈代谢过程中的氧化势加强,从而产生花青素。吴华玲等^[15]研究发现,大部分紫芽茶在夏季颜色最深,说明茶树花青素的合成与光照密切相关,但同时也发现丹凤芽叶的红紫色在春季最深,这可能是其本身的遗传因子决定的特性,需要进一步的研究。而茶树花瓣的呈色也与光照密切相关。胡可等^[64]研究发现,叶片是接受光信号的器官,它不仅自身利用,还可以将光信号传递到花冠组织中,促进花冠中花青素的合成,从而使花器官呈现丰富的表型。并且有研究发现^[43,65],光诱导花青素降解的最终产物与热降解一致,而降解机制主要来自黄嘌呤阳离子的激发。

温度是影响花青素合成的另一个重要因素。适宜的温度会增加花青素的合成,而极高或极低的温度会减少花青素的积累,诱导色素的降解。高温不仅通过抑制气孔来抑制光合作用,而且直接抑制花青素的积累。安欣等^[66]研究发现,在低温条件下,植物更容易呈现最佳的色彩表型。这可能是因为低温条件下诱导花青素大量积累,也可能是低温导致光合色素合成受阻。胡可等^[64]研究发现,低温能诱导花青素的积累,高温则会加速花青素的降解。MARITIM 等^[67]在研究 TRFK306 时发现,紫芽茶在干燥和炎热的季节会褪色变绿,然后在天气潮湿和凉爽时迅速恢复紫色。这可能是因为肯尼亚夏季温度过高,使得花青素生物合成能力的丧失或抑制,以及大多数花青素转运体受到抑制。温度对花青素的调控作用也可能通过间接调控。梅菊芬等^[31]研究发现,糖可能是花青素合成的触发剂,低温条件下,茶树的花青素含量增加,可能是由于单糖含量增加,诱发花青素的合成。

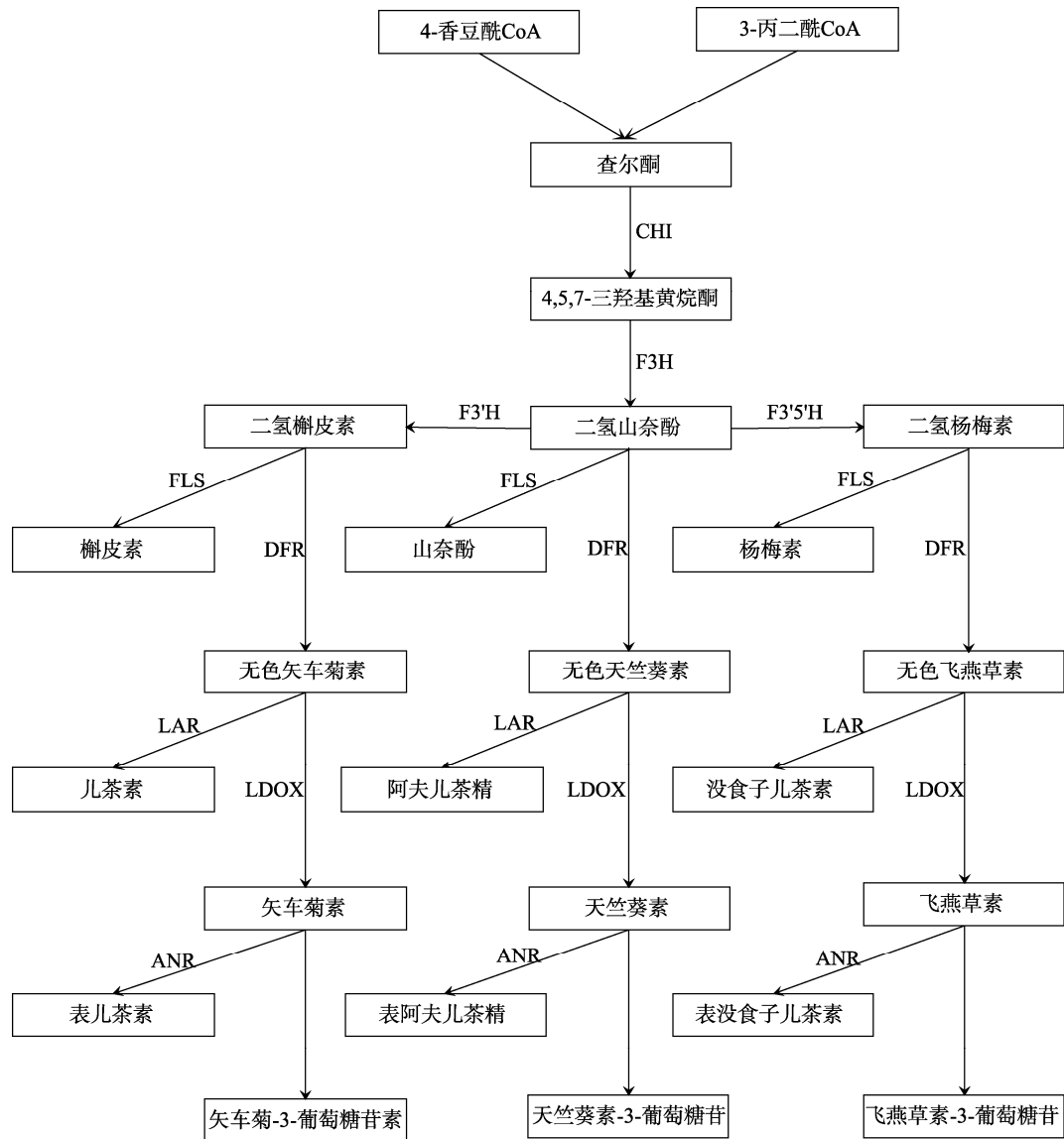
其他的环境因子,如海拔、激素以及营养元素等都会影响茶树花青素的合成与降解。汪恒武^[55]研究发现,海拔越高,红紫芽茶越多。可能是因为高山空气干净,紫外辐射丰富。同时提出,使用磷肥或硼肥,可以抑制花青素的产生,

这可能与促进糖类运转和转化有关系。高晨曦等^[68]研究 3 个紫化茶树品种发现,花青素合成与脱落酸(abscisic acid, ABA)呈正相关。

4 高花青素茶中花青素的合成机制

许多科研工作者现已对花青素生物合成的调控机制进行了深入的研究。花青素是类黄酮生物合成途径中最主要的代谢产物之一,其合成途径是花青素积累与器官着色的基础。已有大量研究证明了花青素的合成通路^[62,69-72],花青素的合成主要受两类基因的控制,一类是结构基因,编码花青素生物合成的催化酶,如查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)、查尔酮异构酶(chalcone isomerase, CHI)、黄酮醇-3-羟化酶(flavonoid hydroxylase, F3H)、类黄酮 3'-羟化酶(flavonoid-3'-hydroxylase, F3'H)、类黄酮 3',5'-羟化酶(flavonoid-3',5'-hydroxylase, F3'5'H)、二氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol 4-reductase, DFR)、无色花色素双加氧酶(leucoanthocyanidin dioxygenase, LDOX)花青素合成酶(anthocyanidin synthase, ANS)以及黄酮醇合成酶(flavonol synthase, FLS)等,见图 2;另一类则是调节基因,编码的转录因子应答外界刺激,调控结构基因的时空表达。在花青素合成调控过程中有 WD40、WRKY、R2R3-MYB、BZIP、bHLH、MADS-box 等各种转录因子,这些转录因子可以通过正负调控来影响花青素合成途径中基因的表达,合成的不稳定的花青素通过糖基化修饰形成稳定的花青素苷后,再被转运到液泡发挥其表型功能。到目前为止已发现 4 类蛋白可能参与花青素的转运^[73],如哺乳动物的胆红素易位酶同系物(biliverdin translocase-homologue, BTL-homologue)、多药和有毒化合物排出家族(multidrug and toxic compound extrusion, MATE)、多药耐药抗性相关蛋白(multidrug resistance-associated protein, MRP)和谷胱甘肽转移酶(glutathione S-transferase, GST)。在生产实践中,一些紫芽茶在秋冬季节会变成绿色,这种叶色转变的分子机制还不清楚,但现有的研究已经发现了参与花青素降解的 3 个候选的基因家族,有 β -葡萄糖苷酶(β -D-glucosidase)、多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)和过氧化物酶(peroxidase, POD)。它们主要通过两种途径参与花青素的降解,一种是直接通过过氧化物酶氧化作用降解;一种是先通过 β -葡萄糖苷酶去糖基化,然后通过多酚氧化酶或过氧化物酶氧化进行降解^[73-74]。

MARITIM 等^[74]研究发现,花青素合成与大部分转录因子、转运蛋白呈正相关,与 MYB4、MYB5、PPO 呈负相关。梁猛^[75]通过研究紫娟的代谢调控发现,在 bHLH 和 HY5(long hypocotyl 5)等转录因子的调控下,花青素合成相关基因 CHS、CHI、ANS 等转录活性增强,使对应蛋白的表达量升高,有利于花青素的合成。ZHOU 等^[34]研究发现,高丰度的 CHI 和 CHS 基因可能是武夷奇种 18 的紫梢表型产生的原因。WANG 等^[76]研究发现,紫芽茶相对于绿



注: 辅酶 A(coenzyme A, CoA); 无色花青素还原酶(leucoanthocyanidin reductase, LAR); 花青素还原酶(anthocyanidin reductase, ANR)。

图 2 花青素生物合成途径
Fig.2 Biosynthetic pathway of anthocyanins

芽 *CHS*、*CHI*、*DFR*、*HY5*、*bHLH* 等基因的表达量较高。并且与绿叶相比, 紫色叶片积累了更多的脱氢奎尼酸脱氢酶(3-dehydroquinate dehydratase, DHQ)和分支酸变位酶(chorismate mutase, CM), 表明有充足的苯丙氨酸作为底物, 为花青素的合成提供充足的原材料。并且发现肉桂酰辅酶 A 还原酶 1 (cinnamoyl-CoA reductase 1, CCR)、漆酶 6 (accase-6, LAC)和 POD 丰度降低, 表明大量中间代谢产物流向花青素合成途径。梁猛^[75]通过研究发现, 在花青素糖基转移酶(anthocyanidin 3-O-glucosyltransferase, UFGT)和 ATP 结合盒(ATP-binding cassette, ABC)转运体的作用下, 花青素单体快速被糖基化修饰, 并被运往液泡, 这有助于花青素在细胞中的稳定与积累。而关于茶树中的花青素降

解研究较少。CAI 等^[43]研究发现, 紫芽茶在变色过程中, 介质中的多酚逐渐被氧化为邻醌类物质, 邻醌类物质通过邻醌与花青素醌之间的聚合或花青素醌内的非酶促自缔合, 最终生成无色的花青素。环境因子也通过对基因的调节来影响花青素的合成与积累。SHI 等^[77]研究表明, 茶树喜温怕寒, 温度通过影响花青素合成相关的酶活性, 从而影响芽叶花青素的含量。HUH 等^[78]研究发现, *DFR* 和 *ANS* 对温度响应敏感, 高温处理后表达量均急剧下降。LI 等^[79]等研究紫嫣发现, 紫外线辐射抑制了 LAR、ANR 和黄酮醇合酶的表达水平, 上调了 *F3'5'H*、*DFR*、*ANS* 的表达水平。同时有一些研究发现^[7,80], *COP1* (constitutively photomorphogenic 1)转录因子是光响应发育

和生理过程的中心开关, 而 HY5 是植物光形态建成过程中最关键、最具代表性的转录因子。同时发现, 高温触发 COP1 进入细胞核, 会破坏 HY5 的稳定并抑制花青素的生物合成。低温使 COP1 从细胞核中消耗, 导致 HY5 的稳定和花青素合成的增加。

5 结束语

花青素在茶树中普遍存在, 虽然含量较低但依然对茶叶的滋味品质影响较大。近年来, 对不同园艺作物中花青素的合成、代谢机制进行了大量研究, 相关结果为茶树花青素合成机制提供了借鉴意义。但是由于各物种的遗传背景不同, 不同的园艺作物的花青素合成与调控机制仍然有较大的差别。目前茶树花青素的研究已经跨越普通分子生物学领域, 通过借助表观基因组学、代谢组学、转录组学、蛋白组学以及基因组学等技术手段联合分析, 为阐明茶树花青素的合成、降解、调控机制提供了新机遇。鉴于花青素合成通路与其他黄酮类的复杂关系, 关于茶树花青素的研究仍有如下方向值得探索: (1)花青素苷合成机制及其茶叶品质的关系。(2)花青素下游产物代谢调控网络。(3)不同品种茶树花青素的积累机制。(4)花青素降解机制。

参考文献

- [1] 李明超, 刘莹, 杨洋, 等. 紫娟茶主要化学成分及药理活性研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2019, 10(8): 2293–2299.
- [2] LI MC, LIU Y, YANG Y, *et al.* Research advance in chemical constituents and pharmacological activities of Zijuan tea [J]. J Food Safe Qual, 2019, 10(8): 2293–2299.
- [3] 杨家干. 高花青素茶研究进展[J]. 蚕桑茶叶通讯, 2017, 191(5): 26–29.
- [4] YANG JG. Research progress of high anthocyanin tea [J]. Newsl Sericult Tea, 2017, 191(5): 26–29.
- [5] LIU J, ZHOU H, SONG L, *et al.* Anthocyanins: Promising natural products with diverse pharmacological activities [J]. Molecules, 2021, 26(13): 3807.
- [6] KHOO HE, AZLAN A, TANG ST, *et al.* Anthocyanidins and anthocyanins: colored pigments as food, pharmaceutical ingredients, and the potential health benefits [J]. Food Nutr Res, 2017, 61(1): 1361779.
- [7] SILVA P, MOSCA L. Editorial for special issue: Anthocyanin [J]. Molecules, 2021, 26(9): 2496.
- [8] YANG W, GUO Y, LIU M, *et al.* Structure and function of blueberry anthocyanins: A review of recent advances [J]. J Funct Foods, 2022, 88(1): 104864.
- [9] ZHOU J, MENG J, ZHANG S, *et al.* The UV-B-induced transcription factor HY5 regulated anthocyanin biosynthesis in *Zanthoxylum bungeanum* [J]. Int J Mol Sci, 2022, 23(5): 2651.
- [10] GONÇALVES AC, NUNES AR, FALCÃO A, *et al.* Dietary effects of anthocyanins in human health: A comprehensive review [J]. Pharmaceuticals, 2021, 14(7): 690.
- [11] SHI N, CHEN X, CHEN T. Anthocyanins in colorectal cancer prevention review [J]. Antioxidants, 2021, 10(10): 1600.
- [12] 李煦, 白雪晴, 刘长霞, 等. 天然花青素的抗氧化机制及功能活性研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2021, 12(20): 8163–8171.
- [13] LI X, BAI XQ, LIU CX, *et al.* Research progress on antioxidant mechanism and functional activity of natural anthocyanin [J]. J Food Saf Qual, 2021, 12(20): 8163–8171.
- [14] WEI K, WANG L, ZHANG Y, *et al.* A coupled role for CsMYB75 and CsGSTF1 in anthocyanin hyperaccumulation in purple tea [J]. Plant J, 2019, 97(5): 825–840.
- [15] 杨纯婧, 谭礼强, 杨昌银, 等. 高花青素紫芽茶树新品种紫嫣[J]. 中国茶叶, 2020, 42(9): 8–11.
- [16] YANG CJ, TAN LQ, YANG CY, *et al.* Anthocyanin-rich purple shoots tea cultivar Ziyan [J]. China Tea, 2020, 42(9): 8–11.
- [17] 吉庆勇, 姜艳华, 何卫中, 等. 65 份叶色紫化茶树种质资源生化成分分析[J]. 茶叶通讯, 2021, 48(1): 20–27.
- [18] JI QY, LOU YH, HE WZ, *et al.* Analysis of biochemical components of 65 tea germplasm resources with purple leaf color [J]. J Tea Commun, 2021, 48(1): 20–27.
- [19] 王睿. 紫芽茶的研究进展[J]. 时代农机, 2016, 43(6): 148–150.
- [20] WANG R. The research progress of purple bud tea [J]. Times Agric Mach, 2016, 43(6): 148–150.
- [21] 吴华玲, 乔小燕, 李家贤, 等. “红紫芽”茶树新品系的生物学特性研究[J]. 热带作物学报, 2011, 32(6): 1009–1015.
- [22] WU HL, QIAO XY, LI JX, *et al.* Biological characters of new tea germplasm with reddishviolet shoots [J]. Chin J Tropical Crops, 2011, 32(6): 1009–1015.
- [23] 刘霞, 李芳, 宋勤飞, 等. 大厂茶紫芽品系 P113 不同季节花青素调控相关基因表达分析[J]. 茶叶科学, 2021, 41(6): 789–801.
- [24] LIU X, LI F, SONG QF, *et al.* Analysis of gene expression related to anthocyanin regulation of ‘P113’ purple strain of *Camellia tachangensis* F. C. Zhang in different seasons [J]. J Tea Sci, 2021, 41(6): 789–801.
- [25] 王志霞, 苏丹, 任洪涛, 等. 紫娟与丹妃挥发性成分差异分析[J]. 食品安全质量检测学报, 2021, 12(18): 7388–7396.
- [26] WANG ZX, SU D, REN HT, *et al.* Analysis of the difference in the volatile components between Zijuan and Danfei [J]. J Food Saf Qual, 2021, 12(18): 7388–7396.
- [27] ZHOU C, MEI X, ROTHENBERG DON, *et al.* Metabolome and transcriptome analysis reveals putative genes involved in anthocyanin accumulation and coloration in white and pink tea (*Camellia sinensis*) flower [J]. Molecules, 2020, 25(1): 190.
- [28] 朱慧, 李云, 陈树思, 等. 野生红茵茶的生化品质[J]. 韩山师范学院学报, 2017, 38(3): 35–40.
- [29] ZHU H, LI Y, CHEN SS, *et al.* Biochemical quality of wild red inulin tea [J]. J Hanshan Normal Univ, 2017, 38(3): 35–40.
- [30] 徐吉祥, 陆望星, 代凤玲. 飞来紫茶的生态栽培模式探讨[J]. 广东茶业, 2018, 159(3): 10–12.
- [31] XU JX, LU WX, DAI FL. Exploring the ecological cultivation mode of Fei Lai purple tea [J]. Guangdong Tea, 2018, 159(3): 10–12.
- [32] 唐秀华, 孙威江, 洪瑶新, 等. 不同叶色茶树品种(系)花青素合成相关基因的表达水平[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2019, 48(6): 742–745.
- [33] TANG XH, SUN WJ, HONG YX, *et al.* Differential expression of genes associated with anthocyanin synthesis in *Camellia sinensis* varieties with different leaf colors [J]. J Fujian Agric Forestry Univ (Nat Sci Ed), 2019, 48(6): 742–745.
- [34] 魏明秀, 卢明基, 陈晓岚, 等. 金茗早等 3 个茶树新品系生物学性状调查[J]. 福建茶叶, 2021, 43(9): 30–32.
- [35] WEI MX, LU MJ, CHEN XL, *et al.* Investigation of biological traits of three new tea tree strains including Jinmingzao [J]. Fujian Tea, 2021, 43(9): 30–32.
- [36] SHEN J, ZOU Z, ZHANG X, *et al.* Metabolic analyses reveal different mechanisms of leaf color change in two purple-leaf tea plant (*Camellia sinensis* L.) cultivars [J]. Hortic Res, 2018, 5(1): 5890.
- [37] HE X, ZHAO X, GAO L, *et al.* Isolation and characterization of key genes

- that promote flavonoid accumulation in purple-leaf tea (*Camellia sinensis* L.) [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 3912.
- [25] 刘林峰. 紫芽茶树花色苷富集特性及其高纯品制备技术研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2018.
- LIU LF. Studies on the characteristics of anthocyanin accumulation and high purity preparation technology of purple buds from tea plants [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2018.
- [26] 周天山, 王新超, 余有本, 等. 紫芽茶树类黄酮生物合成关键酶基因表达与总儿茶素、花青素含量相关性分析[J]. *作物学报*, 2016, 42(4): 525–531.
- ZHOU TS, WANG XC, YU YB, *et al.* Correlation analysis between total catechins (or anthocyanins) and expression levels of genes involved in flavonoids biosynthesis in tea plant with purple leaf [J]. *Acta Agron Sin*, 2016, 42(4): 525–531.
- [27] KILEL EC, FARAJ AK, WANYOKO JK, *et al.* Green tea from purple leaf coloured tea clones in Kenya-Their quality characteristics [J]. *Food Chem*, 2013, 141(2): 769–775.
- [28] LAI Y, LI S, TANG Q, *et al.* The dark-purple tea cultivar ‘Ziyan’ accumulates a large amount of delphinidin-related anthocyanins [J]. *J Agric Food Chem*, 2016, 64(13): 2719–2726.
- [29] 解东超. 紫娟茶中花青素及其在加工过程中变化规律研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- XIE DC. Research on anthocyanins of Zijuan and their varying patterns during the process [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2017.
- [30] DA SILVA TBV, CASTILHO PA, SÁ-NAKANISHI ABD, *et al.* The inhibitory action of purple tea on *in vivo* starch digestion compared to other *Camellia sinensis* teas [J]. *Food Res Int*, 2021, 150(A): 110781.
- [31] 梅菊芬, 徐德良, 汤茶琴, 等. 茶树花青素及其种质资源的研究和利用进展[J]. *热带农业工程*, 2013, 37(1): 42–46.
- MEI JF, XU DL, TANG CQ, *et al.* Advances on research and utilization of tea tree (*Camellia sinensis*) anthocyanins and its germplasm resources [J]. *Trop Agric Eng*, 2013, 37(1): 42–46.
- [32] 王建晖, 岳光, 刘士健. 紫芽茶生化成分及其保健饮料的研究与开发[J]. *饮料工业*, 2003, (1): 15–18.
- WANG JH, YUE G, LIU SJ. Research and development of biochemical composition of purple bud tea and its health drink [J]. *Bever Ind*, 2003, (1): 15–18.
- [33] 谭晓琴, 李伟, 王聪明, 等. ‘紫嫣’和‘紫娟’茶树花青素及主要生化成分季节性的变化[J]. *热带作物学报*, 2021, 42(1): 168–174.
- TAN XQ, LI W, WANG CM, *et al.* Seasonal changes of anthocyanins and main biochemical components in ‘Ziyan’ and ‘Zijuan’ tea plants [J]. *Chin J Trop Crops*, 2021, 42(1): 168–174.
- [34] ZHOU Q, CHEN Z, LEE J, *et al.* Proteomic analysis of tea plants (*Camellia sinensis*) with purple young shoots during leaf development [J]. *PLoS One*, 2017, 12(5): e177816.
- [35] 赵先明, 王孝仕, 杜晓. 茶树紫色芽叶的呈味特征及降低苦涩味的研究[J]. *茶叶科学*, 2009, 29(5): 372–378.
- ZHAO XM, WANG XS, DU X. Taste characteristics of purple tea leaf and the reduction of bitterness and astringency [J]. *J Tea Sci*, 2009, 29(5): 372–378.
- [36] HU J, ZHANG L, SHENG Y, *et al.* Screening tea hybrid with abundant anthocyanins and investigating the effect of tea processing on foliar anthocyanins in tea [J]. *Folia Horti*, 2020, 32(2): 279–290.
- [37] 纪容全. 博罗紫芽茶适制性及其花青素组分分析[D]. 广州: 华南农业大学, 2017.
- JI RQ. Processing suitability and anthocyanins component of Boluo ‘ZiYa’ tea [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2017.
- [38] PATRICIA C, LUCA T, LUCIA P, *et al.* Antioxidant activity of white, green and black tea obtained from the same tea cultivar [J]. *Food Res Int*, 2013, 53(2).
- [39] KERIO LC, WACHIRA FN, WANYOKO JK, *et al.* Total polyphenols, catechin profiles and antioxidant activity of tea products from purple leaf coloured tea cultivars [J]. *Food Chem*, 2013, 136(3–4): 1405–1413.
- [40] 周志高, 车玉萍, 罗质超, 等. 历史名茶-阳羡紫笋的品质化学初探[J]. *蚕桑茶叶通讯*, 2004, (1): 23–25.
- ZHOU ZG, CHE YP, LUO ZC, *et al.* A preliminary investigation on the quality chemistry of historical tea-Yangxian purple bamboo shoots [J]. *News Sericult Tea*, 2004, (1): 23–25.
- [41] QI QQ, C MG. Anthocyanins and proanthocyanidins: Chemical structures, food sources, bioactivities, and product development [J]. *Food Rev Int*, 2022.
- [42] HE X, HUANG R, LIU L, *et al.* CsUGT78A15 catalyzes the anthocyanidin 3-O-galactoside biosynthesis in tea plants [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2021, 166(12): 738–749.
- [43] CAI D, LI X, CHEN J, *et al.* A comprehensive review on innovative and advanced stabilization approaches of anthocyanin by modifying structure and controlling environmental factors [J]. *Food Chem*, 2022, 366(1): 130611.
- [44] ENARU B, DREȚCANU G, POP TD, *et al.* Anthocyanins: Factors affecting their stability and degradation [J]. *Antioxidants*, 2021, 10(12): 1967.
- [45] LI M, SHEN Y, LING T, *et al.* Analysis of differentiated chemical components between Zijuan purple tea and Yunkang green tea by UHPLC-Orbitrap-MS/MS combined with chemometrics [J]. *Foods*, 2021, 10(5): 1070.
- [46] JOSHI R, RANA A, GULATI A. Studies on quality of orthodox teas made from anthocyanin-rich tea clones growing in Kangra valley, India [J]. *Food Chem*, 2015, 176(6): 357–366.
- [47] ZHOU Q, SUN W, LAI Z. Differential expression of genes in purple-shoot tea tender leaves and mature leaves during leaf growth [J]. *J Sci Food Agric*, 2016, 96(6): 1982–1989.
- [48] 潘亚燕, 吴华玲, 李家贤, 等. 红紫芽茶利用研究进展[J]. *广东农业科学*, 2015, 42(1): 8–12.
- PAN YL, WU HL, LI JX, *et al.* Advances in research and utilization of purple tea [J]. *Guangdong Agric Sci*, 2015, 42(1): 8–12.
- [49] 念波, 段双梅, 石兴云, 等. 6个红紫芽茶 14种化学成分含量测定比较[J]. *食品工业*, 2020, 41(2): 189–193.
- NIAN B, DUAN SM, SHI XY, *et al.* Determination of the contents of 14 components in 6 purple tea shoots [J]. *Food Ind*, 2020, 41(2): 189–193.
- [50] 杨兴荣, 矣兵, 李友勇, 等. 紫芽茶树种质资源主要生化成分差异性分析[J]. *山东农业科学*, 2015, 47(12): 14–19.
- YANG XR, YI B, LI YY, *et al.* Differential analysis on differences of major biochemical components of purple-bud tea tree germplasm resources [J]. *Shandong Agric Sci*, 2015, 47(12): 14–19.
- [51] 游小妹, 钟秋生, 林郑和, 等. 18个紫芽新品系芽叶特性及生化成分分析[J]. *茶叶学报*, 2018, 59(1): 43–46.
- YOU XM, ZHONG QS, LIN ZH, *et al.* Characteristics and biochemical composition of purple spring shoots of eighteen tea germplasms [J]. *Acta Tea Sin*, 2018, 59(1): 43–46.
- [52] 吴华玲, 何玉媚, 李家贤, 等. 11个红紫芽茶树新品系的芽叶特性和生化成分研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2012, 13(1): 42–47.
- WU HL, HE YM, LI JX, *et al.* Shoot traits and biological compositions among eleven new tea germplasms with red dishviolet shoots [J]. *J Plant Genet Resour*, 2012, 13(1): 42–47.
- [53] 蔡丽, 梁名志, 夏丽飞, 等. “紫娟”茶外观表象差异研究[J]. *西南农业学报*, 2010, 23(3): 700–703.
- CAI L, LIANG MZ, XIA LF, *et al.* Study on exterior appearance difference of “Zijuan” [J]. *Southwest China J Agric Sci*, 2010, 23(3): 700–703.

- [54] 张文锦, 梁月荣, 张方舟, 等. 覆盖遮荫对乌龙茶产量、品质的影响[J]. 茶叶科学, 2004, (4): 276–282.
- ZHANG WJ, LIANG YR, ZHANG FZ, *et al.* Effects on the yield and quality of oolong tea by covering with shading net [J]. J Tea Sci, 2004, (4): 276–282.
- [55] 汪恒武. 茶树红紫芽叶形成及其控制的探讨[J]. 茶叶通讯, 1979, (3): 6–15.
- WANG HW. Exploration on the formation of red and purple buds of tea trees and their control [J]. J Tea Commun, 1979, (3): 6–15.
- [56] 王萌, 常格, 王琦, 等. 4种园林树木叶片秋季变色期的呈色机理[J]. 林业与生态科学, 2020, 35(1): 93–98.
- WANG M, CHANG G, WANG Q, *et al.* The leaf color mechanism of four tree species with red leaves in autumn color-changing period of leaves of 4 garden trees [J]. Forest Ecol Sci, 2020, 35(1): 93–98.
- [57] 廖婷, 付琳, 郭丽琴, 等. 酒金柏色素变化及光合作用响应特征[J]. 中国农学通报, 2021, 37(29): 56–63.
- LIAO T, FU L, GUO LQ, *et al.* Pigment change and photosynthetic response characteristics of *Plantycladus orientalis* cv. Semperourescens [J]. Chin Agric Sci Bull, 2021, 37(29): 56–63.
- [58] 商彩丽, 刘青, 王明晓, 等. 植物叶色变异的分子机理研究进展[J]. 山东农业科学, 2021, 53(7): 127–134.
- SHANG CL, LIU Q, WANG MX, *et al.* Research progress on molecular mechanisms of leaf color variation in plants [J]. Shandong Agric Sci, 2021, 53(7): 127–134.
- [59] SUNIL L, SHETTY NP. Biosynthesis and regulation of anthocyanin pathway genes [J]. Appl Microbiol Biot, 2022, 106(5–6): 1783–1798.
- [60] MA Y, MA X, GAO X, *et al.* Light induced regulation pathway of anthocyanin biosynthesis in plants [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(20): 11116.
- [61] GAO H, JIANG H, CUI J, *et al.* Review: The effects of hormones and environmental factors on anthocyanin biosynthesis in apple [J]. Plant Sci, 2021, 312(11): 111024.
- [62] WANG Y, LIU S, WANG H, *et al.* Identification of the regulatory genes of UV-B-induced anthocyanin biosynthesis in pepper fruit [J]. Int J Mol Sci, 2022, 23(4): 1960.
- [63] LANDI M, AGATI G, FINI A, *et al.* Unveiling the shade nature of cyanic leaves: A view from the “blue absorbing side” of anthocyanins [J]. Plant Cell Environ, 2021, 44(4): 1119–1129.
- [64] 胡可, 韩科厅, 戴思兰. 环境因子调控植物花青素合成及呈色的机理[J]. 植物学报, 2010, 45(3): 307–317.
- HU K, HAN KT, DAI SL. Mechanism of environmental factors regulating the synthesis and color presentation of plant anthocyanin glycosides [J]. Chin Bull Botany, 2010, 45(3): 307–317.
- [65] JIN W, XIANG L, PENG D, *et al.* Study on the coupling progress of thermo-induced anthocyanins degradation and polysaccharides gelation [J]. Food Hydrocolloid, 2020, 105(8): 105822.
- [66] 安欣, 王亚芸, 任建武, 等. 环境因素对彩叶植物色素含量的相关影响[J]. 中国园艺文摘, 2013, 29(11): 19–21.
- AN X, WANG YY, REN JW, *et al.* Relevant effects of environmental factors on pigment content of foliage plants [J]. Chin Hortic Abs, 2013, 29(11): 19–21.
- [67] MARITIM TK, KORIR RK, NYABUNDI KW, *et al.* Molecular regulation of anthocyanin discoloration under water stress and high solar irradiance in pluckable shoots of purple tea cultivar [J]. Planta, 2021, 254(5): 85.
- [68] 高晨曦, 黄艳, 李晶, 等. 茶树新梢内源激素与叶片色泽形成的调控关系研究[J]. 茶叶科学, 2021, 41(6): 802–812.
- GAO CX, HUANG Y, LI J, *et al.* Research on the regulation relationship between endogenous hormones in tea shoots and leaf color formation [J]. J Tea Sci, 2021, 41(6): 802–812.
- [69] HE Q, REN Y, ZHAO W, *et al.* Low temperature promotes anthocyanin biosynthesis and related gene expression in the seedlings of purple head Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) [J]. Genes, 2020, 11(1): 81.
- [70] MACKON E, CHARLIE G, DONGHO J, *et al.* Recent insights into anthocyanin pigmentation, synthesis, trafficking, and regulatory mechanisms in rice (*Oryza sativa* L.) caryopsis [J]. Biomolecules, 2021, 11(3): 394.
- [71] LIU H, LIU Z, WU Y, *et al.* Regulatory mechanisms of anthocyanin biosynthesis in apple and pear [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(16): 8441.
- [72] 刘恺媛, 王茂良, 辛海波, 等. 植物花青素合成与调控研究进展[J]. 中国农学通报, 2021, 37(14): 41–51.
- LIU KY, WANG ML, XIN HB, *et al.* Anthocyanin biosynthesis and regulate mechanisms in plants: A review [J]. Chin Agric Sci Bull, 2021, 37(14): 41–51.
- [73] 庄维兵, 刘天宇, 束晓春, 等. 植物体内花青素苷生物合成及呈色的分子调控机制[J]. 植物生理学报, 2018, 54(11): 1630–1644.
- ZHUANG WB, LIU TY, SHU XC, *et al.* Molecular regulation mechanism of anthocyanin glycoside biosynthesis and color presentation in plants [J]. Plant Physiol J, 2018, 54(11): 1630–1644.
- [74] MARITIM TK, MASAND M, SETH R, *et al.* Transcriptional analysis reveals key insights into seasonal induced anthocyanin degradation and leaf color transition in purple tea [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] [J]. Sci Rep, 2021, 11(1): 1244.
- [75] 梁猛. 紫娟茶树花青素代谢调控的差异蛋白质组研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2015.
- LIANG M. Analysis of differentially expressed proteins associated with regulation of anthocyanin metabolism in Zijuan tea (*Camellia sinensis* var. Kitamura) [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015.
- [76] WANG L, PAN D, LIANG M, *et al.* Regulation of anthocyanin biosynthesis in purple leaves of Zijuan tea (*Camellia sinensis* var. Kitamura) [J]. Int J Mol Sci, 2017, 18(4): 833.
- [77] SHI J, SIMAL-GANDARA J, MEI J, *et al.* Insight into the pigmented anthocyanins and the major potential co-pigmented flavonoids in purple-coloured leaf teas [J]. Food Chem, 2021, 363(11): 130278.
- [78] HUH EJ, SHIN HK, CHOI SY, *et al.* Thermosusceptible developmental stage in anthocyanin accumulation and color response to high temperature in red chrysanthemum cultivars [J]. Korean J Hortic Sci, 2008, 26(4): 357–361.
- [79] LI W, TAN LQ, ZOU Y, *et al.* The effects of ultraviolet A/B treatments on anthocyanin accumulation and gene expression in dark-purple tea cultivar ‘Ziyan’ (*Camellia sinensis*) [J]. Molecules, 2020, 25(2): 354.
- [80] LAFOUNTAIN AM, YUAN YW. Repressors of anthocyanin biosynthesis [J]. New Phytol, 2021, 231(3): 933–949.

(责任编辑: 韩晓红 张晓寒)

作者简介



张凯凯, 硕士研究生, 主要研究方向为茶树生物技术与资源利用。
E-mail: zhangkaikai1010@163.com



张凌云, 博士, 副教授, 主要研究方向为茶树生物技术与资源利用。
E-mail: zhanglingyun@scau.edu.cn