付佳音, 王龙华, 闫瑞瑞, 等. L-茶氨酸研究的可视化分析及其功能活性和食品应用研究进展 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(1): 477−487. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2024120316

FU Jiayin, WANG Longhua, YAN Ruirui, et al. Visual Analysis of L-Theanine Research and Progress in Its Functional Activity and Food Application[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(1): 477−487. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2024120316

· 专题综述 ·

L-茶氨酸研究的可视化分析及其功能活性和食品应用研究进展

付佳音[1], 王龙华[1], 闫瑞瑞[1], 杨涵越[1], 李永焜[1], 燕　飞[1,2,3,*], 曲　东[1,3,*]

（1.陕西理工大学生物科学与工程学院, 陕西省资源生物重点实验室, 陕西汉中 723000;
2.陕西理工大学, 陕南秦巴山区生物资源综合开发协同创新中心, 陕西汉中 723001;
3.陕西理工大学, 秦巴生物资源与生态环境省部共建国家重点实验室, 陕西汉中 723001）

摘　要: L-茶氨酸（L-Theanine，LTA）是茶叶中独特的游离氨基酸，是茶汤鲜爽味的主要来源，具有多种生物活性，属于新食品原料。本文基于 Citespace 和 VOSviewer 对 Web of Science 核心数据库和中国知网数据库，对 2014~2024 年 LTA 相关文献进行可视化分析，其中关键词密度和贡献图谱结果显示 LTA 相关研究集中在茶叶类型、胁迫反应、LTA 的生物活性等方面。因此，本文综述了茶叶 LTA 含量的影响因素，并重点阐述 LTA 生物活性作用机制，包括抗氧化、抗热应激、抗抑郁、调节代谢、抗癌、调节免疫、调节肠道菌群、保护神经系统、保护肝脏和保护肠道的作用机制，发现 LTA 主要通过调控核因子 κB（Nuclear factor kappa B，NF-κB）、c-Jun 氨基末端激酶（c-Jun N-terminal kinase，JNK）、信号传导及转录激活因子（Signal transducer and activator of transcription，STAT）和丝裂原活化蛋白激酶（Mitogen-activated protein kinase，MAPK）等信号通路发挥生物活性功能，并总结了当前 LTA 在食品产业中的实际应用。本文可为 LTA 的研究和发展提供方向，并为开发 LTA 功能性食品提供一定的参考。

关键词: L-茶氨酸, 可视化分析, 功能活性, 作用机制, 食品应用

中图分类号: TS201.4　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)01−0477−11

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2024120316

本文网刊:

Visual Analysis of L-Theanine Research and Progress in Its Functional Activity and Food Application

FU Jiayin[1], WANG Longhua[1], YAN Ruirui[1], YANG Hanyue[1], LI Yongkun[1], YAN Fei[1,2,3,*], QU Dong[1,3,*]

（1.Shaanxi Key Laboratory Bio-resources, College of Biological Science and Engineering, Shaanxi University of Technology, Hanzhong 723000, China;
2.Qinling-Bashan Mountains Bioresources Comprehensive Development Collaborative Innovation Center, Shaanxi University of Technology, Hanzhong 723001, China;
3.Qinba State Key Laboratory of Biological Resources and Ecological Environment, Shaanxi University of Technology, Hanzhong 723001, China）

Abstract: L-Theanine (LTA), a distinctive free amino acid in tea, is the major contributor to the sweet and fresh taste in tea infusions. As a novel food ingredient, it exhibits a wide range of biological activities. This study screens the Web of Science Core Collection and China National Knowledge Infrastructure databases of LTA-related literature from 2014 to 2024 and

收稿日期: 2024−12−26

基金项目: 陕西省科技厅项目（2024NC-YBXM-038）; 秦巴生物资源与生态环境国家重点实验室项目（SXC-2303）。

作者简介: 付佳音（2002−）, 女, 硕士研究生, 研究方向: 食品营养与健康, E-mail: 17609165086@163.com。

*** 通信作者:** 燕飞（1982−）, 男, 博士, 副教授, 研究方向: 茶叶加工与质量控制, E-mail: yanfei@snut.edu.cn。

曲东（1982−）, 女, 博士, 副教授, 研究方向: 茶叶加工与质量控制, E-mail: qudong@snut.edu.cn。

utilizes Citespace and VOSviewer for a visual analysis. Keyword density and contribution mapping indicate that LTA research predominantly centers on tea varieties, stress responses, and the biological activities of LTA. Consequently, this review synthesizes the factors influencing LTA content in tea and elucidates the mechanisms underlying LTA's biological activities, including antioxidant, heat stress resistance, antidepressant, metabolic regulation, anti-cancer, immune regulation, gut microbiota modulation, neuroprotective, hepatoprotective and intestinal protective effects. The collective evidence indicates that LTA mediates its biological functions primarily through the modulation of signaling pathways such as nuclear factor kappa B (NF-κB), c-Jun N-terminal kinase (JNK), signal transducer and activator of transcription (STAT) and mitogen-activated protein kinase (MAPK). Furthermore, the current applications of LTA in the food industry are summarized. This review aims to provide direction for LTA research and development and offer a reference for the formulation of LTA-based functional foods.

Key words: L-theanine; visual analysis; functional activity; mechanism of action; food application

L-茶氨酸(L-Theanine, LTA), 别名 N-乙基-γ-谷氨酰胺, 1950 年首次从绿茶中分离得到的一种非蛋白、水溶性氨基酸。LTA 约占茶叶中游离氨基酸总量的 50% 以上[1]。作为茶叶中的一种特征氨基酸, LTA 不仅对茶的鲜味和焦糖味具有很大贡献, 还能缓解茶叶中咖啡因的苦味[2]。LTA 还是茶叶中独特的次级代谢产物, 是茶叶风味的主要来源, 有助于茶挥发物的产生, 可作为评价茶叶新鲜度的重要指标之一[3]。此外, LTA 还具有多种健康益处, 如抗氧化、抗炎、神经保护、抗癌、调节肠道菌群、调节代谢、心血管保护、肝脏保护、肠道保护和免疫调节等作用[4−5]。这些作用表明 LTA 在改善人体健康和预防疾病方面具有一定的潜力。

日本和美国于 1964 年和 1985 年允许 LTA 作为食品添加剂使用, 并且美国食品药品监督管理局确认 LTA 是一般公认为安全的物质(Generally recognized as safe, GRAS), 故对 LTA 在食品中的使用没有特定用量限制[6−7]。2014 年中国国家卫生计生委批准 LTA 为新食品原料, 并规定在符合卫生条件的情况下, LTA 每天食用量≤0.4 g[8]。目前, LTA 在食品中主要被用作饮料成分和膳食补充剂, 以增加风味和营养[9]。LTA 作为一种绿色天然且具有广泛生物活性的物质, 应当充分发挥其功能特性, 促进其在功能型食品和特医食品中的应用。另一方面, LTA 市场规模正在全球范围内持续扩大, 据北京恒州博智国际信息咨询有限公司(QY Research)统计, 2018~2025 年全球 LTA 的市场规模复合年增长率为 7.8%, 预计 2025 年全球 LTA 市场规模达到 1226.94 吨。中国在过去几年中一直是世界上最大的 LTA 消费国, 在 2018 年, 中国市场约占全球市场的 43.31%, 其次是北美, 约占 22.98%[10]。LTA 市场规模有望继续保持较好的增长动力, 这一趋势不仅促进了 LTA 的发展, 也进一步推动了茶产业的发展。

VOSviewer 是一款基于 Java 的应用程序, 由 Nees Jan van Eck 和 Ludo Waltman 于 2010 年开发并发布, 能够生成基于网络数据的可视化图, 并广泛应用于文献计量学的可视化分析[11]。关键词是对文章内容的高度概括, 是文章核心思想的集中体现, 可帮助读者快速了解该研究的方向及核心内容。本研究以 LTA 为主题和关键词, 整合 Web of Science 核心合集与中国知网 2014~2024 年间的高质量研究成果, 构建 LTA 研究的知识图谱, 以解析 LTA 研究的现状和发展趋势。本文旨在阐明 LTA 的研究领域及热点, 预测其发展方向, 介绍影响 LTA 含量的因素, 探讨 LTA 的功能活性及其分子作用机制, 并对 LTA 在食品中的实际应用进行简要概括。本文综述可为 LTA 的进一步研究发展提供方向, 并为其在功能型食品和特医食品中的开发提供坚实的科学依据。

1 LTA 研究可视化分析

文献计量学是评估某一领域学术进展的有效方法和重要工具, 利用文献计量学可对文献的内容、方向、时间等进行具体统计, 还能快速获取各种研究方向的前沿成果和研究进展, 并在一定程度上预测该研究未来的发展趋势[12]。Citespace 和 VOSviewer 是两款常用的软件。本文采用以上两款软件对 2014~2024 年国内外有关 LTA 的研究进行可视化分析, 探究 LTA 研究热点及未来发展趋势。

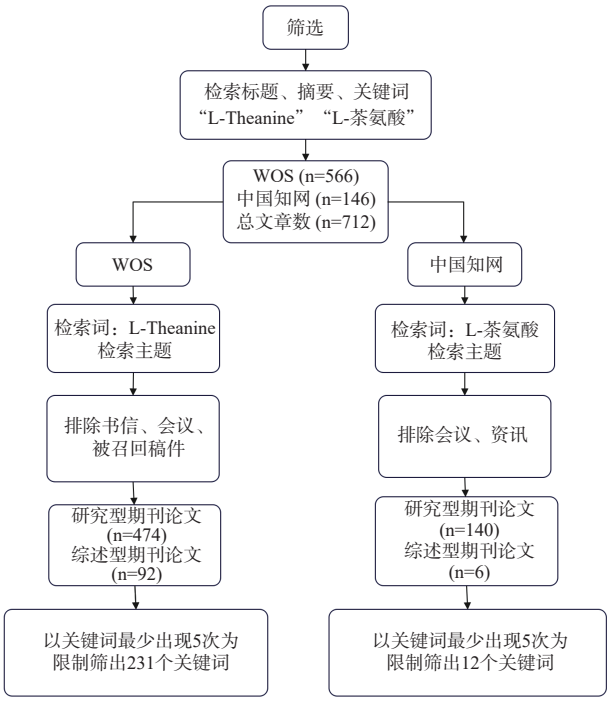


图 1 文献检索方法及筛选参数

Fig.1 Literature search methods and screening parameters

1.1　LTA 国内外发文量趋势分析

通过检索 2014 年 11 月 1 日~2024 年 11 月 1 日国内外 LTA 相关文献并进行筛选，筛选参数如图 1 所示。WOS 数据库以“L-Theanine”为主题的文献共计 566 篇，中国知网中以“L-茶氨酸”为主题的文献共计 146 篇，合计 712 篇(图 2)。结果分析表明，2014~2024 年 WOS 数据库以“L-Theanine”为主题的文献量呈现明显的稳定上升趋势，整体发文量保持较高水平，2015 年发文量最低，2024 年发文量最高。2014~2024 年中国知网内收录的“L-茶氨酸”主题文献量出现小幅度的上下浮动，2015 年发文量最低，2016 年发文量最高，整体发文量趋势较为稳定。结合 WOS 数据库和中国知网数据库 2014~2024 年总发文量分析，得出年总发文趋势线呈现整体增长趋势。由此可见，LTA 的研究已受到越来越多学者的关注。

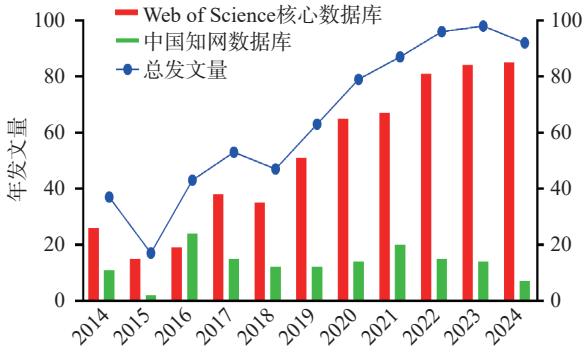


图 2　国内外 LTA 发文量对比(2014~2024 年)

Fig.2　Comparison of LTA publications at home and abroad (2014~2024)

1.2　LTA 研究关键词的 VOSviewer 和 Citespace 可视化分析

通过 VOSviewer 对 2014~2024 年 WOS 数据库和知网检索的“LTA”文献进行关键词聚类分析，以最低出现次数 n=5 为阈值，得到关于“LTA”研究领域中关键词密度可视化图(图 3，图 4)。密度可视化是在图上使用不同颜色显示关键词的热度分布，每个关键词拥有一块区域，研究热点从低到高的颜色分别为蓝色-黄色-红色，其研究热点的高低与关键词出现的频次有关[13]。结果显示，WOS 数据库中有关 LTA 的研究多集中在 LTA、绿茶、氧化应激、抗氧化活性、炎症、压力和脑等方面。中国知网检索结果集中在 L-茶氨酸、茶叶、氧化应激、生长性能、营养干预、热应激、断奶仔猪和 γ-谷氨酰转肽酶等方面。

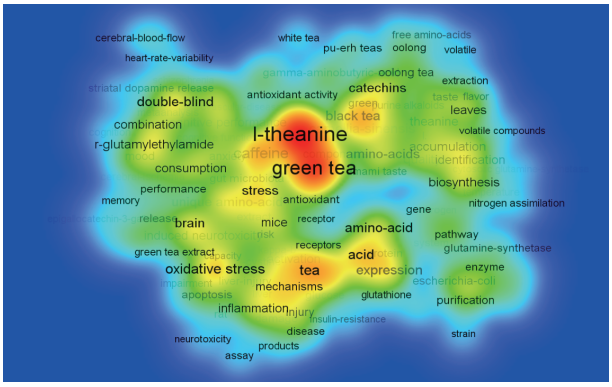


图 3　2014~2024 年 WOS 数据库中“LTA”研究领域关键词的密度可视化图

Fig.3　Visualization of the density of keywords in the "LTA" research field in the WOS database from 2014 to 2024

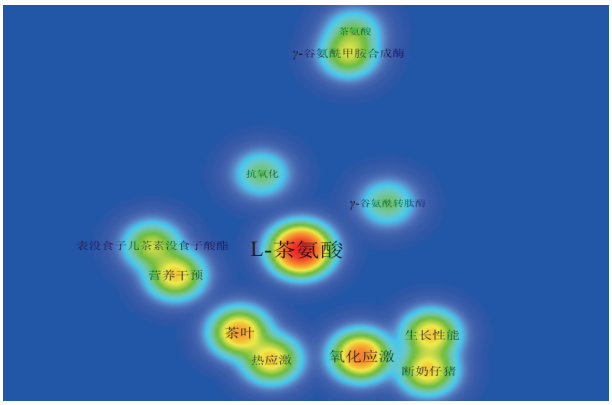


图 4　2014~2024 年 CNKI 数据库中“LTA”研究领域关键词的密度可视化图

Fig.4　Visualization of the density of keywords in the "LTA" research field in the CNKI database from 2014 to 2024

图 5 和图 6 是基于 Citespace 的“LTA”研究领域关键词共现图谱。每个节点代表一个关键词，节点的大小代表关键词出现的频次。如图 5 所示，WOS 数据库中“LTA”被分成 9 个聚类主题，高频关键词有茶树、氧化应激、肠道微生物、信号通路、LTA 和谷氨酰胺甲基酰胺合成酶；图 6 结果显示，中国知网中“LTA”被分为 8 个聚类主题，高频关键词有氧化应激、抗氧化、营养干预、生长性能和发酵优化。有关“LTA”的可视化分析结果表明，国内外对于“LTA”的研究集中在其功能活性和茶叶发酵优化方面。

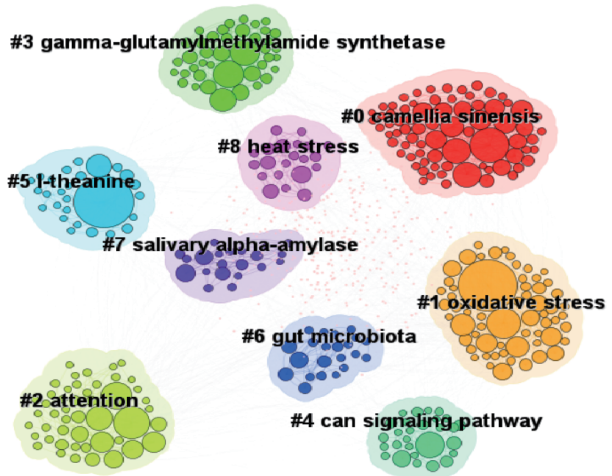


图 5　2014~2024 年 WOS 数据库中“LTA”研究领域关键词共现图谱

Fig.5　Keyword co-occurrence map of "LTA" research field in the WOS database from 2014 to 2024

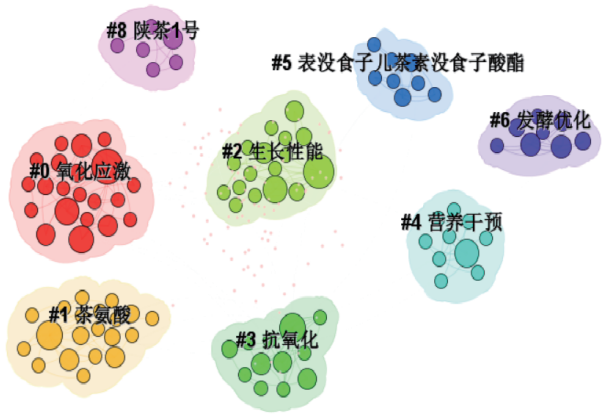


图 6 2014~2024 年 CNKI 数据库中“LTA”研究领域关键词共现图谱

Fig.6 Keyword co-occurrence map of "LTA" research field in CNKI database from 2014 to 2024

2 LTA 的理化性质以及影响 LTA 含量的因素

LTA 在自然界中被认为是一种独特的氨基酸。在茶树中，LTA 是由谷氨酸和乙胺在茶氨酸合成酶作用下，在茶树根部合成，随后转运至茶叶积累，其合成途径如图 7 所示[10]。LTA 的物理化学性质（表 1）可为 LTA 的提纯、合成和加工提供理论基础[14]。

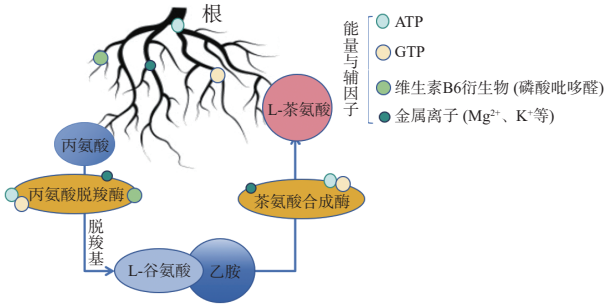


图 7 茶树中 LTA 的生物合成途径

Fig.7 Biosynthetic pathway of LTA in tea plant

表 1 LTA 的理化性质

Table 1 Physicochemical properties of LTA

物理化学性质	特性及参数
分子式	$C_7H_{14}N_2O_3$
分子量	174.189 g/mol
熔点	214~215 ℃
密度	1.2±0.1 g/cm^3
水溶性	溶于水，不溶于乙醇、乙醚
外观	白色针状结晶固体
气味	鲜味、甘甜味
味觉阈值	0.06%
比旋光度	[α]D20=0.7°
溶解度	易溶于水，不溶于无水乙醇和无水乙醚以及低极性有机溶剂
稳定性	在酸性条件下稳定，在碱性条件下不稳定

LTA 的含量与茶叶的风味、品质、茶树生长、功能活性呈正相关[15]。如 LTA 有助于乌龙茶制备过程中甲基吡嗪和 2,5-二甲基吡嗪的产生，增加茶叶香味[16]；山茶花根部分泌的 LTA 可通过塑造根部微生物组的结构来调节土壤中的元素循环，促进茶树的生长[17]；随着茶叶叶片的变老，其 LTA 的含量也随之下降，因此，LTA 的含量可作为评价茶叶新鲜度的指标[18]。

茶树中 LTA 的含量在不同品种和组织间存在显著差异。研究表明，小叶种茶树的 LTA 含量普遍高于大叶种茶树[19]。以安吉白茶为例，其茎、根、芽中的 LTA 含量分别为 2.15、22.5 和 27.86 mg/g，显示出组织间的显著差异[20]。此外，白化黄茶中的 LTA 含量显著高于普通绿茶，这一现象被认为与白化黄茶中 LTA 分解代谢的缓慢性密切相关[21]。LTA 含量与相关代谢基因的表达水平密切相关。在已鉴定的 17 个与 LTA 代谢相关的基因中，*GsTS2*、*GsGS1* 和 *GsGDH2* 的转录水平与 LTA 含量呈正相关，而 *CsALT*、*CsSAMDC*、*CsADC*、*CsCuAO*、*CsPAO* 等基因则呈负相关[20]。温度和季节也对 LTA 含量有重要影响。研究发现，褪黑素在 30~35 ℃ 的温度范围内可促进茶树光合作用，从而增加茶叶中 LTA 的生物合成[22]。转录组学和代谢组学分析显示，春季茶叶中的 LTA 含量显著高于夏季和秋季。进一步研究表明，季节性 LTA 含量的变化主要受到光照强度的调控，同时与相关转录因子和结构基因的表达密切相关[23]。Tan 等[24] 对 58 种中国白茶的定量分析显示，早春生产的银针白茶的 LTA 含量高于晚春生产的白牡丹白茶和秋季生产的寿眉白茶，进一步揭示了 LTA 含量与季节密切相关。茶树的生长期也显著影响 LTA 含量。研究发现，随着叶片的成熟，芽中的 LTA 含量最高，而茎中的 LTA 含量最低[10]。此外，对不同生长期的竹露茶叶进行分析发现，60 d 生长期的茶叶中 LTA 含量达到峰值[25]。综上所述，茶树中 LTA 含量受多种因素的综合影响，包括光照强度、温度、生长期和相关合成代谢基因的表达水平以及不同组织的特性。这些因素共同决定了 LTA 在茶树中的分布和积累。

3 L-茶氨酸的功能活性及作用机制

LTA 作为一类具有广泛生物活性的天然物质，它具有抗氧化、抗热应激、抗抑郁、调节代谢、抗癌、调节免疫、调节肠道菌群、保护神经系统、保护肝脏和保护肠道等功能活性，其作用机制如图 8 所示。通过深入了解其作用机制，可为开发功能型 LTA 提供基础研究资料。

3.1 抗氧化、抗炎、抗热应激作用

LTA 可通过多种途径来发挥抗氧化、抗热应激和抗炎作用。研究表明，LTA 可通过激活 JAK2/STAT3 信号通路来抑制氧化应激，从而减轻心肌缺血再灌注诱导的心脏损伤[26]。Deng 等[9] 研究表明，LTA 会促进 CAT 和 Gpx1 mRNA 及蛋白的表达，增加 SOD、Gpx1 和 CAT 的活性，降低感染产肠毒素大肠杆菌小鼠的氧化水平。表明 LTA 可调节相关抗氧化酶基因的转录和翻译来发挥抗氧化作用。在

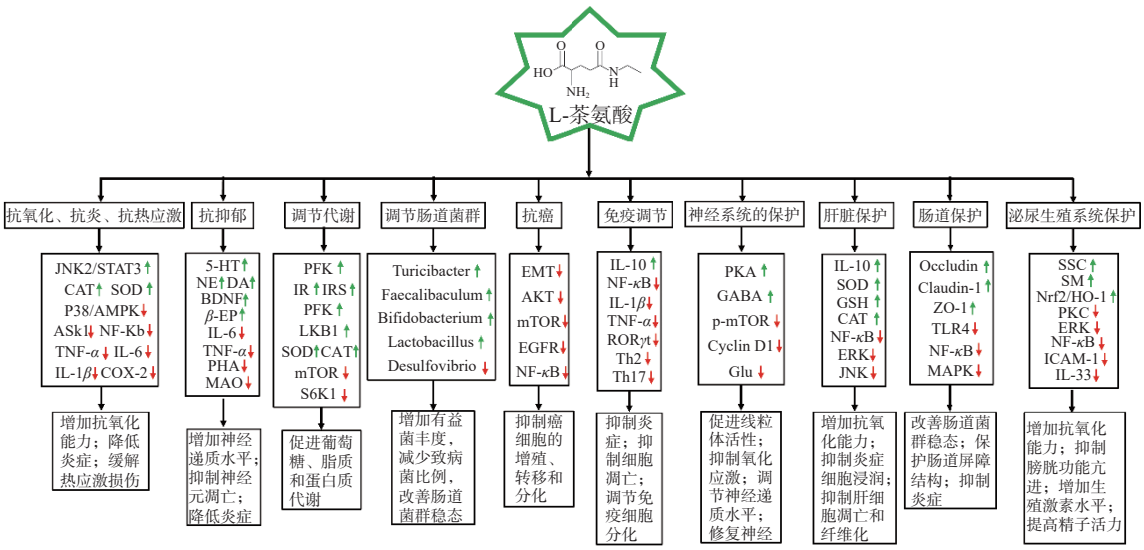


图 8　LTA 的功能活性及作用机制

Fig.8　Functional activity and mechanism of action of LTA

注：c-Jun 氨基末端激酶（c-Jun N-terminal kinase, JNK）；信号传导及转录激活因子（Signal transducer and activator of transcription, STAT）；超氧化物歧化酶（Superoxide dismutase, SOD）；谷胱甘肽过氧化物酶 1（Glutathione peroxidase 1, Gpx1）；过氧化氢酶（Catalase, CAT）；丝裂原活化蛋白激酶（Mitogen-activated protein kinase, MAPK）；凋亡信号调节激酶 1（Apoptosis signal regulating kinase-1, ASk1）；核因子 κB（Nuclear factor kappa B, NF-κB）；肿瘤坏死因子 α（Tumour necrosis factor-α, TNF-α）；白细胞介素-6（Interleukin 6, IL-6）；白细胞介素-1β（Interleukin-1β, IL-1β）；环氧合酶-2（Cyclooxygenase-2, COX-2）；下丘脑-垂体-肾上腺轴（The hypothalamic-pituitary-adrenal axis, HPA）；单胺氧化酶（Monoamine oxidase, MAO）；5-羟色胺（5-Hydroxytryptamine, 5-HT）；去甲肾上腺素（Norepinephrine, NE）；多巴胺（Dopamine, DA）；脑源性神经营养因子（Brain-derived neurotrophic factor, BDNF）；β-内啡肽（β-Endorphin, β-EP）；磷酸果糖激酶（Phosphofructokinase, PFK）；胰岛素受体（Insulin receptor, IR）；胰岛素受体底物（Insulin receptor substrate, IRS）；肝激酶 B1（Liver kinase B1, LKB1）；哺乳动物雷帕霉素靶蛋白（Mammalian target of rapamycin, mTOR）；核糖体蛋白 S6K1（Ribosomal protein S6 kinase1, S6K1）；苏黎世杆菌属（*Turicibacter*）；肠杆菌属（*Faecalibaculum*）；双歧杆菌属（*Bifidobacterium*），乳酸菌属（*Lactobacillus*）；脱硫弧菌属（*Desulfovibrio*）；上皮间充质转化（Epithelial-mesenchymal transition, EMT）；表皮生长因子受体（Epidermal growth factor receptor, EGFR）；蛋白激酶 B（Protein kinase B, AKT）；蛋白激酶 A（Protein kinase A, PKA）；γ-氨基丁酸（γ-Aminobutyric acid, GABA）；细胞周期蛋白 D1（Cyclin D1）；谷氨酸（Glutamic acid, Glu）；白细胞介素 10（Interleukin10, IL-10））；类视黄醇相关孤儿受体 γt（Retinoic acid receptor -re-lated orphan receptor gamma, RORγt）；辅助性 T 细胞（Helper T cell, Th）；谷胱甘肽（Glutathione, r-glutamyl cysteingl+glycine, GSH）；精原细胞（Spermatogonia stem cell, SSC）；精子活力（Sperm motility, SM）；血红素氧合酶 1（Heme oxygenase 1, HO-1）；核因子 E2 相关因子 2（Nuclear factor erythroid 2-related factor 2）；细胞外调节蛋白激酶（Extracellular regulated protein kinases, ERK）；紧密连接蛋白（Claudin）；闭锁小带蛋白（Zonula occludens, ZO）；Toll 样受体 4（Toll-like receptor 4, TLR4）；蛋白激酶 C（Protein kinase C, PKC）；细胞间粘附分子 1（Intercellular cell adhesion molecule-1, ICAM-1）；白细胞介素 33（Interleukin 33, IL-33）。

热应激小鼠模型中，LTA 通过下调 ASk1 的表达来抑制 p38/MAPK 信号通路，从而抑制 NF-κB 和热休克蛋白 27（Heat shock protein 27, HSP27）的表达，降低 TNF-α、IL-6、IL-1β 等炎症因子的水平，增加抗氧化酶 SOD 和 CAT 的含量，从而改善热应激引起的氧化应激和炎症[27]。Wang 等[28] 研究表明，LTA 通过抑制 NF-κB 信号通路，降低 TNF-α、IL-6 和 IL-1β 等炎症因子的水平，从而减轻脂多糖诱导的小鼠炎症。此外，在 12-O-十四烷酰佛波醇-13-乙酸酯诱导的耳水肿小鼠模型中，LTA 可下调 PECAM-1 的表达，减少 IL-1β、TNF-α 和 COX-2 的产生，改善中性粒细胞的浸润和活化来降低炎症，表明 LTA 在抑制急性炎症方面具有一定潜力[29]。综上，LTA 具有一定的抗氧化、抗热应激和抗炎活性，这与激活 JAK2/STAT3 信号通路、抑制 ASk1 蛋白的表达和下调 p38/MAPK 以及 NF-κB 信号通路有关，可降低 TNF-α、IL-6、IL-1β 等炎症因子的水平，并促进抗氧化酶基因的转录和翻译，增加抗氧化能力。

3.2　抗抑郁作用

抑郁症（Depression）是一种具有高发病率的精神障碍疾病。LTA 蕴含着极为丰富的生物活性，这可为抑郁症的治疗提供新的思路与方向。研究表明，LTA 可通过抑制过度活跃的下丘脑-垂体-肾上腺轴（The hypothalamic-pituitary-adrenal axis, HPA）、降低单胺氧化酶（Monoamine oxidase, MAO）水平、增加肠道菌群的富集，以及促进微生物-肠-脑轴活动来改善抑郁症[30]。在慢性不可预知温和刺激（Chronic unpredictable mild stress, CUMS）模型大鼠抑郁症状中，LTA 与 γ-氨基丁酸（γ-Aminobutyric acid, GABA）联用可通过提高 5-羟色胺（5-Hydroxytryptamine, 5-HT）、多巴胺（Dopamine, DA）、脑源性神经营养因子（Brain-derived neurotrophic factor, BDNF）、β-内啡肽（β-Endorphin, β-EP）的含量，降低 IL-6 的水平改善 CUMS 诱导的大鼠抑郁[31]。Shen 等[32] 研究表明，LTA 可增加抑郁症 SD 大鼠边缘-皮质-纹状体-苍白球 -丘 脑（ Limbic-cortical-striatal-pallidal-thalamic,

LCSPT)回路相关大脑区域的 5-HT、去甲肾上腺素(Norepinephrine, NE)和 DA 的水平,从而缓解大鼠的抑郁症行为。此外,LTA 可通过增加前额叶皮层的神经递质水平、抑制神经元凋亡和降低皮质酮的水平来缓解慢性抑制应激诱导的小鼠抑郁[33]。以肠-脑轴为出发点的研究中,LTA 可通过增加瘤胃球菌属(*Ruminococcus*)、双歧杆菌属(*Bifidobacterium*)和乳酸菌属(*Lactobacillus*)的丰度,提高肠道菌群的多样性,降低炎症因子 TNF-α、IL-6 的水平,以及增加 5-HT 的水平来缓解 CUMS 大鼠模型的抑郁行为[34]。以上研究结果表明,LTA 在抗抑郁中具有多方面的积极作用,如抑制 PHA 的过度活跃,降低 MAO、TNF-α、IL-6 的水平,增加 5-HT、NE、BDNF、β-EP 和 DA 的水平和调节肠道菌群,可为抗抑郁治疗提供一种安全有效的选择。

3.3 对代谢的调节作用

营养物质的吸收对人体健康至关重要,LTA 可以有效调节新陈代谢。研究表明,LTA 可促进胰岛 β 细胞的增殖,增加胰岛素的分泌[35]。此外,LTA 还能促进人支持细胞的增殖,增加葡萄糖代谢[36]。刘宝贵等[37]研究表明,LTA 能增加血清载脂蛋白 A1、SOD、CAT 的水平,降低肝脏甘油三酯(Triglyceride, TG)、总胆固醇(Total cholesterol, TC)的含量,能有效抑制高脂饮食大鼠体重和血脂水平的升高。这表明 LTA 具有减肥和降糖作用。Lin 等[38]研究表明,LTA 通过上调 *PFK*、*CPT1*、*IR*、*IRS* 和 *LKB1* 的 mRNA 表达,促进腺苷 5′-单磷酸活化蛋白激酶(Adenosine5‘-monophosphate (AMP)-activated protein kinase, AMPK)磷酸化来改善 SD 大鼠葡萄糖、脂质和蛋白质的代谢。LTA 与表没食子儿茶素没食子酸酯联用可上调肝脏葡萄糖激酶和糖原合成酶的表达,降低脂肪酸合成酶和硬脂酰辅酶 A 去饱和酶 1 的水平,减少肝脏甘油三酯的积累,改善肥胖大鼠的糖代谢紊乱[39]。此外,LTA 可上调氨基酸转运蛋白(*EAAT3*、*EAAT1*、*4F2hc*、*yLAT1*、*CAT1*)mRNA 的表达,促进 mTOR/S6K1 通路磷酸化,增加肠道氨基酸的吸收,促进蛋白质代谢[40]。以上研究结果表明,LTA 可以通过上调氨基酸转运蛋白和 *PFK*、*IR*、*PFK*、*LKB1* 和 *IRS* 的 mRNA 表达,增加抗氧化能力,并调节 mTOR/S6K1 信号通路来调节葡萄糖、脂质和蛋白质的代谢,对改善糖尿病和肥胖具有积极的影响。

3.4 对肠道菌群的调节作用

肠道菌群可参与宿主免疫系统调节,直接影响肠道功能,间接调节肝、脑、肾等肠外器官功能,在人类健康中发挥重要作用[41]。Xu 等[42]研究显示,LTA 通过增加 *Lactobacillus*、*Alloprevotella*、*Prevotellaceae*_NK3B31 和 *Clostridia*_UCG-014 等有益菌的丰度,促进短链脂肪酸、胆汁酸和色氨酸的产生来改善溃疡性结肠炎(Ulcerative colitis, UC),表明 LTA 可恢复肠道菌群的结构,增加有益的肠道菌群代谢产物,提升肠道免疫力。在热应激引起的肠道菌群紊乱中,LTA 恢复了 *Turicibacter*、*Faecalibaculum*、*Bifidobacterium* 和 norank_f_*Muribaculaceae* 等有益菌的丰度,降低了有害菌 *Desulfovibrio* 的丰度,并增加了肠道菌群的 α 多样性[43]。此外,He 等[44]研究表明,LTA 显著降低了高脂饮食(High-fat diet, HFD)小鼠粪便中厚壁菌门/拟杆菌门的比例,表明其对 HFD 诱导的肠道菌群失调具有一定的调节作用。以上研究结果表明,LTA 可调节肠道菌群的组成,增加有益菌的丰度,抑制有害菌的生长,改善肠道屏障和间接调节脂质代谢。

3.5 抗癌活性

LTA 在癌细胞增殖、凋亡和转移过程中表现出有益的影响[45]。LTA 可抑制前列腺癌中上皮间质转化(Epithelial-mesenchymal transition, EMT)的发生发展,降低癌细胞侵袭力和细胞间的黏附能力,并抑制 ERK/NF-κB 信号通路降低 EMT 相关转录因子的表达,如锌指蛋白 SNAI1、基质金属蛋白酶 9 和 N-钙粘蛋白[46]。表明 LTA 在前列腺癌转移过程中具有一定抑制能力。Jin 等[47]研究表明,LTA 可抑制肺癌细胞对顺式二氯二氨合铂的耐药性,并抑制肺癌细胞的迁移。此外,LTA 及其衍生物能降低宫颈癌细胞中 EGFR、Akt 和 NF-κB 的表达,可有效阻止人宫颈癌细胞的生长和迁移[48]。Shojaei-zarghan 等[49]研究表明,LTA 下调 Akt/mTOR 信号通路,从而抑制结肠癌的发生。LTA 还可通过人 HepG2 肝母细胞瘤细胞和 HeLa 腺癌细胞的线粒体通路诱导肿瘤细胞凋亡[50]。以上结果表明,LTA 可通过线粒体途径和 EMT 途径诱导癌细胞凋亡,并抑制 Akt/mTOR、JAK2/STAT3、EGFR 和 NF-κB 信号通路的表达,从而降低癌细胞的增殖、转移和分化。

3.6 免疫调节作用

LTA 在免疫调节方面具有一定的有益作用,给 SD 大鼠每天灌胃 LTA 溶液(400 mg/kg)可增加大鼠脾脏质量,促进 Th1/Th2 细胞因子的平衡,降低血清皮质酮水平和增加大脑中多巴胺和 5-羟色胺(5-Hydroxytryptamine, 5-HT)的水平,并调节心脏中磷脂酶 C 异构体 mRNA 的表达,提高免疫功能[51]。此外,在膳食纤维喂养条件下的 SD 大鼠中,LTA 可增加总短链脂肪酸的含量并调节肠粘膜免疫[52]。Gong 等[53]研究表明,LTA 可通过抑制核苷酸结合寡聚化结构域、IL-1β 和 TNF-α 的过表达,并降低 NF-κB p65 的蛋白水平和抑制 ERK1/2 磷酸化,从而调节产肠毒素大肠杆菌(Enterotoxigenic *Escherichia coli*, ETEC)诱导的免疫应激小鼠的先天免疫。大麻素受体 1(Cannabinoid receptor 1, CB1)作为 LTA 的体内结合位点,它能导致 LTA 和 CB1 发生拮抗作用,从而降低 CB1 活性,增加 CB1 对 COX-2 的表达,并降低炎症因子 TNF-α 水平和上调抗炎因子 IL-

10 的表达，使 LTA 对正常和产肠毒素大肠杆菌 E44813 应激大鼠的免疫功能表现出有益影响[54]。此外，LTA 可促进空肠 CD4+T 细胞分化为 Th1 和调节 T 细胞（Regulatory T cell，Treg），下调 RORγt 和 GATA 结合蛋白 3 的表达，并抑制 Th2 和 Th17 的分化，从而提高肠道特异性免疫来缓解卵清蛋白诱导的过敏[55]。综上，LTA 可以调节 Th2/Th1 的平衡和免疫细胞的分化，以及相关蛋白的表达来发挥作用。

3.7　对神经系统的保护作用

LTA 通过减少 Glu 释放、增加 GABA 水平以及甘氨酸和多巴胺的释放对大脑健康产生积极作用[56]。LTA 可以作用于谷氨酸 GABA 受体，调节 DA、血清素、甘氨酸（Glycine，Gly）和 GABA 在内的神经递质的水平，缓解睡眠障碍[57]。GABA 是一种重要的抑制性神经递质。研究表明，LTA 和 GABA 的混合物可促进 GABA 受体的表达，从而改善咖啡因诱导的大鼠睡眠障碍[58]。此外，LTA 可通过预防神经元丢失、促进线粒体活性，并通过抗氧化、抗炎和神经调节特性改善多巴胺和 GABA 的水平，减轻由曲马多诱导的帕金森（Parkinson's disease，PD）Wister 大鼠的神经性衰退[59]。LTA 和表没食子儿茶素没食子酸酯联合可通过抑制炎症，下调 p-mTOR 和细胞周期蛋白 D1（Cyclin D1）蛋白的表达，促进线粒体活性和能量代谢，使分化的神经细胞保持稳定状态，促进神经细胞的修复和再生[60]。LTA 与氧化石墨烯制成的复合膜可促进神经干细胞的存活、增殖和神经元分化，表明其治疗中枢神经系统损伤具有一定潜力[61]。Zhu 等[62] 研究表明，LTA 可通过激活多巴胺 D1/5 受体-PKA 通路来缓解阿尔兹海默症（Alzheimer's disease，AD）小鼠的海马体损伤和记忆障碍。在 3-硝基丙酸诱导的亨廷顿病（Huntington's disease，HD）大鼠模型中，LTA 通过减少一氧化氮的产生和抑制纹状体中神经递质的变化，如减少谷氨酸的水平，增加 GABA 和腺苷的水平，从而改善 3-硝基丙酸引起的神经性损伤[63]。以上研究表明，LTA 不仅对改善睡眠障碍和记忆障碍有良好的神经保护作用，而且对预防神经病变和修复神经也有一定作用。此外，LTA 对 AD、HD、PD 等神经退行性疾病有显著的影响，可为预防和治疗其他神经性疾病提供理论参考。

3.8　对肝脏的保护作用

LTA 对多种因素引起的肝脏疾病具有一定的保护作用。Liu 等[64] 研究表明，LTA 可上调急性酒精性肝损伤小鼠肝脏中 ADH6、ALDH1B1、ALDH2、CAT mRNA 和蛋白的表达来加速酒精代谢，并下调 CYP2E1 mRNA 和蛋白的表达来减少肝脏中 ROS 的积累，以及下调肝脏 NF-κB p65、TNF-α、IL-1β、IL-6 mRNA 和蛋白质的表达来缓解酒精引起的肝脏氧化应激和炎症。在 ETEC 诱导的肝损伤小鼠模型中，LTA 显著降低了谷丙转氨酶（Alanine aminotransferase，AST）和谷草转氨酶（Aspartate aminotransferase，ALT）的水平，这是肝功能受损的两种标志性酶。其次，LTA 通过抑制 ERK1/2 和 JNK1/2 信号通路增加了肝细胞中 B 淋巴细胞瘤-2 基因（B-cell lymphoma-2，Bcl-2）mRNA 和蛋白的表达，抑制肝细胞的凋亡，表明 LTA 可通过介导细胞凋亡来发挥保肝作用[65]。Zeng 等[66] 研究表明，LTA 通过增加 SOD、GSH 和 CAT 等抗氧化酶的水平，从而增加抗氧化能力；并降低肝脏中的丙二醛和一氧化氮合酶的水平，减少晚期糖基化终末产物（Advanced glycosylation end products，AGEs）的水平和抑制 NF-κB 的表达，下调 TNF-α、IL-6 和 IL-1β 等炎症因子的水平来改善 D-半乳糖诱导的肝损伤。此外，LTA 可抑制 NF-κB 的表达，下调炎症细胞因子（IL-1β 和 IL-6）和促纤维化介质（转化生长因子-β、结缔组织生长因子），以及增加抗炎细胞因子 IL-10 的表达来减轻四氯化碳诱导的肝损伤[67]。以上研究证明，LTA 对肝脏具有一定的保护作用，其作用机制是主要通过抑制 NF-κB、ERK1/2 和 JNK1/2 通路，并增加 SOD、GSH、CAT 等抗氧化酶的水平和抑制纤维化介质来发挥作用。

3.9　对肠道的保护作用

最近研究表明，LTA 在动物模型中具有肠道保护作用。Wang 等[68] 研究表明，LTA 可增加结肠组织中的杯状细胞数量，上调结肠组织 Occludin、Claudin-1、ZO-1 mRNA 和蛋白质的表达，以及促进粘蛋白基因（*Muc2*、*Muc4*）mRNA 的表达来保护肠道屏障的完整性；下调结肠 TLR4、NF-κB、肌球蛋白轻链激酶（Myosin light-chain kinase，MYLK）mRNA 及蛋白的表达来降低肠道炎症。此外，LTA 通过抑制结肠 NF-κB/MAPK 通路磷酸化，并增加结肠粪便中有益菌 *Blautia coccoides* 和 *Lactobacillus murinus* 的丰度，从而缓解高脂饮食（High-fat diet，HFD）诱导的肠道菌群紊乱和结肠炎[69]。在 UC 小鼠模型中，LTA 能减轻结肠炎症，增加产生短链脂肪酸、胆汁酸和色氨酸微生物群的丰度，以及降低树突状细胞、巨噬细胞和单核细胞以主要组织相容性复合体-Ⅱ（Major histocompatibility complex-Ⅱ，MHC-Ⅱ）向结肠 T 细胞呈递微生物群抗原的能力，从而缓解 UC[42]。综上所述，LTA 主要通过抑制 TLR4/NF-κB/MAPK 通路，增加肠道紧密连接蛋白 Occludin、Claudin-1、ZO-1 的表达，以及调节肠道菌群来保护肠屏障，从而发挥对肠道的保护作用。

3.10　对泌尿生殖系统的保护作用

已有文献表明，LTA 对泌尿生殖系统表现出一定的保护作用，能预防慢感神经多动症患者的膀胱功能障碍[70]。热应激引起的小鼠睾丸损伤模型中，LTA 可通过抑制 NF-κB，促进 Nrf2/HO-1 通路来缓解睾丸炎症和氧化应激，从而增加睾丸器官指数、精子活力、激素水平和顶体完整性[71]。Tsai 等[72] 研究

表明，LTA 可通过抑制 PKC/ERK/NF-κB/ICAM-1/IL-33 的信号转导，从而降低炎症、氧化应激、细胞凋亡和自噬，改善 P 物质（Substance P, SP）诱导的膀胱损伤。此外，在环磷酰胺（Cyclophosphamide, CP）诱导的小鼠睾丸损伤模型中，LTA 减轻了 CP 诱导的睾丸精原细胞、上皮细胞、生精小管和基底膜的损伤，表明 LTA 作为一种天然活性物质，可预防 CP 诱导的睾丸毒性[73]。治疗增加了睾丸中的抗氧化酶活性并降低了氧化和炎症应激的标志物。综上所述，LTA 可通过调节生殖激素、氧化应激和炎症相关信号通路，抑制膀胱功能亢进，增加生殖激素水平、保护精子活力等发挥对泌尿生殖系统的保护作用。

4 LTA 在食品领域中的应用

自国内外相继批准 LTA 可作为食品添加剂应用于食品中以来，LTA 在食品工业中展现出广泛的应用潜力。作为茶叶中的关键成分，LTA 不仅具有独特的风味和口感，还具备多种健康益处和特性，这使其在食品领域的需求日益增长。其应用范围包括改善食品风味及品质、食品中的健康功效和改良食品功能。

4.1 改善食品风味及品质

LTA 能够赋予食品独特的风味特性。例如，将 LTA 添加至咖啡、啤酒和辣味食品中，能有效减少这些食品中苦、辣等不良风味，从而提高整体食品风味[74]。Narukawa 等[75] 通过人体感官评价发现，LTA 的鲜甜味可抑制食物中苦味、酸味等不良风味，从而提升食品的口感和接受度。在小麦面包中添加浓缩的富含 LTA 的茶粉，可抑制大肠杆菌的生长，延长面包的保质期[35]。在冰糕中加入 LTA 可以增强其抗氧化性并提高冰糕口感[76]。中国的茶酒则通过添加 LTA 来稳定高度数酒的品质[77]。综上所述，LTA 在改善食品风味、延长保质期以及满足消费者对健康食品需求方面展现出一定的应用潜力，为食品工业提供了更多创新的可能性。

4.2 食品中的健康功效

随着消费者对健康食品需求的日益增长，LTA 作为一种功能性添加剂或补充物，在食品中的应用前景广阔。研究表明，以 LTA 为原料制作的营养饮料，能够显著降低 36 名受试者的主观压力，有效缓解神经紧张[78]。含有 LTA、松皮和黑加仑的饮料可以减少运动过程中的精神疲劳，保持大脑清晰和提高注意力，有效缓解运动员的紧张情绪[79]。动物实验和临床试验表明，食用含有 LTA 的抹茶饼干具有降压、降糖作用[80]。Phongnarisorn 等[81] 研究表明，含有 LTA 的酥饼饼干不仅能降低血清中甘油三酯的水平，口感上还更受消费者的喜欢。此外，食用富含 LTA 的小麦粉，可有效降低乳糜泻患者肠道中谷蛋白刺激引起的 T 细胞免疫反应，且能保留谷蛋白的功能[82]。富含 LTA 的黑醋栗粉可提高睡眠效率，改善健康老年人的睡眠质量[83]。综上所述，LTA 作为一种多功能性食品添加剂，其在健康食品市场中扮演重要角色。随着技术创新和市场需求的推动，LTA 有望在功能性饮料、饼干、谷物粉等领域实现更广泛的应用。

4.3 改良食品功能

LTA 能够通过氢键和范德华力与 β-伴大豆球蛋白和大豆球蛋白结合，从而改变蛋白质的聚集状态和分子结构，包括减少不规则聚集和促使蛋白质的二级结构由 α-螺旋和 β-转角向 β-折叠转变[84]。这些结构变化显著提升了大豆分离蛋白的凝胶强度和持水能力，增强了其在食品中的功能性和应用潜力。二酰基甘油（Diacyl glycerol, DAG）因其功能特性常被用作食品中的脂肪替代品，但其乳化和氧化稳定性较差，限制了其广泛应用。研究表明，LTA 与 β-乳球蛋白结合可作为 DAG 的表面稳定剂，有效提高其乳化稳定性和抗氧化能力[85]。另一方面，LTA 与 EGCG 联合能够通过氢键和范德华力与 α-淀粉酶结合，降低其活性，从而对淀粉消化率产生协同抑制作用[86]。此外，Hao 等[87] 的研究进一步表明，LTA 可以改变淀粉消化酶的二级结构和多肽链构象，从而显著降低酶活性，对 α-淀粉酶和 α-葡萄糖苷酶的半抑制浓度（Half maximal inhibitory concentration, IC_{50}）分别为 1.22 mmol/L 和 2.77 mmol/L，这表明 LTA 是一种潜在的淀粉消化酶抑制剂。综上所述，LTA 与蛋白质的相互作用、对 DAG 的稳定作用以及对淀粉消化酶的抑制作用，为开发低脂高蛋白食品和低血糖生成指数（Glycemic index, GI）食品提供了新的方向。

5 结论与展望

LTA 是茶叶中的关键成分，不仅对健康具有多种益处，也是评估茶叶品质的重要指标。本文基于文献计量学方法，检索了 2014~2024 年 WOS 核心合集与 CNKI 的高质量研究成果，并进行可视化分析。结果表明，LTA 的功能活性作用是主要研究热点，其次是不同茶叶类型发酵对 LTA 含量的影响。这为 LTA 的未来研究和发展提供了方向。基于上述研究，本文综述了影响茶树中 LTA 含量的因素，包括光照强度、温度、生长期、相关合成代谢基因的表达水平以及不同组织的特性。深入探讨了 LTA 在抗炎、抗氧化、调节代谢、增强免疫、调节肠道菌群、保护神经以及保护肝脏、肾脏和泌尿生殖系统等方面的积极作用。同时，还概括了 LTA 在食品领域中的实际应用，包括改善食品风味及品质、食品中的健康功效和改良食品功能。此外，鉴于当前研究中的不足与挑战，本文提出以下展望，旨在为 LTA 的深入探索和发展提供可行的参考依据。a.深入研究影响 LTA 含量的因素：利用多因素试验设计和数据分析方法，探讨不同因素（如光照强度、温度、生长期等）对 LTA 含量的定量影响，以及这些因素之间的相互作用，为优化茶叶种植和加工提供科学依据。b.增加临床试验：当前研究多基于细胞或动物实验，人体临床试验数据匮乏，限制了 LTA 在功能性食品或药物

开发中的转化应用。后续应开展基于人体的临床试验，评估 LTA 在抗炎、抗氧化、代谢调节等方面的人体有效性，建立剂量-效应模型及安全性数据库。c.推动 LTA 在食品应用中的成果转化：尽管 LTA 在食品领域中应用广泛，但大多都处于理论或小规模试验中。后续应加强相关产品转化，并进行市场推广。同时，建立质量控制标准，确保产品的安全性和稳定性。综上所述，本文可为开发高附加值的茶叶深加工产品提供理论支持，有助于提高茶叶的综合利用价值，并为茶产业的可持续发展提供方向。

© The Author(s) 2026. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

参考文献

[1] MU W, ZHANG T, JIANG B. An overview of biological production of L-theanine[J]. Biotechnology Advances, 2015, 33(3−4): 335−342.

[2] 刘忠英, 冉乾松, 潘科, 等. 基于电子舌的 3 种氨基酸单体呈味特性研究[J]. 食品科技, 2022, 47(4): 296−302. [LIU Zhongying, RAN Qiansong, PAN Ke, et al. Flavor characteristics of three amino acid monomers based on electronic tongue[J]. Food Science and Technology, 2022, 47(4): 296−302.]

[3] ZHANG M, YANG Y, YUAN H, et al. Contribution of addition theanine/sucrose on the formation of chestnut-like aroma of green tea[J]. LWT-Food Science and Technology, 2020, 129: 109512.

[4] ADHIKARY R, MANDAL V. L-Theanine: A potential multifaceted natural bioactive amide as health supplement[J]. Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine, 2017, 7(9): 842−848.

[5] XU X Y, ZHAO C N, CAO S Y, et al. Effects and mechanisms of tea for the prevention and management of cancers: An updated review[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2020, 60(10): 1693−1705.

[6] 帅玉英, 沈宇峰, 黄海娟, 等. 功能性配料茶氨酸的生产应用与法规情况简介[J]. 中国食品添加剂, 2013(S1): 215−219. [SHUAI Yuying, SHEN Yufeng, HUANG Haijuan, et al. Applications and regulation of functional ingredient, L-theanine[J]. China Food Additives, 2013(S1): 215−219.]

[7] 季圆清, 周宇航, 张通, 等. L-茶氨酸生产技术及应用展望[J]. 食品与发酵工业, 2022, 48(24): 303−311. [JI Yuanqing, ZHOU Yuhang, ZHANG Tong, et al. Production technology of L-theanine and its application prospect[J]. Food and Fermentation Industries, 2022, 48(24): 303−311.]

[8] 国家卫生计生委批准茶叶茶氨酸为新食品原料[J]. 饮料工业, 2014, 17(7): 14. [The national health and family planning commission approved tea theanine as a new food raw material[J]. Beverage Industry, 2014, 17(7): 14.]

[9] DENG Y, XIAO W, CHEN L, et al. *In vivo* antioxidative effects of L-theanine in the presence or absence of *Escherichia coli*-induced oxidative stress[J]. Journal of Functional Foods, 2016, 24: 527−536.

[10] CHEN Z, WANG Z, YUAN H, et al. From tea leaves to factories: A review of research progress in L-theanine biosynthesis and production[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(4): 1187−1196.

[11] ARRUDA H, SILVA E R, LESSA M, et al. VOSviewer and bibliometrix[J]. Journal of the Medical Library Association: JMLA, 2022, 110(3): 392.

[12] SUN Y, WU S, GONG G. Trends of research on polycyclic aromatic hydrocarbons in food: A 20-year perspective from 1997 to 2017[J]. Trends in Food Science & Technology, 2019, 83: 86−98.

[13] WANG L, JIANG J, LI Y, et al. Global trends and hotspots in research on osteoporosis rehabilitation: A bibliometric study and visualization analysis[J]. Frontiers in Public Health, 2022, 10: 1022035.

[14] VUONG Q V, BOWYER M C, ROACH P D. L-Theanine: Properties, synthesis and isolation from tea[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2011, 91(11): 1931−1939.

[15] 王加真, 刘义富, 肖尧, 等. 不同光配比对福鼎大白茶叶片生理和主要氨基酸积累的影响[J]. 食品工业科技, 2021, 42(19): 29−35. [WANG Jiazhen, LIU Yifu, XIAO Yao, et al. Effect of different light ratio on physiology and main amino acid accumulation of fuding-dabaicha leaf[J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(19): 29−35.]

[16] GUO X, SONG C, HO C T, et al. Contribution of L-theanine to the formation of 2, 5-dimethylpyrazine, a key roasted peanutty flavor in Oolong tea during manufacturing processes[J]. Food Chemistry, 2018, 263: 18−28.

[17] XIE H, CHEN Z, FENG X, et al. L-theanine exuded from *Camellia sinensis* roots regulates element cycling in soil by shaping the rhizosphere microbiome assembly[J]. Science of the Total Environment, 2022, 837: 155801.

[18] YANG G Z, YOU Q S, YANG Y, et al. The main quality and functional chemical composition of tea[M]. The Tea Plant Genome. Singapore: Springer Nature Singapore, 2024: 39−58.

[19] 蒋会兵, 田易萍, 陈林波, 等. 云南茶树地方品种农艺性状与品质性状遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(4): 634−640. [JIANG Huibing, TIAN Yiping, CHEN Linbo, et al. Diversity of tea landraces based on agronomic and quality traits in Yunnan province[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(4): 634−640.]

[20] LIU Z W, WU Z J, LI H, et al. L-Theanine content and related gene expression: Novel insights into theanine biosynthesis and hydrolysis among different tea plant (*Camellia sinensis* L.) tissues and cultivars[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 498.

[21] CHENG S, FU X, LIAO Y, et al. Differential accumulation of specialized metabolite L-theanine in green and albino-induced yellow tea (*Camellia sinensis*) leaves[J]. Food Chemistry, 2019, 276: 93−100.

[22] LI X, LI M H, DENG W W, et al. Exogenous melatonin improves tea quality under moderate high temperatures by increasing epigallocatechin-3-gallate and theanine biosynthesis in *Camellia sinensis* L[J]. Journal of Plant Physiology, 2020, 253: 153273.

[23] GONG A D, LIAN S B, WU N N, et al. Integrated transcriptomics and metabolomics analysis of catechins, caffeine and theanine biosynthesis in tea plant (*Camellia sinensis*) over the course of seasons[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20: 1−14.

[24] TAN J, ENGELHARDT U H, LIN Z, et al. Flavonoids, phenolic acids, alkaloids and theanine in different types of authentic Chinese white tea samples[J]. Journal of Food Composition and Analysis, 2017, 57: 8−15.

[25] JEON D B, HONG Y S, LEE G H, et al. Determination of volatile organic compounds, catechins, caffeine and theanine in Jukro tea at three growth stages by chromatographic and spectrometric methods[J]. Food Chemistry, 2017, 219: 443−452.

[26] LI Q, DING J, XIA B, et al. L-theanine alleviates myocardial ischemia/reperfusion injury by suppressing oxidative stress and apoptosis through activation of the JAK2/STAT3 pathway in mice[J]. Molecular Medicine, 2024, 30(1): 98.

[27] LIU K, LIU E, LIN L, et al. L-Theanine mediates the

p38MAPK signaling pathway to alleviate heat-induced oxidative stress and inflammation in mice[J]. Food & Function, 2022, 13(4): 2120−2130.
[28] WANG D, GAO Q, ZHAO G, et al. Protective effect and mechanism of theanine on lipopolysaccharide-induced inflammation and acute liver injury in mice[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(29): 7674−7683.
[29] ZENG W J, TAN Z, LAI X F, et al. Topical delivery of l-theanine ameliorates TPA-induced acute skin inflammation via down-regulating endothelial PECAM-1 and neutrophil infiltration and activation[J]. Chemico-Biological Interactions, 2018, 284: 69−79.
[30] SHAO J, WEI Y, WEI X. A comprehensive review on bioavailability, safety and antidepressant potential of natural bioactive components from tea[J]. Food Research International, 2022, 158: 111540.
[31] 周月, 付敏, 刘欢. 茶氨酸联合 γ-氨基丁酸改善 CUMS 大鼠抑郁症状的研究[J]. 食品工业科技, 2020, 41(2): 292−297,306. [ZHOU Yue, FU Min, LIU Huan. The ameliorative effect of L-theanine combined with γ-aminobutyric acid on CUMS-induced depression in rats[J]. Science and Technology of Food Industry, 2020, 41(2): 292−297,306.]
[32] SHEN M, YANG Y I, WU Y, et al. L-Theanine ameliorate depressive-like behavior in a chronic unpredictable mild stress rat model via modulating the monoamine levels in limbic-cortical-striatal-pallidal-thalamic-circuit related brain regions[J]. Phytotherapy Research, 2019, 33(2): 412−421.
[33] CHANDRASEKHAR B V S, ELANGO P, MAHESWARI S U, et al. A focus on the effect of L-theanine on improving depression and cognition in C57BL/J male mice subjected for chronic stress induced neuroinflammation[J]. Biomedical and Pharmacology Journal, 2017, 10(2): 1015−1027.
[34] 陈美艳. 基于肠-脑轴途径的 L-茶氨酸抗抑郁作用及机制研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021. [CHEN M Y. Study on the antidepressant effect and mechanism of L-theanine based on the gut-brain axis pathway[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2021.]
[35] LI M Y, LIU H Y, WU D T, et al. L-Theanine: A unique functional amino acid in tea (*Camellia sinensis* L.) with multiple health benefits and food applications[J]. Frontiers in Nutrition, 2022, 9: 853846.
[36] DIAS T R, BERNARDINO R L, ALVES M G, et al. L-Theanine promotes cultured human Sertoli cells proliferation and modulates glucose metabolism[J]. European Journal of Nutrition, 2019, 58: 2961−2970.
[37] 刘宝贵, 陈致印, 张杨玲, 等. L-茶氨酸与表没食子儿茶素没食子酸酯预防肥胖及高胆固醇血症的协同调节作用[J]. 食品工业科技, 2022, 43(3): 341−350. [LIU Baogui, CHEN Zhiyin, ZHANG Yangling, et al. Synergistic moderating effects of L-theanine and EGCG for the prevention of obesity and hypercholesterolemia[J]. Science and Technology of Food Industry, 2022, 43(3): 341−350.]
[38] LIN L, ZENG L, LIU A, et al. L-Theanine regulates glucose, lipid, and protein metabolism via insulin and AMP-activated protein kinase signaling pathways[J]. Food & Function, 2020, 11(2): 1798−1809.
[39] WU G, HAN T, WANG M, et al. L-Theanine enhances the improvements of EGCG on glucose and lipid metabolism disorders in obese rats[J]. Journal of Functional Foods, 2024, 123: 106580.
[40] LIU K, PENG Y, LIN L, et al. L-Theanine regulates the abundance of amino acid transporters in mice duodenum and jejunum via the mTOR signaling pathway[J]. Nutrients, 2022, 15(1): 142.
[41] 郑红星, 冀乐, 祁珊珊. 微生物-肠-肝轴与酒精性肝病及其营养干预研究进展[J]. 食品科学, 2024, 45(20): 366−375. [ZHENG Hongxing, JI Le, QI Shanshan. Research progress in microbe-gut-liver axis and alcoholic liver disease and nutritional interventions for it[J]. Food Science, 2024, 45(20): 366−375.]
[42] XU W, LIU A X, LIU K H, et al. L-Theanine alleviates ulcerative colitis by regulating colon immunity via the gut microbiota in an MHC-II-dependent manner[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2024, 72(36): 19852−19868.
[43] LIU S, WANG B, LIN L, et al. L-Theanine alleviates heat stress through modulation of gut microbiota and immunity[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2024, 104(4): 2059−2072.
[44] HE J, CHEN J, HE Q, et al. Oral L-theanine administration promotes fat browning and prevents obesity in mice fed high-fat diet associated with the modulation of gut microbiota[J]. Journal of Functional Foods, 2021, 81: 104476.
[45] SHOJAEI-ZARGHANI S, RAFRAF M, YARI-KHOSROUSHAHI A. Theanine and cancer: A systematic review of the literature[J]. Phytotherapy Research, 2021, 35(9): 4782−4794.
[46] FAN X, ZHOU J, BI X, et al. L-Theanine suppresses the metastasis of prostate cancer by downregulating MMP9 and snail[J]. The Journal of Nutritional Biochemistry, 2021, 89: 108556.
[47] JIN W, SU L, YOU H, et al. L-Theanine inhibits chemoresistance of lung cancer cells to cisplatin by regulating STAT3/NOTCH1-BMAL1 signaling[J]. Frontiers in Bioscience-Landmark, 2024, 29(6): 226.
[48] LIU J, SUN Y, ZHANG H, et al. Theanine from tea and its semi-synthetic derivative TBrC suppress human cervical cancer growth and migration by inhibiting EGFR/Met-Akt/NF-κB signaling[J]. European Journal of Pharmacology, 2016, 791: 297−307.
[49] SHOJAEI-ZARGHANI S, KHOSROUSHAHI A Y, RAFRAF M. Oncopreventive effects of theanine and theobromine on dimethylhydrazine-induced colon cancer model[J]. Biomedicine & Pharmacotherapy, 2021, 134: 111140.
[50] XIN Y, BEN P, WANG Q, et al. Theanine, an antitumor promoter, induces apoptosis of tumor cells via the mitochondrial pathway[J]. Molecular Medicine Reports, 2018, 18(5): 4535−4542.
[51] LI C, TONG H, YAN Q, et al. L-Theanine improves immunity by altering TH2/TH1 cytokine balance, brain neurotransmitters, and expression of phospholipase C in rat hearts[J]. Medical Science Monitor: International Medical Journal of Experimental and Clinical Research, 2016, 22: 662.
[52] XU W, LIN L, LIU A, et al. L-Theanine affects intestinal mucosal immunity by regulating short-chain fatty acid metabolism under dietary fiber feeding[J]. Food & Function, 2020, 11(9): 8369−8379.
[53] GONG Z, LIN L, LIU Z, et al. Immune-modulatory effects and mechanism of action of L-theanine on ETEC-induced immune-stressed mice via nucleotide-binding oligomerization domain-like receptor signaling pathway[J]. Journal of Functional Foods, 2019, 54: 32−40.
[54] LIU A, LIN L, XU W, et al. L-Theanine regulates glutamine metabolism and immune function by binding to cannabinoid receptor 1[J]. Food & Function, 2021, 12(13): 5755−5769.
[55] QU Q Y, SONG X Y, LIN L, et al. L-Theanine modulates intestine-specific immunity by regulating the differentiation of CD4+T cells in ovalbumin-sensitized mice[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(47): 14851−14863.
[56] SARRIS J, BYRNE G J, CRIBB L, et al. L-Theanine in the adjunctive treatment of generalized anxiety disorder: A double-blind, randomised, placebo-controlled trial[J]. Journal of Psychiatric Re-

search, 2019, 110: 31−37.
[57] 张颖, 王鑫, 刘雅娟, 等. L-茶氨酸改善睡眠作用研究进展[J]. 食品工业科技, 2021, 42(16): 361−366. [ZHANG Ying, WANG Xin, LIU Yajuan, et al. Research progress on improving sleep mechanism of L-theanine[J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(16): 361−366.]
[58] KIM S, JO K, HONG K B, et al. GABA and l-theanine mixture decreases sleep latency and improves NREM sleep[J]. Pharmaceutical Biology, 2019, 57(1): 64−72.
[59] RAJ K, GUPTA G D, SINGH S. L-Theanine ameliorates motor deficit, mitochondrial dysfunction, and neurodegeneration against chronic tramadol induced rats model of Parkinson's disease[J]. Drug and Chemical Toxicology, 2022, 45(5): 2097−2108.
[60] XIE X, WAN J, ZHENG X, et al. Synergistic effects of epigallocatechin gallate and l-theanine in nerve repair and regeneration by anti-amyloid damage, promoting metabolism, and nourishing nerve cells[J]. Frontiers in Nutrition, 2022, 9: 951415.
[61] QI Z, CHEN X, GUO W, et al. Theanine-modified graphene oxide composite films for neural stem cells proliferation and differentiation[J]. Journal of Nanomaterials, 2020, 2020(1): 3068173.
[62] ZHU G, YANG S, XIE Z, et al. Synaptic modification by L-theanine, a natural constituent in green tea, rescues the impairment of hippocampal long-term potentiation and memory in AD mice[J]. Neuropharmacology, 2018, 138: 331−340.
[63] JAMWAL S, KUMAR P. L-Theanine, a component of green tea prevents 3-nitropropionic acid (3-NP)-induced striatal toxicity by modulating nitric oxide pathway[J]. Molecular Neurobiology, 2017, 54: 2327−2337.
[64] LIU M Y, XU K H, LIU S, et al. Protective effect and mechanism of L-theanine on acute alcoholic liver injury in mice[J]. Molecular Nutrition & Food Research, 2024: 2400766.
[65] GONG Z, LIU Q, LIN L, et al. L-Theanine prevents ETEC-induced liver damage by reducing intrinsic apoptotic response and inhibiting ERK1/2 and JNK1/2 signaling pathways[J]. European Journal of Pharmacology, 2018, 818: 184−190.
[66] ZENG L, LIN L, PENG Y, et al. L-Theanine attenuates liver aging by inhibiting advanced glycation end products in D-galactose-induced rats and reversing an imbalance of oxidative stress and inflammation[J]. Experimental Gerontology, 2020, 131: 110823.
[67] PÉREZ-VARGAS J E, ZARCO N, VERGARA P, et al. L-Theanine prevents carbon tetrachloride-induced liver fibrosis via inhibition of nuclear factor κB and down-regulation of transforming growth factor β and connective tissue growth factor[J]. Human & Experimental Toxicology, 2016, 35(2): 135−146.
[68] WANG B, LIU S, LIN L, et al. The protective effect of L-theanine on the intestinal barrier in heat-stressed organisms[J]. Food & Function, 2024, 15(6): 3036−3049.
[69] FANG C, SHEN Y, MA Z, et al. L-Theanine prevents colonic damage via NF-κB/MAPK signaling pathways induced by a high-fat diet in rats[J]. Molecular Nutrition & Food Research, 2024, 68(8): 2300797.
[70] MATSUOKA K, AKAIHATA H, HATA J, et al. Theanine (L-glutamylethylamide) in tea and its protective effects against bladder dysfunction[J]. Tea in Health and Disease Prevention, 2025: 661−670.
[71] YANG D, XU K, WANG W, et al. Protective effects of L-theanine and dihydromyricetin on reproductive function in male mice under heat stress[J]. Food & Function, 2024, 15(13): 7093−7107.
[72] TSAI W H, WU C H, YU H J, et al. L-Theanine inhibits proinflammatory PKC/ERK/ICAM-1/IL-33 signaling, apoptosis, and autophagy formation in substance P-induced hyperactive bladder in rats[J]. Neurourology and Urodynamics, 2017, 36(2): 297−307.
[73] YE Y, FANG C, LI L, et al. Protective effect of L-theanine on cyclophosphamide-induced testicular toxicity in mice[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71(21): 8050−8060.
[74] 钟添宇, 毛子鋆, 吴斌, 等. 茶氨酸提制及生理功能研究与食品应用进展[J]. 食品科技, 2024, 49(10): 293−302. [ZHONG Tianyu, MAO Zijun, WU Bin, et al. Extraction and physiological function of theanine and progress in food application[J]. Food Science and Technology, 2024, 49(10): 293−302.]
[75] NARUKAWA M, SASAKI S, KIMATA H, et al. Suppression of sourness by theanine[J]. Food Science and Technology Research, 2010, 16(5): 487−492.
[76] WILLIAMS J, D'CUNHA N M, KELLETT J, et al. Physicochemical, antioxidant and sensory properties of mango sorbet containing L-theanine as a potential functional food product[J]. Journal of Food Science and Technology, 2022, 59(12): 4833−4843.
[77] 吕杨俊, 曹晓念, 蒋玉兰, 等. 市售茶酒感官与理化品质分析研究[J]. 酿酒科技, 2023(10): 22−28. [LÜ Yangjun, CAO Xiaonian, JING Yulan, et al. Sensory and physicochemical quality analysis of commercially available tea liqueurs[J]. Liquor-Making Science & Technology, 2023(10): 22−28.]
[78] WHITE D J, DE KLERK S, WOODS W, et al. Anti-stress, behavioural and magnetoencephalography effects of an L-theanine-based nutrient drink: A randomised, double-blind, placebo-controlled, crossover trial[J]. Nutrients, 2016, 8(1): 53.
[79] GIBSON N, BAKER D, SHARPLES A, et al. Improving mental performance in an athletic population with the use of Ārepa®, a blackcurrant based nootropic drink: A randomized control trial[J]. Antioxidants, 2020, 9(4): 316.
[80] UNNO K, FURUSHIMA D, HAMAMOTO S, et al. Stress-reducing effect of cookies containing matcha green tea: Essential ratio among theanine, arginine, caffeine and epigallocatechin gallate[J]. Heliyon, 2019, 5(5): e01653.
[81] PHONGNARISORN B. Effect of Matcha green tea powder in shortbread biscuits on consumer acceptability and acute metabolic response[D]. Britain: University of Leeds, 2017.
[82] RIBEIRO M, LOPES S, PICASCIA S, et al. Reinventing the nutraceutical value of gluten: The case of L-theanine-gluten as a potential alternative to the gluten exclusion diet in celiac disease[J]. Food Chemistry, 2020, 324: 126840.
[83] LOMIWES D, KANON A P, WALKER E G, et al. A blackcurrant powder supplement enriched with L-theanine and pine bark extract improves sleep quality in healthy older adults: Results from placebo-controlled crossover study[J]. Journal of Functional Foods, 2025, 127: 106768.
[84] LIAO X, XU J, LÜ S, et al. Theanine improves the gelation of soy protein isolate by modifying protein conformation and enhancing molecular interaction[J]. Food Hydrocolloids, 2024, 154: 110109.
[85] XUE X, HE H, LIU C, et al. L-Theanine improves emulsification stability and antioxidant capacity of diacylglycerol by hydrophobic binding β-lactoglobulin as emulsion surface stabilizer[J]. Food Chemistry, 2022, 366: 130557.
[86] HAO Z, LI Z, ZHOU Q, et al. Exploring the effect of L-theanine synergised with EGCG on starch digestibility in ultrasonic field from different perspectives[J]. Food Research International, 2025, 202: 115805.
[87] HAO Z, WANG J, LI Z, et al. New insights into the indirect reduction of starch digestibility by L-theanine: Elucidation of the mechanism of α-amylase/α-glucosidase inhibition based on spectroscopic and computational perspectives[J]. LWT, 2025, 217: 117444.