

DOI: 10.19812/j.cnki.jfsq11-5956/ts.20241029006

引用格式: 周慧, 张凯凯, 张欢, 等. 茶树花青素的代谢调控研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2025, 16(3): 106–114.
ZHOU H, ZHANG KK, ZHANG H, *et al.* Research progress on the regulation of anthocyanidins metabolism in tea plant [J].
Journal of Food Safety & Quality, 2025, 16(3): 106–114. (in Chinese with English abstract).

茶树花青素的代谢调控研究进展

周 慧, 张凯凯, 张 欢, 杜悦阳, 张凌云*

(华南农业大学园艺学院, 广州 510642)

摘 要: 花青素是茶树中重要的次生代谢产物, 具有抗氧化、抗炎、预防心血管疾病等显著的健康功效, 是紫茶叶片着色的关键物质, 其生物合成受到内源和外源的共同调控。本文对茶树花青素代谢调控机制进行系统阐述, 重点论述不同紫茶品种及特性、花青素的生物合成、调控网络、外界环境及降解机制对其积累的影响, 并对未来的研究方向进行展望。以期更好解析茶树叶片花青素生物合成的分子调控机制, 为人工精准调控茶叶叶色和选育高花青素茶树品种提供参考价值。

关键词: 紫茶; 花青素; 代谢; 调控网络

Research progress on the regulation of anthocyanidins metabolism in tea plant

ZHOU Hui, ZHANG Kai-Kai, ZHANG Huan, DU Yue-Yang, ZHANG Ling-Yun*

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

ABSTRACT: Anthocyanidins are important secondary metabolites in tea plant with significant health benefits, such as antioxidant and anti-inflammatory properties, as well as prevention of cardiovascular diseases. They play a key role in the coloration of purple tea leaves, and their biosynthesis is regulated by both endogenous and exogenous factors. This paper systematically reviewed the metabolic regulation mechanism of anthocyanin in tea plant, with emphasis on discussing different varieties and characteristics of purple tea, biosynthesis pathways, regulatory networks, the influence of external environments, degradation mechanisms, and prospected the future research direction, so as to better analyze the molecular regulation mechanism of anthocyanin biosynthesis in tea leaves, accurately regulate leaf color in tea plant artificially, and provide reference value for cultivating anthocyanin-rich tea plant varieties.

KEY WORDS: purple tea; anthocyanidins; metabolism; governance network

0 引 言

花青素广泛存在于植物不同器官中, 赋予植物鲜艳多彩的颜色, 保护其抵抗生物和非生物胁迫, 吸引昆虫为植物传播花粉具有重要作用。花青素保健功能显著, 比维

生素 C、E 抗氧化活性更高, 具有抗衰老、增进视力、抗辐射、抗炎、抗癌、预防心血管疾病等诸多健康功效^[1-2], 使人类从 20 世纪的维生素时代进入到 21 世纪的花青素时代。花青素常以糖苷形式稳定储存于液泡, 称为花色苷, 植物中已鉴定的花色苷种类超过 550 种^[3-4], 其中天竺葵素、矢

收稿日期: 2024-10-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(32072628)

第一作者: 周慧(2000—), 女, 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: zh15879334458@163.com

*通信作者: 张凌云(1972—), 男, 博士, 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

车菊素、飞燕草素、芍药素、矮牵牛素和锦葵素等6种花青素单体形成的衍生物为常见的花色苷^[5]。

正常绿色茶树品种花青素含量在0.01%~1.0%，紫芽茶花青素含量高达0.5%~1.0%，如紫鹃、紫嫣等，其嫩芽、嫩叶、嫩茎呈现紫色^[6]。花青素属于类黄酮合成途径的一个分支，在模式植物研究较深入，由于茶树基因组具有高度杂合、基因组庞大且高度重复等特点，解析茶树花青素代谢调控分子机制研究进展缓慢。茶树花青素分子生物学研究从初期克隆通路基因，探究外界环境对花青素积累的影响，多组学测序技术挖掘协同的调控因子等，探明叶片紫色形成的分子机制和为高花青素紫茶品种选育提供借鉴，本文回顾茶树花青素代谢调控机制的研究进展，并对未来分子机制研究提供展望，为相关研究的进一步发展提供参考依据。

1 不同紫茶品种及外界环境对花青素积累的影响

1.1 不同紫茶品种及特性

因花青素具有显著的健康功效，高花青素紫茶品种逐渐被选育，我国、日本及肯尼亚等多个国家已相继培育出紫茶品种，但不同紫茶品种花青素含量、种类和形成的分子机制存在一定差异。

云南省茶叶科学研究所选育的紫娟^[7]，一芽二叶花青素含量达29.14 mg/g，是日本高花青素茶树品种枕个03-1384^[8](花青素含量0.30~0.37 mg/g)的100倍左右，主要为飞燕草糖苷和矢车菊糖苷。同一品种种植在不同茶园，因地理位置和气候条件不同，花青素含量和糖苷衍生物又有较大差别^[8]。四川农业大学选育的紫嫣叶色表型最紫，可能是*F3'5'H*基因表达量高导致高含量的飞燕草素^[9]。福建红芽佛手是绿芽佛手的自然突变体，花青素是绿芽佛手的3~4倍，转录组测序(RNA sequencing, RNA-seq)揭示*CHS*、*F3H*、*DFR*、*LAR*、*ANR*、*UGT75CI*和*UGAT*可能在红芽佛手中发挥重要作用^[10]。贵州大厂茶P113(*Camellia tachangensis* F. C. Zhang)主要为矢车菊素和天竺葵素及其衍生物，代谢组分析矢车菊糖苷衍生物种类最多^[11-12]。紫葵是湄潭台茶N61的自然突变体，CAI等^[13]利用pH示差法测定单叶片花青素含量最高为4.97 mg/g，代谢组分析在茶树叶片首次发现矮牵牛素-3-O-葡萄糖苷。惠州市博罗县发现粉色茶花的柏塘紫芽，纪荣全^[14]利用液相色谱-质谱技术发现鲜叶原料有15种花色苷，首次在茶叶中发现矢车菊-3-O-槐糖甙-5-O-鼠李糖苷、矮牵牛-3-O-(6-p-香豆酰)-5-O-二葡萄糖苷。肯尼亚“TRFK306”花青素种类主要是锦葵素和天竺葵素^[15]。日本“Sunrouge”茶树品种由Cha Chuukanbohon Nou 6(*C. taliensis* × *C. sinensis*)自然杂交代育成，花青素含量远高于Cha Chuukanbohon Nou 6、“Benibana-cha”和“Yabukita”等紫茶品种^[16]。

以上是世界种植面积相对较多的紫茶品种，因紫茶制

成干茶口感偏苦涩，我国大多数紫茶品种种植在当地饮用，如广东省农业科学院茶叶研究所选育的丹妃、丹凤和红叶系列^[17-18]、宜兴紫笋茶、杭州龙井紫芽、湖南农业大学自选9803和自选9809，江北茶区首个紫茶品种(东方紫蝉)等^[19]。

1.2 外源因子对花青素积累的影响

茶树花青素积累受植物自身因素与环境共同影响，环境因子包括光照、温度、植物激素、肥料和糖份等，其中光照包括光质、光强、光周期，强光促进花青素合成。苹果在紫外光(ultraviolet-B, UV-B)照射下花青素积累增多^[20]，WANG等^[21]在拟南芥中发现一个依赖光的HY5-miR858a-MYBL2分子模块调控花青素在适当水平。拟南芥^[22]和苹果^[23-24]在低温条件下花青素积累增多。近年关于茶树的环境因子主要集中在光照和温度对花青素积累的影响。

1.2.1 光照

不同光质对茶树花青素影响不同，紫外光正调节*CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR*表达，红光和蓝光分别促进*CHI*、*ANR*、*ANS*和*CHS*、*F3H*、*DFR*表达，其中红蓝光对*CHI*和*ANR*影响效果相似，共同促进花青素积累^[25]。AKTAR等^[26]分析蓝光、红光和白光对中茗6号花青素积累影响，茶树在蓝光处理花青素积累更高，可能与结构基因(*Cs4CL*、*CsFLS*、*CsDFR1*、*CsUFGT*、*CsGSTF12*)和转录因子*CsMYB75*上调表达相关。紫嫣在UV-A\UV-AB处理，花青素结构基因(*F3H*、*F3'5'H*、*DFR*和*ANS*)和调控因子(TT8、EGL1和TT2)表达上调，*LAR*和*ANR*表达下调，底物更多分流到花青素合成通路^[27]。“龙井43”的自然突变体“龙井紫芽”，遮荫处理下花青素含量减少3倍多，*CsMYB1*(HQ660373)表达显著增加，表明*CsMYB1*可能是花青素合成的抑制因子^[28]。

1.2.2 温度

温度是影响花青素合成的另一关键外因，植物在适当低温花青素合成增多，高温或过低低温抑制基因表达，花青素减少。茶树也呈现相似变化规律，JIANG等^[29]在烟草异源过表达*CsMYB5e*(KY827400)，低温下烟草*ANS*表达量提高导致花青素积累增多。紫茶在不同季节新梢花青素积累存在差异，紫娟和紫嫣在春、夏、秋季花青素总量呈先升高后降低的趋势，夏天含量最高，花青素各组分季节性变化规律与花青素总量变化一致^[30]。

1.2.3 其他环境因素

茶树花青素合成不仅受到光照和温度影响，还受到肥料、激素、糖类等调控花青素合成的外界因子。茶园P肥不合理施用，过多或不足都会诱导天竺葵素和芍药素积累^[31]，缺N花青素结构基因(*CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR*、*ANS*)表达量显著上调，关键酶活性升高，花青素还原酶*ANR*表达量下降，芽叶花青苷含量升高。LI等^[32]在茶树外施褪黑素上调合成基因(*CsCHS*和*CsANS*)的表达促进花青素合成，并提高对砷胁迫的耐受性。LIAO等^[33]外施γ-氨基丁酸提高*CsCHS*和*CsF3H*的表达促进花青素积累，首次在茶树

上报道 γ -氨基丁酸与类黄酮代谢的关联。

因品种和环境不同导致茶树对花青素响应不同,肯尼亚“TRFK306”在炎热、干燥时紫色转为绿色,天气潮湿和凉爽时恢复紫色,与前文强光高温促进花青素积累的结论相反。由于肯尼亚温度过高,花青素合成基因和 ABC、GST、MATE 转运蛋白被抑制使花青素降低^[34]。一般过度低温、强光干旱、缺素等不良环境均促进花青素合成,可

见花青素合成是茶树抵抗逆境的生理表现。

影响茶树花青素合成的内外因子如表 1。

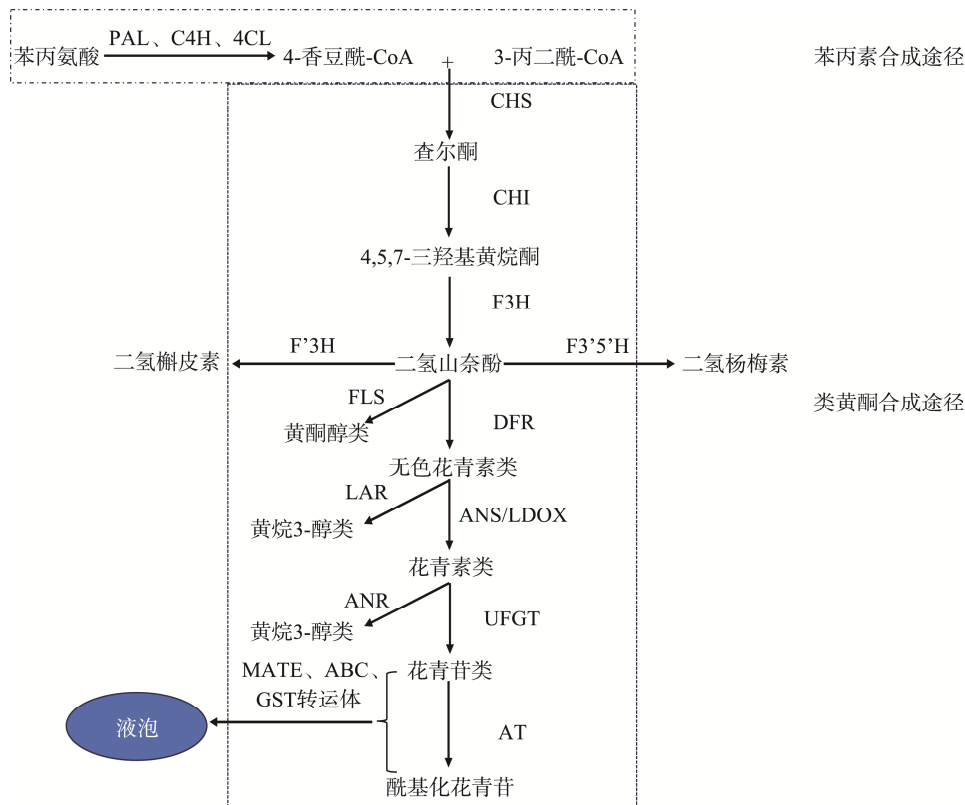
2 花青素合成机制与调控网络

植物花青素合成主要经历两个途径,分别是苯丙素和类黄酮合成途径,其中苯丙氨酸是首个底物,如图 1 所示,是植物积累花青素共有的反应途径。

表 1 影响茶树花青素合成的内外因子

Table 1 Internal and external factors of influencing anthocyanin synthesis

影响茶树花青素合成的内外因子	
内因(特异茶树种质资源)	紫娟 ^[7-8] , 紫嫣 ^[9] , 大厂茶 P113 ^[11-12] , 紫葵 ^[13] , 柏塘紫芽 ^[14] , Sunrouge ^[16] , 红叶 1 号、红叶 2 号、丹妃 ^[17] , TRFK306 ^[34] , 武夷奇种 ^[35-36] , TRFK 91/1 ^[37]
外因(环境因子)	光质 ^[25-27] ; 光强 ^[28] 温度 ^[25,29-30] P 肥 ^[31] ; 褪黑素 ^[32] ; γ -氨基丁酸 ^[33]



注: 苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonialyase, PAL)、肉桂酸羟化酶(cinnamate-4-hydroxylase, C4H)、对香豆酰CoA连接酶(4-coumaryl-CoA ligase, 4CL)、查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)、辅酶A (coenzyme A, CoA)、查尔酮异构酶(chalcone isomerase, CHI)、黄酮酮-3-羟化酶(flavonoid-3-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4-还原酶(dihydroflavonol 4-reductase, DFR)、黄酮醇合成酶(flavonol synthase, FLS)、无色花色素双加氧酶(leucoanthocyanidin dioxygenase, LDOX)、花青素合成酶(anthocyanidin synthase, ANS)、无色花青素还原酶(leucoanthocyanidin reductase, LAR)、花青素还原酶(anthocyanidin reductase, ANR)、类黄酮3-O-葡萄糖基转移酶(flavonoid 3-O-glucosyltransferase, UFGT)、谷胱甘肽S转移酶(glutathione S-transferase, GST)、多药和有毒化合物排出(multidrug and toxic compound extrusion, MATE)、ATP结合盒(ATP-binding cassette, ABC)和酰基转移酶(acyltransferase, AT)。

图1 花青素合成通路图

Fig.1 Synthesis pathway diagram of anthocyanins

2.1 结构基因

2.1.1 苯丙素合成途径

苯丙氨酸为花青素合成的首个底物,由 PAL、C4H 和 4CL 等酶生成 4-香豆酰-CoA,是类黄酮合成的关键酶。有研究^[38-39]从无性系 UPASI-10 茶树品种克隆 PAL (D26596)、C4H (AY641731)、4CL (DQ194356)等基因,当外界环境改变如干旱、外施赤霉素和脱落酸, PAL、C4H 和 4CL 表达量也随之改变。马春雷等^[40]利用基因芯片技术对龙井群体紫化和绿化后代分析,筛选到与花青素合成相关的差异基因 PAL。

2.1.2 类黄酮合成途径

查尔酮是类黄酮合成途径的首个化学物质,由 4-香豆酰-CoA 和 3-丙二酰-CoA 在 CHS 酶催化下合成,然后在一系列酶(CHI、F3H、F3'H 和 F3'5'H)催化下生成二氢黄酮醇。SINGH 等^[41]和马春雷等^[42-43]分别克隆了 CsF3H (AY641730) 和 CsCHS (AY656677)、CsCHI (DQ904329)基因。FLS 和 DFR 决定底物二氢黄酮醇的流向,ZHOU 等^[44]以柏塘粉花和紫娟白色花进行 RNA-seq,揭示 FLS 和 DFR 表达水平不平衡导致底物流向不同造成花色差异,首次在茶树花青素合成中提出底物分流思想。JOSHI 等^[45]以 CSIR-IHBT 的紫色和绿色茶芽为材料,发现紫色芽叶 CsDFR、CsANS 和 CsANR 表达量高于绿色茶芽,相反 CsFLS 和 CsLAR 表达量在绿色芽叶更高。蒋会兵等^[46]以紫娟、云抗 10 号叶片进行 RNA-seq 分析,推测 PAL (Cluster-1850.70337)、CHS、ANS、UFGT 在紫娟茶树花青素合成发挥关键作用,紫娟 FLS 表达量低于云抗 10 号,可能与 DFR 存在底物竞争。MEI 等^[47]同样以两种茶树品种的芽叶进行转录组分析,紫娟中花青素结构基因(ANS、F3'5'H、GTI 和 3GT)显著上调,但转录组数据表明促进花青素合成的 PAPI 家族基因表达量较低,二者结果略有偏差,可能与花青素复杂的代谢调控分子机制、环境因子及取材不同有关。

SINGH 等^[48]克隆 CsDFR (AB018685)基因,幼嫩组织表达量高于老叶,干旱和脱落酸处理下调,机械损伤时该基因上调表达。MEI 等^[49]从柏塘紫芽克隆一系列 CsDFRs 家族基因,只有 CsDFRa 在花青素和儿茶素途径发挥功能,pH 为 7 和温度为 35 °C 时酶催化活性最佳,对 DHQ 亲和能力最强,其中 DFRa 的 141 位氨基酸突变改变了酶对底物偏好性。RUAN 等^[50]进一步以舒茶早为材料克隆了 4 个 CsDFR 基因,过表达拟南芥和重组蛋白催化活性表明 CsDFRa/c 具有将二氢黄酮醇转化为无色花青素的功能,然而 CsDFRb1 和 CsDFRb3 功能缺失,分析氨基酸序列差异并定点突变发现具有催化活性的 CsDFRa 在 117 位丝氨酸和 123 位苏氨酸对酶发挥功能起关键作用。金琦芳等^[36]在武夷奇种 C18 叶片克隆 ANS 基因,与之前茶树 ANS 蛋白(AY830416.1)相似性为 100%,染色体步移法克隆 ANS 启动子,含有众多光响应元件。对茶树遮荫处理,随着遮

荫程度增加基因表达量降低,和 HONG 等^[51]研究结果一致。DU 等^[52]以不同颜色茶籽果皮为材料进行 RNA-seq 分析,发现 DFR、F3'5'H、CCoAOM、4-酰基-CoA 基因可能与紫色果皮的高花青素含量呈正相关。ZHU 等^[53]以紫色、绿色和黄色不同表型的茶树叶片进行超高压液相色谱-四级杆飞行时间质谱和定量逆转录聚合酶链反应(quantitative reverse transcription polymerase chain reaction, qRT-PCR)分析,表明花青素生物合成途径的 4CL、ANS 和 UFGT 基因促进花青素积累。

植物一般以花青苷形式存在,通过 MATE、ABC 转运体及 GST 转移酶运输到液泡储存。龙井 43 的自然杂交群体发现一种嫩叶为紫红色的后代,命名为“Mooma1”,并筛选到一个新基因 CsUGT72AM (KY399734),具有催化生成黄酮醇 3-O 糖基转移酶的酶活功能^[54]。何旭秋^[55]验证茶树 UA3GalT 活性与花青苷密切相关,瞬时过表达和酶学实验鉴定 CsUGT78A15 具有 UA3GalT 活性^[56]。YAN 等^[57]在紫 1 和陕西紫阳茶筛选到一个高表达差异基因 CsGSTU18 (CSS0028669),把花青苷从胞质转运到液泡储存,CsGSTU18 过表达拟南芥出现明显紫化现象并互补草莓 RAP 基因功能的缺失,恢复 rap 草莓表型。YAN 等^[58]进一步通过酵母文库筛选到一个上游转录因子 CsMYBPA1 (CSS0018453),与 CsGSTU18 启动子的 MBS 元件结合激活该基因表达,启动子元件分析推测 CsMYBPA1 和 CsGSTU18 的表达可能受光信号调控。AKTAR 等^[59]在龙井 43 筛选到一个 BAHD 酰基转移酶基因(TEA031065),拟南芥过表达该基因,过表达株系相比野生型的花青素和 AtGSTF12 (AT5G17220)表达量提高,该基因可能提高谷胱甘肽转移酶的运输促进花青素积累。ZHANG 等^[60]以白鸡冠与绿色表型的茶树品种自然杂交获得不同叶色的 F1 后代,发现 CsGSTF1 (TGY013699)、CsANI/CsMYB75 (TGY012519)和 bHLH62 (TGY000292)可能对叶色分离发挥重要作用。

2.2 花青素合成机制与调控网络

2.2.1 MYB 型转录因子

MYB、bHLH、WD40 形成的 MBW 复合物为花青素合成途径研究较多的调控模块^[61],WARK、Zif、BBX 和 NAC 等转录因子也与花青素合成相关。MYB TFs 是植物最大的转录因子家族,PAZ 等^[62]在玉米克隆第一个 MYB 转录因子 C1 基因,近年来关于茶树的 MYB TFs 基因家族研究也取得一些进展。

马春雷等^[28]克隆 2 个转录因子 CsMYB1 (HQ660373) 和 CsMYB2 (HQ660374),该基因叶片表达量是根的 100 多倍,具有组织特异性,茶树遮荫处理 CsMYB1 表达量随花青素的升高而升高,推测 CsMYB1 是光响应转录因子。WEI 等^[63]以龙井 43 和白毫早杂交出现性状分离的紫色和绿色 F1 后代作 RNA-seq,筛选到一个差异基因 CsMYB75

(CL39582Contig1), 与 *AtPAP1* 高度相似, 可能对花青素合成发挥关键作用, 发现 *ANS* (CL15Contig6)、*GSTF* (comp176045_c0_seq1)和 *3GT* (CL39680Contig1)与后代叶色分离有显著相关性。WEI 等^[64]进一步以龙井 43 和紫娟叶片进行 RNA-seq, 明确受 *CsMYB75* (Unigene017036)转录因子调控的 *CsGSTF1* 是专一性参与花青素积累的关键基因, 其表达水平直接决定茶叶花青素的高低。该团队以紫娟和金萱的 F1 群体叶色差异极大的单株进行 RNA-seq、BSA-seq 和 BSA-seq 联合分析, 参与花青素合成和转运等多个基因在紫叶中高表达, 发现紫色品种中 *CsMYB75* 的启动子有一段 181 bp 的 Indel, 该 Indel 与群体叶色共分离, 181bp Indel 可显著提高 *CsMYB75* 基因的表达水平, 从而促进高花青素积累^[65], XIE 等^[66]进一步发现该 Indel 可遗传给 F1 代, 删除 *CsMYB75* 中启动子的 181 bp, *CsMYB75* 转录活性降低, 表明在紫色品种中 *CsMYB75* 启动子的 181bp 插入是促进花青素合成的关键结构变异。与 CHEN 等^[67]对 22 个代表性茶树品种测序构建泛基因组库, 并联合转录组和代谢组分析发现的机制类似, 启动子区域一段长末端重复转座子插入是形成紫叶的关键因素。181 bp 的 Indel 包含光和激素响应等顺式作用元件^[65], 是否导致对外界环境响应不同及上游转录因子对其造成不同的作用未来可进一步验证。

HE 等^[54]以“Moomal”转录组筛选的 *CsMYB6a* (KX853535), 烟草中过表达该基因激活 *3GT* 和 *CHS* 的表达。有趣的是 HE 等^[54]在“Moomal”鉴定的 *CsMYB6a*、SUN 等^[68]在紫娟鉴定的 *CsAN1* 和 WEI 等^[64]在紫娟和龙井 43 鉴定的 *CsMYB75*, 3 个转录因子蛋白同源性高达 90% 以上, 同源家族基因的碱基差异可能导致不同茶树品种的功能差异。如 JIAO 等^[69]报道的 *CsMYB5s* 家族基因对原花青素(procyanidine, PA)结构基因 *CsANR* 有功能差异, 由于 *CsMYB5s* 的 R2R3 结构域的关键氨基酸导致 PA 生物合成的细微差异。CHEN 等^[70]对茶树 123 个 R2R3 MYB TFs 进行全基因组特征分析发现 *CsMYB17* (XM_028222741.1)在紫茶品种表达水平较高, 其表达模式和调控网络促进多种花青素合成。CAI 等^[13]发现紫萼 *ANS*、*F3H* 和 *CsMYB90* (XM_028213189.1)与花青素呈正相关, 与 PPO 氧化酶呈负相关, 过表达 *CsMYB90* 导致烟草愈伤组织变紫。刘霞等^[12]解析大多数花青素合成结构基因、MYB 和 bHLH 类调控因子表达水平与大厂茶 P113 花青素积累一致, LI 等^[11]进一步通过无参转录组分析 *CsMYB12* (TRINITY-DN2257-c0-g1)可能是 P113 嫩芽变紫的一个关键转录因子。

SHUI 等^[71]研究表明 *CsMYB113* (MZ006213.1)在拟南芥过表达, 提高合成基因(*F3H*、*CHI*、*DFR*、*UF3G*)的表达导致花青素提高, 且 *CsMYB113* 具有组织特异性, 根中表达量最高。HUANG 等^[72]利用福鼎大白茶和紫娟杂交,

后代出现性状分离, 发现紫色和紫红色的性状后代花青素合成酶基因 *CsANS1* (CSS0010687)高表达, *CsAN1* (KU745295)转录因子正调控 *CsANS1*, 花青素含量较低的后代和父本 *CsAN1* 存在片段缺失, *CsAN1m* (CSS0030514)的片段缺失是导致花青素积累不足的主要原因, 该性状通过杂交遗传给后代。拟南芥 *AtMYBL2* 是花青素合成抑制子, *CsMYBL2a* (MW837257)和 *CsMYBL2b* (MW837258)是 *AtMYBL2* 同源基因, 与 *CsTT8* (TEA029880.1)/*GL3* (TEA0200131.1)和 *CsTTG1* (TEA000080.1)形成 MBW 复合物, 抑制花青素合成。UV-B 照射, *HY5* 表达增加导致 *CsmiR85a* 增加, *CsmiR85a* 靶向 *CsMYBL2a/2b* 降低其表达使花青素积累偏高。高温条件 *CsCOP1* (TEA023893)上调 *HY5* 并与之互作的 *CsPIF3*、*BR* 信号通路, 分别上调 *CsMYB2a/2b* 的表达, 抑制花青素和儿茶素合成^[73]。ZHAO 等^[74]发现 *HY5* (MT498595)与 *CsMYB12* (MT498592)互作促进花青素合成, 形成复杂的黄酮醇调控网络。

2.2.2 bHLH 型转录因子

bHLH 型转录因子是仅次于 MYB TFs 的最大转录因子家族, 含有碱性螺旋环螺旋结构。1989 年首次在玉米中发现花青素相关 bHLH 型转录因子, 在植物体不同组织中调节花青素合成基因的表达^[75]。

梁猛^[76]从紫娟第 1、2 片紫叶和第 5、6 片绿叶采取 iTRAQ 定量蛋白质组学对差异蛋白表达分析, 在 bHLH (bHLH66-like 和 bHLH135)和 *HY5* 的调控下, 花青素合成酶(*CHS*、*CHI*、*ANS*)等活性增强, 促进花青素合成。曲浩等^[77]以紫娟叶片克隆 bHLH 型转录因子 *MYC1*, *MYC1* 基因的表达量从第二叶、开面叶、成熟叶由高到低, 与叶片花青素含量趋势一致。用黄、绿、蓝、紫 4 种光质照射叶片, 紫光照射 *MYC1* 表达量和花青素含量都最高, 与前人不同光质处理茶树结果相似, 推测 *MYC1* 基因参与紫娟花青素合成, 并且 *MYC1* 的表达与光质有关。ZHANG 等^[78]基于酵母文库筛选结果, 利用紫娟和柏塘紫芽克隆一个光响应转录因子 *CsbHLH89* (XP_028085713)通过结合 *FLS*、*CHS*、*DFR* 启动子区的 G-box 元件调控结构基因转录, 上游转录因子 *HY5* 结合 *bHLH89* 启动子间接调控花青素合成。

2.2.3 MBW 复合物

MYB、bHLH 和 WD40 形成二元或三元复合物(MB、MBW)调控花青素合成, 孙彬妹^[79]鉴定茶树第一个与花青素合成相关的三元复合物, *CsAN1* (KU745295)与 *CsEGL3* (XM_028239138.1)或 *CsGL3* (XM_028224420.1)和 *CsTTG1* (TEA000080)形成 MBW 复合物显著增加烟草花青素含量。侯华^[80]鉴定 *CsWD40* (XM_028248215.1)与 *CsbHLH* 转录因子(*CsGL3*, *CsTT8*)和 MYB 转录因子(*CsAN2*, *CsMYB5e*)形成 MBW 复合物调控花青素和原花青素合成。WANG 等^[81]鉴定一个蔗糖诱导调控因子 *CsMYB5b* (KY827397), 上调烟草 *LAR* 和 *ANR* 的表达促进 PA 合成, *CsMYB5b* 与 *CsTT8*

(MH618663)或 CsWD40 (MH618664)形成二元复合物。LI等^[82]利用 MYB DBD 模型(PF00249)搜索茶树基因组,鉴定出 221 个 MYBs,首次对茶树 MYBs 进行详细的全基因组分析,为 MYBs 与其他调控因子协同调节茶树次生代谢产物、植物发育和应激反应提供新见解。CsMYB184 (TEA029017)、TT8a 和 WD40 形成复合物激活 *ANS* 表达,被 CsCPCa (CSA013631)和 CsMYBL2b (CSA012996)抑制激活调控,表明 CsCPCa 和 CsMYBL2b 通过干扰 MBW 复合物对花青素关键基因的抑制进而影响花青素合成。

2.2.4 表观遗传学

植物的花青素合成受表观遗传学调控,如 DNA 甲基化、非编码 RNA、组蛋白修饰和染色质重塑。SUN 等^[68]鉴定紫娟 Cs*ANI* 启动子甲基化相较于花青素含量低的绿色茶树品种更低,嫩叶(紫色)比老叶(深绿色)甲基化水平低,表明 Cs*ANI* 启动子低甲基化能直接影响花青素结构基因(Cs*CHS*、Cs*FLS*、*F3'H*、Cs*DFR*、Cs*LDOX1* 和 Cs*UFGT*)表达。GUO 等^[10]深度测序从头组装基因组发现红叶佛手 miR529 可能靶向 *3GT1*,导致基因表达量降低。陈林波等^[83]基于高通量筛选“紫娟”花青素相关的 miRNA,筛选到 4 个 miRNA (miR828a、miR845c、novel_14 和 novel_87miRNA),可能靶向花青素结构基因和调控因子。在低温条件下泛素化蛋白 CsMIEL1 降解促进花青素合成基因 Cs*MYB90* 和 Cs*GSTa*,导致其协同调控的下游花青素结构基因 Cs*UF3GT*、Cs*DFR* 和 Cs*ANS* 表达降低,使花青素维持在一个稳定的水平^[84]。

3 茶树中花青素的降解机制

花青素含量由合成和降解共同决定,植物中花青素降解机制相较于合成研究较少。对多种植物研究表明花青素降解酶分为 3 大类:过氧化物酶(peroxidase, POD)、多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)、 β -葡萄糖苷酶(β -glycosidases, β -Gly)参入植物花青素降解^[85-87]。荔枝(*Litchi chinensis*)和大笃鸯茉莉(*Brunfelsia calycina*)物种中已明确鉴定花青素降解酶基因^[85,88],茶树的降解酶基因还在探索阶段。MEI 等^[47]对紫娟和紫嫣的芽和第一、三、五叶转录组分析,PPO 和 POD 在紫娟第一叶活性最低,第三、五叶活性最高,与花青素积累呈负相关, β -Gly 与紫娟花青素无明显相关性,PPO 和 β -Gly 的表达在紫嫣中与花青素呈负相关,但与 POD 无明显相关性,说明不同紫茶花青素降解的分子机制不同。

印度 CSIR-IHBTPT-17 茶树品种叶片在 4 月份(S1)红紫色,8 月份(S2)深灰紫色,10 月份(S3)橄榄绿色,S2 时期花青素积累量最多,RNS-seq 表明花青素积累最多时期,花青素合成酶基因、转运蛋白、关键转录因子显著上调。S3 时期花青素积累最少,花青素降解酶、抑制型转录因子显著下调,与花青素含量降低呈正相关,此时期 *ANR* 上调

表达可能是花青素降解物作为底物生成表儿茶素,表儿茶素负反馈抑制酶活性保护花青素不被降解^[34]。这与玫瑰花高含量的没食子儿茶素抑制酶活性保护花青素不被降解相似,是植物自发形成一种保护机制,使花青素维持在适中浓度^[87],此外 TEA000197、TEA015011、TEA022953、TEA029453、TEA018992、TEA028634、TEA0005827 与其他植物发现的花青素降解酶基因同源性很高,可能在茶树中发挥花青素降解功能^[34]。

4 结束语

近些年从发现并育成高花青素紫茶品种,探明茶树积累花青素的分子机制及外界环境对花青素积累的影响,现已较清晰探明紫茶的分子机制,但茶树遗传背景复杂,其分子机制仍可从以下方面进一步解析:如茶树中负责花青素糖基化修饰酶已被表征,花青苷酰基化修饰酶尚未成功报道^[89];茶树中花青素降解机制还未被解析;不同紫茶品种花青素合成、运输机制的差异性;不同茶树品种对环境因子如强光、低温的响应导致花青素积累的分子差异机制;深入探究生长激素对茶树花青苷调控的代谢机制研究;花青素结构基因和转录因子的结构变异导致的功能差异;不同家族调控基因如 *Zif*、*bZIP*、*WARK*、*COPI* 和 *PIF3* 等家族基因对花青素的调控作用;茶树中花青素分子机制是否和生长、衰老等其他生理指标或香气积累相关,如高花青素紫茶品种制成的红茶香气种类多^[90-91]。

目前,茶树基因组测序工作已完成,茶树基因组逐渐从草图水平、染色体水平、单配体水平被解析,高质量基因组加速茶树基础生物学和分子育种学研究。然而茶树属于多酚多糖的木本植物,在个体上的稳定遗传转化一直是卡脖子难题,最近有研究报道在茶树本体上进行瞬时过表达、基因沉默实验验证功能基因及培育出茶树组培苗,未来直接在茶树本体上验证花青素功能基因相较于在模式植物烟草和拟南芥更有说服力。

参考文献

- [1] LV H, DONG W, TAN J, *et al.* Identification of the anthocyanins from the purple leaf coloured tea cultivar Zijuan (*Camellia sinensis*, var. *assamica*) and characterization of their antioxidant activities [J]. *Journal of Functional Foods*, 2015, 17: 449-458
- [2] DONG Y, WU X, HAN L, *et al.* The potential roles of dietary anthocyanins in inhibiting vascular endothelial cell senescence and preventing cardiovascular diseases [J]. *Nutrients*, 2022, 14(14): 2836.
- [3] CASTANEDA-OVANDO A, PACHECO-HERNANDEZ M, PAEZ-HERNANDEZ M, *et al.* Chemical studies of anthocyanins: A review [J]. *Food Chemistry*, 2009, 113(4): 859-871.
- [4] QI Q, CHU M, YU X, *et al.* Anthocyanins and proanthocyanidins: Chemical structures, food sources, bioactivities, and product development [J]. *Food Reviews International*, 2023, 39(7): 4581-4609.

- [5] JAAKOLA L. New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits [J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(9): 477–483.
- [6] 宛晓春. 茶叶生物化学[M]. 版次[第三版]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
WANG XC. Tea biochemistry [M]. Edition [3rd Edition]. Beijing: China Agriculture Press, 2003.
- [7] 李光涛, 梁名志, 汪云刚, 等. 云南特有茶树品种——紫娟研究进展[J]. 中国茶叶, 2013, 35(9): 10–12.
LI GT, LIANG MZ, WANG YG, et al. Research progress on ‘Zijuan’, a tea variety endemic to Yunnan [J]. *Chinese Tea*, 2013, 35(9): 10–12.
- [8] JIANG L, SHEN X, SHOJI T, et al. Characterization and activity of anthocyanins in Zijuan tea (*Camellia sinensis* var. kitamura) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2013, 61(13): 3306–3310.
- [9] LAI L, SHA L, QIAN T, et al. The dark-purple tea cultivar ‘Ziyan’ accumulates a large amount of delphinidin-related anthocyanins [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2016, 64(13): 2719–2726.
- [10] GUO Y, CHANG X, ZHU C, et al. De novo transcriptome combined with spectrophotometry and gas chromatography-mass spectrometer (GC-MS) reveals differentially expressed genes during accumulation of secondary metabolites in purple-leaf tea (*Camellia sinensis* Cv Hongyafoshou) [J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2019, 94(3): 349–367.
- [11] LI F, DENG X, HUANG Z, et al. Integrated transcriptome and metabolome provide insights into flavonoid biosynthesis in ‘P113’, a new purple tea of *Camellia tachangensis* [J]. *Beverage Plant Research*, 2023, 3: 1–11.
- [12] 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.
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]. *Journal of Tea Science*, 2021, 41(6): 789–801
- [13] CAI J, LV L, ZENG X, et al. Integrative analysis of metabolomics and transcriptomics reveals molecular mechanisms of anthocyanin metabolism in the Zikui tea plant (*Camellia sinensis* cv. Zikui) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23: 4780.
- [14] 纪荣全. 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.
- [15] KERIO L, WACHIR F, WANYOKO J, et al. Characterization of anthocyanins in Kenyan teas: Extraction and identification [J]. *Food Chemistry*, 2012, 131(1): 31–38.
- [16] SATIO T, HONMA D, TAGASHIRA M, et al. Anthocyanins from new red leaf tea ‘Sunrouge’ [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59(9): 4779–4782.
- [17] 曹冰冰, 王秋霜, 秦丹丹, 等. 红紫芽茶花青素合成关键酶活性与重要酚类物质相关性研究[J]. 茶叶科学, 2020, 40(6): 724–738.
CAO BB, WANG QX, QING DD, et al. Correlation between key enzyme activities and important phenolic substances in *Anthocyanin synthesis* of *Camellia sinensis* in red purple bud [J]. *Journal of Tea Science*, 2020, 40(6): 724–738.
- [18] 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.
WU HL, QIAO XY, LI JX, et al. Study on the biological characteristics of a new strain of “red purple bud” tea plant [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2011, 32(6): 1009–1015.
- [19] 张凯凯, 苏鸿锋, 林泳恩, 等. 高花青素茶呈色与花青素积累机制研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2022, 13(11): 3585–3592.
ZHANG KK, SU H, LING YEN, et al. Research progress on the mechanism of color generation and anthocyanin accumulation in anthocyanin-rich tea [J]. *Journal of Food Safety & Quality*, 2022, 13(11): 3585–3592.
- [20] HENRY-KIRK R, PLUNKETT B, HALL M, et al. Solar UV light regulates flavonoid metabolism in apple (*malus X domestica*) [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(3): 675–688.
- [21] WANG Y, WANG Y, SONG Z, et al. Repression of MYBL2 by both MicroRNA858a and HY5 leads to the activation of anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(10): 1395–1405.
- [22] CATALA R, MEDINAJ, SALINAS J. Integration of low temperature and light signaling during cold acclimation response in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(39): 16475–16480.
- [23] JIANG H, ZHOU L, GAO H, et al. The transcription factor MdMYB2 influences cold tolerance and anthocyanin accumulation by activating SUMO E3 ligase MdsIZ1 in apple [J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(4): 2044–2060.
- [24] XIE X, LI S, ZHANG R, et al. The BHLH transcription factor MdbHLH3 promotes anthocyanin accumulation and fruit colouration in response to low temperature in apples [J]. *Plant Cell Environment*, 2012, 35(11): 1884–1897.
- [25] 李智. 不同环境因子调控茶树紫色芽叶形成的分子机制研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
LI Z. Effect of the main environmental factors on anthocyanin content and related genes expression of purple tea shoots [D]. Tai’an: Shandong Agricultural University, 2014.
- [26] AKTAR S, ZHANG Y, MAO P, et al. Responses of secondary metabolites and transcriptomes in the tea cultivar ‘Zhong Ming 6’ (*Camellia sinensis*) to blue light and red light [J]. *Plant Growth Regulation*, 2022, 98: 343–358.
- [27] LI W, TAN L, 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 (Basel, Switzerland)*, 2020, 25(2): 354
- [28] 马春雷, 姚明哲, 王新超, 等. 茶树 2 个 MYB 转录因子基因的克隆及表达分析[J]. 林业科学, 2012, 48(3): 31–37.
MA CL, YAO MZ, WANG XC, et al. Cloning and expression of two MYB transcription factors in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(3): 31–37.
- [29] JIANG X, HUANG K, ZHANG G, et al. CsMYB5a and CsMYB5E from *Camellia sinensis* differentially regulate anthocyanin and Proanthocyanidin biosynthesis [J]. *Plant Science*, 2018, 270: 209–220.
- [30] 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 in anthocyanins and main biochemical components of ‘Ziyan’ and ‘Zijuan’ tea plant [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2021, 42(01): 168–174.
- [31] ZHANG H, LI C, WEI K, et al. The reduction of tea quality caused by irrational phosphate application is associated with anthocyanin metabolism [J]. *Beverage Plant Research*, 2023(3): 10.
- [32] LI X, AHAMMED G, ZHANG X, et al. Melatonin-mediated regulation of anthocyanin biosynthesis and antioxidant defense confer tolerance to arsenic stress in *Camellia sinensis* L. [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 403: 123922.
- [33] LIAO J, SHEN Q, LI R, et al. GABA shunt contribution to flavonoid

- biosynthesis and metabolism in tea plants (*Camellia sinensis*) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166: 849–856.
- [34] MARITIM T, KORIR R, NYABUNDI K, *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.
- [35] ZHOU Q, CHEN Z, JEE J, *et al.* Proteomic analysis of tea plants (*Camellia sinensis*) with purple young shoots during leaf development [J]. *PLoS One*, 2017, 12(5): e017781.
- [36] 金琦芳, 陈志丹, 孙威江, 等. 茶树 CsANS 基因及其启动子的克隆与生物信息学分析[J]. *茶叶科学*, 2016, 36(2): 219–228.
JIN QF, CHEN ZD, SUN WJ, *et al.* Cloning and bioinformatical analysis of anthocyanin synthase gene and its promoter in *Camellia sinensis* [J]. *Journal of Tea Science*, 2016, 36(2): 219–228.
- [37] KILEL E, FARAJ A, WANYOKO J, *et al.* Green tea from purple leaf coloured tea clones in kenya- their quality characteristics [J]. *Food Chemistry*, 2013, 141(2): 769–775.
- [38] SINGH K, KUMAR S, RANI A, *et al.* Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) and cinnamate 4-hydroxylase (C4H) and catechins (flavan-3-ols) accumulation in tea [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2009, 9(1): 125–134.
- [39] RANI A, SINGH K, SOOD P, *et al.* P-coumarate: CoA ligase as a key gene in the yield of catechins in tea [*Camellia Sinensis* (L.) O. Kuntze] [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2009, 9(2): 271–275.
- [40] 马春雷, 姚明哲, 王新超, 等. 利用基因芯片筛选茶树芽叶紫化相关基因[J]. *茶叶科学*, 2011, 31(1): 59–65.
MA CL, YAO MZ, WANG XC, *et al.* Young shoot purple-related gene screening in tea plant (*Camellia sinensis*) by using cDNA microarray [J]. *Journal of Tea Science*, 2011, 31(1): 59–65.
- [41] SINGH K, RANI A, KUMAR S, *et al.* An early gene of the flavonoid pathway, flavanone 3-hydroxylase, exhibits a positive relationship with the concentration of catechins in tea (*Camellia sinensis*) [J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(9): 1349–1356
- [42] 马春雷, 陈亮. 茶树功能基因分离克隆研究进展[J]. *分子植物育种*, 2006, 4(z1): 16–22.
MA CL, CHENG L. Research progress on isolation and cloning of functional genes in tea plant [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2006, 4(z1): 16–22.
- [43] 马春雷, 赵丽萍, 张亚丽. 茶树查尔酮异构酶基因克隆及序列分析[J]. *茶叶科学*, 2007, 2: 127–132.
MA CL, ZHAO LP, ZHANG YL. Cloning and sequence analysis of chalcone isomerase gene in tea plant [J]. *Journal of Tea Science*, 2007, 2: 127–132.
- [44] ZHOU C, MEI X, ROTHENBERG, *et al.* Metabolome and transcriptome analysis reveals putative genes involved in anthocyanin accumulation and coloration in white and pink tea (*Camellia sinensis* flower) [Z]. 2020.
- [45] JOSHI R, RANA A, KUMAR V, *et al.* Anthocyanins enriched purple tea exhibits antioxidant, immunostimulatory and anticancer activities [J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2017, 54(7): 1953–1963.
- [46] 蒋会兵, 夏丽飞, 田易萍, 等. 基于转录组测序的紫芽茶树花青素合成相关基因分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2018, 19(5): 967–978.
JIANG HB, XIA LF, TIAN YP, *et al.* Transcriptome analysis of anthocyanin synthesis related genes in purple bud tea plant [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19(5): 967–978.
- [47] MEI Y, XIE H, LIU S, *et al.* Metabolites and transcriptional profiling analysis reveal the molecular mechanisms of the anthocyanin metabolism in the “Zijuan” tea plant (*Camellia sinensis* Var. *Assamica*) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(1): 414–427.
- [48] SINGH K, KUMAR S, YADAV S, *et al.* Characterization of dihydroflavonol 4-reductase CDNA in tea [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2009, 3(1): 95–101.
- [49] MEI Y, XIE H, LIU S, *et al.* Comprehensive analysis of putative dihydroflavonol 4-reductase gene family in tea plant [J]. *PLoS One*, 2019, 14(12): e0227225.
- [50] RUAN H, SHI X, GAO L, *et al.* Functional analysis of the dihydroflavonol 4-reductase family of *Camellia sinensis*: Exploiting key amino acids to reconstruct reduction activity [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9: uhac098.
- [51] HONG G, WANG J, ZHANG Y, *et al.* Biosynthesis of catechin components is differentially regulated in dark-treated tea (*Camellia Sinensis* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 78: 49–52.
- [52] DU Y, LIN Y, ZHANG K, *et al.* The chemical composition and transcriptome analysis reveal the mechanism of color formation in tea (*Camellia sinensis*) pericarp [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(17).缺少页码
- [53] ZHU M, ZHOU F, RAN L, *et al.* Metabolic profiling and gene expression analyses of purple-leaf formation in tea cultivars (*Camellia sinensis* Var. *sinensis* and Var. *assamica*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 606962.
- [54] 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]. *Science Reporter*, 2018, 8(1): 130
- [55] 何旭秋. 茶树花青素半乳糖基转移酶的鉴定与分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
HE XQ. Identification and analysis of anthocyanin galactosyltransferase from tea plant [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] [D]. Yanglin: Northwest A&F University, 2021.
- [56] HE X, HUANG R, LIU L, *et al.* CsUGT78a15 catalyzes the anthocyanidin 3-O-galactoside biosynthesis in tea plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166: 738–749.
- [57] YAN M, LI W, HE H, *et al.* CsMYBPA1-CsGSTU18 interaction plays an important role in anthocyanin metabolism regulation in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 321: 11233.8.
- [58] YAN M, LI W, SHUI L, *et al.* Transcriptome analysis reveals CsGSTU18 plays an important role in anthocyanin accumulation-induced tender shoot turning purple of tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 311: 111832.
- [59] AKTAR S, BAI P, WANG L, *et al.* Identification of a BAHD acyltransferase gene involved in plant growth and secondary metabolism in tea plants [Z]. 2022.
- [60] ZHANG Y, WANG L, KONG X, *et al.* Integrated analysis of metabolome and transcriptome revealed different regulatory networks of metabolic flux in tea plants [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] with varied leaf colors [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 25(1): 242.
- [61] XU W, DUBOS C, LEPINIEC L. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB–BHLH–WDR complexes [J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(3): 176–185.
- [62] PAZ AJ, GHOSAL D, WIENAND U, *et al.* The regulatory c1 locus of *Zea mays* encodes a protein with homology to myb proto-oncogene products and with structural similarities to transcriptional activators [J]. *The EMBO Journal*, 1987, 6(12): 3553–3558.
- [63] WEI K, ZHANG Y, WU L, *et al.* Gene expression analysis of bud and leaf color in tea [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 107: 310–318.
- [64] WEI K, WANG L, ZHANG Y, *et al.* A coupled role for CsMYB75 and CsGSTF1 in anthocyanin hyperaccumulation in purple tea [J]. *The Plant Journal*, 2019, 97(5): 825–840.
- [65] WANG Y, JIN J, ZHANG R, *et al.* Association analysis of BSA-Seq,

- BSR-Seq, and RNA-Seq reveals key genes involved in purple leaf formation in a tea population (*Camellia sinensis*) [J]. Horticulture Research, 2024, 11(9): uhac191.
- [66] XIE H, ZHU J, WANG H, *et al.* An enhancer transposable element from the genome of purple leaf tea variety reveals a genetic mechanism turning leaves from evergreen to purple color [Z]. 2024.
- [67] CHEN S, WANG P, KONG W, *et al.* Gene mining and genomics-assisted breeding empowered by the pangenome of tea plant *Camellia sinensis* [J]. Nature Plants, 2023, 9(12): 1986–1999.
- [68] SUN B, ZHU Z, CAO P, *et al.* Purple foliage coloration in tea (*Camellia sinensis* L.) arises from activation of the R2R3-MYB transcription factor CsAN1 [J]. Science Report, 2016, 32: 534.
- [69] JIAO T, HUANG Y, WU Y, *et al.* Functional diversity of subgroup 5 R2R3-MYBs promoting proanthocyanidin biosynthesis and their key residues and motifs in tea plant [J]. Horticulture Research, 2023, 10(8): uhad135.
- [70] CHEN X, WANG P, GU M, *et al.* R2R3-MYB transcription factor family in tea plant (*Camellia sinensis*): Genome-wide characterization, phylogeny, chromosome location, structure and expression patterns [J]. Genomics, 2021, 113(3): 1565–1578.
- [71] SHUI L, LI W, YAN M, *et al.* Characterization of the R2R3-MYB transcription factor CsMYB113 regulates anthocyanin biosynthesis in tea plants (*Camellia sinensis*) [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2023, 41(1): 46–58.
- [72] HUANG F, DUAN J, LEI Y, *et al.* Metabolomic and transcriptomic analyses reveal a MYB gene, CsAN1, involved in anthocyanins accumulation separation in F1 between ‘Zijuan’ (*Camellia sinensis* Var. Assamica) and ‘Fudingdabaicha’ (*C. sinensis* Var. sinensis) tea plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1008588.
- [73] ZHAO X, LI P, ZUO H, *et al.* CsMYBL2 homologs modulate the light and temperature stress-regulated anthocyanin and catechins biosynthesis in tea plants (*Camellia sinensis*) [J]. The Plant Journal, 2023, 115(4): 1051–1070.
- [74] ZHAO X, ZENG X, LIN N, *et al.* CsbZIP1-CsMYB12 mediates the production of bitter-tasting flavonols in tea plants (*Camellia sinensis*) through a coordinated activator-repressor network [J]. Horticulture Research, 2021, 8(1): 110.
- [75] LUDWIG S, HABERA L, DELLAPORTA S, *et al.* Lc, a member of the maize R gene family responsible for tissue-specific anthocyanin production, encodes a protein similar to transcriptional activators and contains the Myc-homology region [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1989, 86(18): 7092–7096.
- [76] 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.
- [77] 曲浩, 刘悦, 孙云南, 等. 紫娟茶树 bHLH 转录因子 MYC1 基因克隆及表达分析[J]. 山西农业科学, 2020, 48(10): 1547–1551.
QU H, LIU Y, SUN YN, *et al.* Cloning and expression analysis of bHLH transcription factor MYC1 gene in Zijuan tea plant [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2020, 48(10): 1547–1551.
- [78] ZHANG K, LIN C, CHEN B, *et al.* A light responsive transcription factor CsbHLH89 positively regulates anthocyanidin synthesis in tea (*Camellia sinensis*) [J]. Scientia Horticulturae, 2024, 327: 112784.
- [79] 孙彬妹. 茶树 MYB 转录因子 CsAN1 调控花青素的作用机制研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
SUN BM. Purple foliage coloration in tea (*Camellia sinensis* L.) arises from activation of an R2R3-MYB transcription factor CsAN1 [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016.
- [80] 侯华. 茶树中与类黄酮合成相关的 CsWD40 基因的功能分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2018.
HOU H. Functional characterization of one CsWD40 gene involved in flavonoid biosynthesis in tea plant [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2018.
- [81] WANG P, MA G, ZHANG L, *et al.* A sucrose-induced MYB (SIMYB) transcription factor promoting proanthocyanidin accumulation in the tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(5): 1418–1428.
- [82] LI P, XIA E, FU J, *et al.* Diverse roles of MYB transcription factors in regulating secondary metabolite biosynthesis, shoot development, and stress responses in tea plants (*Camellia sinensis*) [J]. The Plant Journal, 2022, 110(4): 1144–1165.
- [83] 陈林波, 夏丽飞, 刘悦, 等. 基于高通量测序筛选‘紫娟’花青素合成相关的 miRNA[J]. 茶叶科学, 2019, 39(6): 681–691.
CHEN LB, XIA LF, LIU Y, *et al.* Screening of miRNAs related to anthocyanin synthesis of ‘Zijuan’ based on high-throughput sequencing [J]. Journal of Tea Science, 2019, 39(6): 681–691.
- [84] XING D, JIN D, ZHENG T, *et al.* Corrigendum to CsMIEL1 effectively inhibits the accumulation of anthocyanins under low temperatures in tea plants (*Camellia sinensis*) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024, 221(212): 108763.
- [85] FANG F, ZHANG X, LUO H, *et al.* An intracellular laccase is responsible for epicatechin-mediated anthocyanin degradation in litchi fruit pericarp [J]. Plant Physiology, 2015, 169(4): 2391–2408.
- [86] ZHAO G, XIANG F, ZHANG S, *et al.* PbLAC4-like, activated by PbMYB26, related to the degradation of anthocyanin during color fading in pear [J]. BMC Plant Biology, 2021, 1(21): 469.
- [87] LUO H, DENG S, FU W, *et al.* Characterization of active anthocyanin degradation in the petals of rosa Chinensis and *Brunfelsia calycina* reveals the effect of galled catechins on pigment maintenance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(4): 699.
- [88] ZIPOR G, DUARTE P, CARQUEIJEIRO I, *et al.* In planta anthocyanin degradation by a vacuolar class III peroxidase in brunfelsia calycina flowers [J]. New Phytologist, 2015, 205(2): 653–665
- [89] 刘力澎. 茶树花青素对香豆酰基转移酶的鉴定分析[D]. 西安: 西北农林科技大学, 2023.
LIU LP. Identification and Analysis of acyltransferase Anthocyanin to coumarin in *Camellia sinensis* [D]. Xi’an: Northwest A&F University, 2023.
- [90] 车玉萍, 董元华, 罗质超, 等. 宜兴紫笋茶香气组成特征的研究[J]. 蚕桑茶叶通讯, 2002(4): 10–11.
CHE YP, DONG YH, LUO ZC, *et al.* Studies on the aroma formation character of Zisun tea in Yixin Country [J]. Newsletter of Sericulture and Tea, 2002(4): 10–11.
- [91] 夏丽飞, 陈林波, 蔡丽, 等. 特种紫娟茶与大叶茶香气成分比较研究[J]. 西南农业学报, 2010, 23(5): 1424–1428.
XIA LF, CHEN LB, CAI L, *et al.* Comparison of aroma components of special Zijuan and Daye tea [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2010, 23(5): 1424–1428.

(责任编辑: 韩晓红 于梦娇)