黄静, 吴玲玲, 巫虹颖, 等. 基于非靶向代谢组学解析茶树新品种‘龙蕊 1 号’的夏季紫化表型 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(18): 284−294. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025060101

HUANG Jing, WU Lingling, WU Hongying, et al. Revealing Summer Leaf Purpling Phenotype of *Camellia sinensis* cv. 'Longrui 1' with Untargeted Metabolomics[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(18): 284−294. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025060101

· 现代分析与智能检测 ·

基于非靶向代谢组学解析茶树新品种‘龙蕊 1 号’的夏季紫化表型

黄　静, 吴玲玲, 巫虹颖, 农玉琴, 骆妍妃, 王明释, 阳景阳, 覃潇敏, 陈远权*

（广西南亚热带农业科学研究所, 广西崇左 532415）

摘　要: 为阐明特异茶树种质资源‘龙蕊 1 号’芽叶颜色随季节变化的分子机制，本研究以稳定绿色品种‘中茶 108’和紫色品种‘紫娟’为对照，综合运用生化测定、非靶向与靶向代谢组学技术，系统解析了‘龙蕊 1 号’季节性紫化表型在叶片色泽、品质成分与代谢谱等方面的动态规律与形成基础。结果表明，‘龙蕊 1 号’芽叶由春季的紫绿色转变为夏季的紫色，该过程伴随着游离氨基酸含量显著（P<0.05）下降及总多酚和儿茶素含量显著（P<0.05）上升。非靶向代谢组学在紫色与绿色表型间共筛选出 116 个共有差异代谢物，其中类黄酮占比最高（31 种）。‘龙蕊 1 号’在季节性转变中表现出独特的代谢重编程，其单萜类生物合成等通路被特异性激活，进一步靶向分析的结果显示，‘龙蕊 1 号’的季节性紫化是由矢车菊素和飞燕草素-O-半乳糖苷在夏季的爆发式增长所驱动的，此积累模式与‘紫娟’（夏季含量下降）形成鲜明对比。综上，‘龙蕊 1 号’的季节性紫化是一种由环境因子诱导、特定花青苷（尤其是矢车菊素）大量从头合成所介导的动态响应过程，其代谢调控模式与组成型紫色品种存在本质区别。该特异种质为了解茶树环境适应性及培育特色新品种提供了宝贵的遗传资源与理论依据。

关键词: 非靶向代谢组, 南山白毛茶, ‘龙蕊 1 号’, 紫化表型, 紫化机理

中图分类号: S571.1　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)18−0284−11

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025060101

本文网刊:

Revealing Summer Leaf Purpling Phenotype of *Camellia sinensis* cv. 'Longrui 1' with Untargeted Metabolomics

HUANG Jing, WU Lingling, WU Hongying, NONG Yuqin, LUO Yanfei, WANG Mingshi, YANG Jingyang, QIN Xiaomin, CHEN Yuanquan*

（Guangxi South Subtropical Agricultural Sciences Research Institute, Chongzuo 532415, China）

Abstract: To elucidate the molecular mechanism underlying the seasonal variation in leaf color of the unique tea plan germplasm 'Longrui 1' (*Camellia sinensis* cv. 'Longrui 1', Lr1), the dynamic patterns and underlying mechanisms of the seasonal purple phenotype in 'Longrui 1', particularly regarding leaf coloration, quality components, and metabolic profiles, were systematically investigated. A combined approach of biochemical assays, untargeted and targeted metabolomics was employed, using the constitutively green cultivar 'Zhongcha 108' and the constitutively purple cultivar 'Zijuan' as controls. The results indicated that the young shoots of Lr1 transitioned from purple-green in spring to purple in summer, a process accompanied by a significant decrease (P<0.05) in the content of free amino acids and a significant increase (P<0.05) in total polyphenols and catechins. Untargeted metabolomics identified 116 common differentially expressed metabolites (DEMs) between the purple and green phenotypes, with flavonoids being the most predominant class (31 metabolites).

收稿日期: 2025−06−11

基金项目: 广西重点研发计划（桂科 AB23026086）; 广西农业科技创新联盟项目（桂农科盟 202606-1）; 广西南亚所自筹项目（NYS2025ZC09）; 广西农业科学院基本业务专项（桂农科 2021YT162）; 广西农业科学院基本业务专项（桂农科盟 2025YP114）; 崇左市科技计划项目（2024ZC1102）。

作者简介: 黄静（1998−）, 女, 硕士, 研究方向: 茶树育种与茶叶品质, E-mail: 3201130010@qq.com。

*** 通信作者:** 陈远权（1982−）, 男, 硕士, 高级农艺师, 研究方向: 茶树育种栽培与茶叶加工, E-mail: 229189858@qq.com。

Notably, Lr1 exhibited a unique metabolic reprogramming during its seasonal transition, characterized by the specific activation of pathways such as monoterpenoid biosynthesis. Further targeted quantitative approach revealed that the seasonal purpling of Lr1 was driven by an explosive accumulation of cyanidin and delphinidin-O-galactoside in summer, an accumulation pattern that stood in stark contrast to that of 'Zijuan', whose levels decreased in summer. In conclusion, this study demonstrated that the seasonal purpling of Lr1 was a dynamic response process mediated by the massive de novo synthesis of specific anthocyanins (particularly cyanidin), induced by environmental factors. Its metabolic regulatory model was fundamentally different from that of constitutively purple cultivars. This unique germplasm provides a valuable genetic resource and a theoretical basis for understanding the environmental adaptability of tea plants and for breeding novel specialty cultivars.

Key words: untargeted metabolomics; Nanshan Baimaocha; 'Longrui 1'; purpling phenotype; purpling mechanism

茶树（*Camellia sinensis*（L）O．Kuntze）是中国原生的经济作物，起源于中国西南地区[1]。茶叶从最初的药用发展到现今的饮用经历了数千年的历史，其栽培利用及茶文化已遍及世界多个国家和地区，成为世界三大非酒精饮料之一。特异叶色茶树是不同于常规绿色表型茶树的稀有资源，其内含物质与表型绿色的茶树也有很大不同[2−3]。其中，紫化茶树由于其独特的外观和内涵成分[4]，其特色产品的开发利用逐渐受到关注。目前，紫化茶树在中国、日本[5−6]、肯尼亚等国家作为一种特异性茶树资源广泛种植。

紫化茶树的独特之处在于其富含花青素类物质，花青素是一类重要的水溶性天然色素，广泛存在于几乎所有植物的根、茎、叶、花与果实中，在分类上属于黄酮类化合物。通常而言，茶树紫色芽叶中的花青素含量可高达普通品种的数倍，主要包括飞燕草素、矢车菊素、天竺葵素及其糖苷[7]。花青素在茶树中的合成主要涉及苯丙烷代谢途径和类黄酮代谢途径，以苯丙氨酸作为底物，经一系列反应合成二氢黄酮醇（如二氢杨梅素、二氢槲皮素等），随后经过二氢黄酮醇 4-还原酶（Dihydroflavonol 4-reductase, FDR）和花青素合成酶（Anthocyanidin synthase, ANS）的接连催化合成花青素[2]。花青素在类黄酮 3-O-葡萄糖基转移酶（flavonoid 3-O-glucosyltransferase, UFGT）的催化下进一步糖苷化，合成花青苷[4]。茶树中导致紫芽表型的花青素积累受遗传因素和环境因素的共同调节。一方面，如‘紫娟’‘紫嫣’等品种在正常栽培条件下即具有比一般品种更高的花青素含量[8]；另一方面，茶树中的花青素积累受到温度、光照强度、光质等因素的影响[4]。

本课题组前期对南山白毛茶群体进行了表型与生化组分分析，发现这些资源的遗传多样性丰富，在品质、抗性、产量相关性状上具有很好的优势[9−10]，在南山白毛茶群体中发现并选育了一个紫化茶树资源‘龙蕊 1 号’，其形态特征明显区别于当下较出名的育成品种‘紫娟’。‘龙蕊 1 号’的新梢在春季为紫绿色，而到夏季则转变成紫红色。目前，针对其他类型的茶树叶色变异，如白化、黄化等，已鉴定出光敏型（浮梁黄叶突变体）、温敏型（安吉白茶）、生态不敏感型（炎陵银边茶）等[11]，并对其叶色转变机制有了一定的研究[12−13]。而茶树中季节性紫化的现象鲜有报道，这类叶色转变的物质基础和分子机制也不明确。因此，本研究采用非靶向代谢组学技术，结合表型观察和生化成分测定，对新选育品种‘龙蕊 1 号’的季节型叶色变化进行全面表征，进一步为分子机制研究和开发利用打下基础。

1　材料与方法

1.1　材料与仪器

南山白毛茶‘龙蕊 1 号’（Lr1）、‘紫鹃’（ZJ）、‘中茶 108’（ZC108）　来自广西南亚热带农业科学研究所茶树种质资源圃，每个样本设置 3 个重复；甲醇（分析纯）、茚三酮（分析纯）、碳酸钠、福林酚、磷酸氢二钠、磷酸二氢钾、磷酸、盐酸、甲酸、无水乙醇　国药集团化学试剂有限公司；HPLC 级甲醇、乙腈　纯度≥99.9%，OCEANPAK；茶氨酸（纯度≥99%）、儿茶素（C）标准品（纯度≥98%）　上海源叶生物科技有限公司；飞燕草素-O-半乳糖苷、锦葵色素-O-半乳糖苷、天竺葵色素、矢车菊素标准品　纯度≥98%，武汉天植。

Waters2695 高效液相色谱仪　沃特世科技（上海）有限公司；Agilent1100 高效液相色谱仪　安捷伦科技（中国）有限公司；HT165 离心机　湖南湘仪实验室仪器开发有限公司；PX124ZH/E 分析天平　奥豪斯仪器（常州）有限公司；KQ-400E 超声波清洗器　昆山市超声仪器有限公司；ZGDCY-24 干式氮吹仪　绍兴上虞祥达仪器制造有限公司；HH600 恒温水浴锅　绍兴上虞祥达仪器制造有限公司；XW-80A 旋涡混合器　上海沪西分析仪器厂有限公司；Alpha1-2LD plus 冷冻干燥机　德采实仪器设备（北京）有限公司；Wonbio-96c 多样品冷冻研磨仪　上海万柏生物科技有限公司。

1.2　实验方法

1.2.1　样品制备　鲜叶样品：于 2024 年 4 月（春）、7 月（夏）取生长良好、无病虫害的茶树一芽二叶鲜叶用液氮固定，运回实验室置于−80 ℃ 冰箱保存。

1.2.2　生化成分检测及分析　儿茶素（C）及总多酚测定方法参照 GB/T 8313-2018《茶叶中茶多酚和儿茶素类含量的检测方法》；氨基酸测定方法参照 GB/T 8314-2013《茶 游离氨基酸总量的测定》。

1.2.3 代谢组学检测及分析

1.2.3.1 代谢物提取 经液氮研磨的茶鲜叶粉末 0.1 g, 加入 400 μL 冷甲醇溶液(甲醇∶水=4∶1)于样品中; 低温下, 高通量组织破碎仪破碎; 涡旋混匀后, 冰上超声萃取 10 min, 重复 3 次; 将样品于−20 ℃ 静置 30 min; 离心 13000×g, 4 ℃, 15 min, 离心后取上清液, 用微孔滤膜(0.22 μm)过滤样品后, 转移至 LC-MS 带内衬管的进样小瓶中上机检测。

1.2.3.2 LC-MS 检测 色谱柱为 BEH C_{18} 柱(100 mm×2.1 mm, 1.7 μm); 流动相 A 为水(含 0.1%甲酸), 流动相 B 为乙腈/异丙醇(1/1, 含 0.1% 甲酸); 梯度洗脱程序为 0~3 min: 0~20% B, 3~9 min: 20%~60% B, 9~11 min: 60%~100% B, 100% B 维持 2.5 min, 13.5~13.6 min: 100%~0% B, 0% B 维持2.4 min。流速为 0.40 mL/min, 进样量为 20 μL, 柱温为 40 ℃。

样品质谱信号采集分别采用正负离子扫描模式, 电喷雾毛细管电压、进样电压和碰撞电压分别为: 1.0 kV、40 V 和 6 eV。离子源温度和去溶剂温度分别为: 120 和 500 ℃, 载气流量: 900 L/h, 质谱扫描范围: m/z 50~1000, 分辨率为: 30000。

1.2.3.3 质控 本研究中共有 3 个品种、两个季节的样本, 分别命名为 Lr1_Spring、Lr1_Summer、ZJ_Spring、ZJ_Summer、ZC108_Spring 和 ZC108_Summer, 每个样本 6 次重复。为了评价在上机过程中分析系统的稳定性, 实验过程中会制备一个质控样品(Quality Control, QC)。QC 样品由所有检测样品混合而成, 在仪器分析的过程中, 每 8 个分析样品插入一个 QC 样品。

1.2.4 靶向定量检测 飞燕草素-O-半乳糖苷和锦葵色素-O-半乳糖苷测定[14−15]: 称取约 0.2 g 真空冷冻干燥后的茶粉, 加入 1.0 mL 1% 盐酸甲醇, 研磨仪研磨成浆, 4 ℃ 超声提取 30 min。离心取上清液, Nylon 针式滤器(滤膜 0.22 μm)过滤后待测。采用 Waters2695 高效液相色谱仪进行检测, 波长 530 nm, 色谱柱为 Compass C18-2 反相色谱柱(250 mm×4.6 mm, 5 μm); 柱温为 30 ℃; 流速为 1 mL/min, 进样体积 10 μL。

天竺葵色素和矢车菊素测定: 称取约 0.3 g 真空冷冻干燥后的茶粉, 加入 1.5 mL 10% 盐酸甲醇, 研磨仪研磨成浆, 超声提取 1 h, 8000×g 离心 10 min, 取上清液 0.75 mL, 加入 0.75 mL 试剂 1(乙醇∶水∶盐酸=2∶1∶1), 于沸水浴中水解 1 h, 试剂一定容至 2.0 mL, 混匀, Nylon 针式滤器(滤膜 0.22 μm)过滤后待测。采用 Agilent 1100 高效液相色谱仪进行检测, 波长 530 nm, 色谱柱为 C18-BP 反相色谱柱(250 mm×4.6 mm, 5 μm); 柱温设置为 30 ℃; 流速为 1.0 mL/min, 进样体积 5 μL。

1.3 数据处理

代谢组样本上机完成后由美吉生物进行原始数据处理以及代谢物注释, 得到所有样本的代谢物信息。对于代谢物矩阵, 去除每组内缺失值均>20% 的代谢物, 对于缺失值采用所有样本中的极小值填充。采用总和归一化法对样本质谱峰的响应强度进行归一化, 同时去除 QC 样本的相对标准偏差(Relative standard deviation, RSD)>30% 的值, 并 lg 对数化处理。经上述预处理的数据用于后续所有分析。

使用 R 语言程序包 ropls v1.6.2[16] 进行正交偏最小二乘判别(Orthogonal partial least squares discriminant analysis, OPLS-DA)分析。基于 OPLD-DA 模型得到的变量权重值(Variant important in projection, VIP)和 t 检验的 P 值来筛选差异代谢物(Differentially expressed metabolites, DEM), 筛选阈值为 VIP>1, P<0.05。

差异代谢物的植物化学分类注释与 KEGG 富集分析通过 Majorbio 云分析平台[17] 进行。其余数据的统计分析及可视化则在 Rv4.4.2 环境下, 利用 tidyverse[18]、ggplot2[19] 和 ggpubr[20] 等程序包实现。其中, 采用 Tukey's HSD 检验对不同样本间的游离氨基酸、总多酚、儿茶素及四种花青素组分的含量进行差异显著性分析(P<0.05)。

2 结果与分析

2.1 生化成分检测及分析

本研究对‘中茶 108’‘紫娟’及‘龙蕊 1 号’三个品种在春、夏两季的芽叶表型进行了观察。‘中茶 108’芽叶在两季中均呈绿色, ‘紫娟’均呈紫色, 而‘龙蕊 1 号’则由春季的绿色转变为夏季的紫色, 表现出季节性表型差异(图 1A)。

游离氨基酸、总多酚和儿茶素是影响茶树品种适制性的重要品质指标[21]。本研究对三品种两季鲜叶的上述成分进行测定, 结果显示(图 1B~图 1D): ‘中茶 108’的游离氨基酸含量在两季中均显著(P<0.05)高于‘龙蕊 1 号’和‘紫娟’, 且所有品种均呈现春季高于夏季的趋势。总多酚含量则呈现相反规律, ‘中茶 108’在两季均显著(P<0.05)低于另外两个品种, 且各品种均在夏季出现含量高峰。对于儿茶素, ‘中茶 108’和‘龙蕊 1 号’的含量为夏高春低, 而‘紫娟’则相反。从品种间比较, 春季儿茶素含量为‘紫娟’>‘龙蕊 1 号’>‘中茶 108’, 夏季则变为‘龙蕊 1 号’>‘紫娟’>‘中茶 108’。

‘龙蕊 1 号’是从南山白毛茶群体中选育的特异单株, 其芽叶的季节性紫化(图 1A)可能与光照调控有关。茶树花青素的季节性积累受光照影响显著, 强光下转录因子 CsbZIP1 与 CsMYBL2 的互作会抑制 MBW 复合体的表达, 从而调控花青素合成通路[22]。因此, 夏季的高光强可能是导致‘龙蕊 1 号’紫化的主要原因之一。与前人研究结果一致[23−24]。本研究也发现紫色品种(‘紫娟’)及季节性紫化品种(‘龙蕊 1 号’)的氨基酸含量低于绿色品种(‘中茶 108’), 但其总多酚和儿茶素含量更高, 且后两者在夏季的积累也更普遍(图 1B~图 1D)。

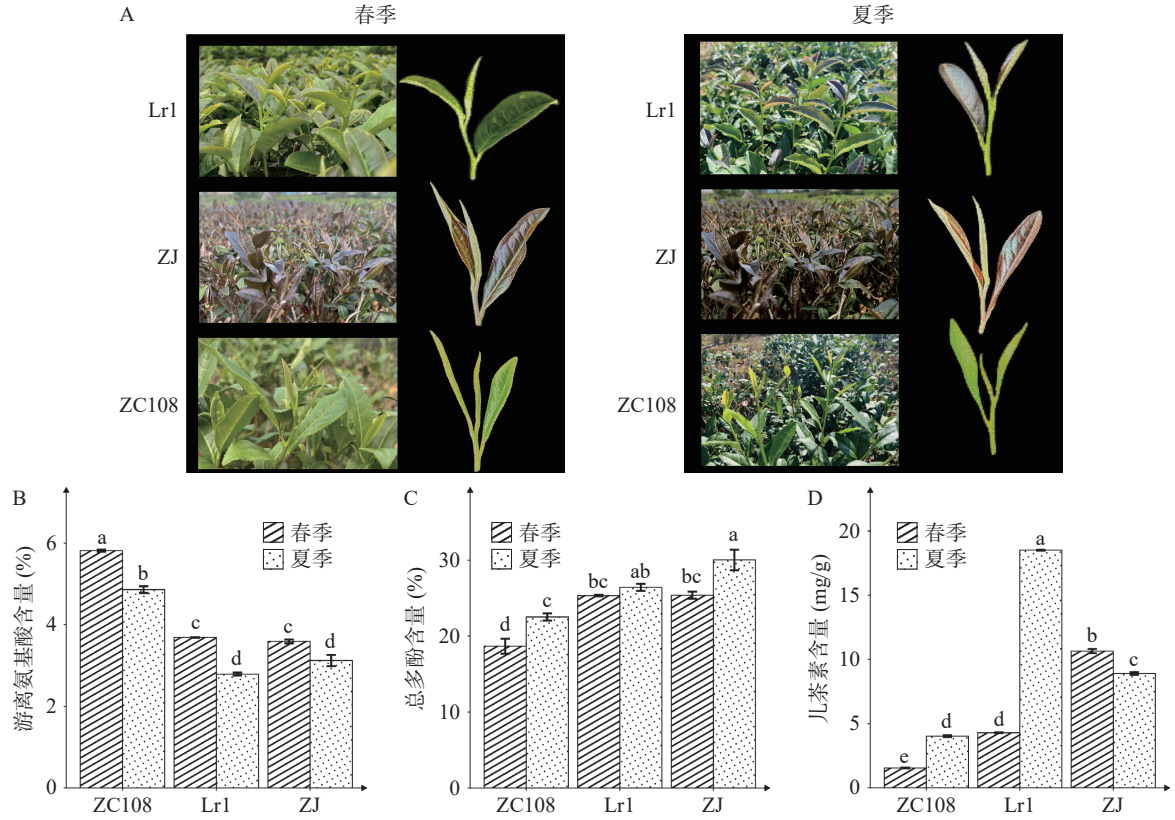


图 1　‘中茶 108’‘紫娟’与‘龙蕊 1 号’在春、夏两季的芽叶表型(A)、游离氨基酸(B)、总多酚(C)及儿茶素(D)含量

Fig.1　Bud and leaf phenotypes (A), free amino acids (B), total polyphenols (C), and catechin (D) contents of 'Zhongcha 108' 'Zijuan', and 'Longrui No.1' in spring and summer seasons

注：B~D 中，小写字母表示具有显著性差异(P<0.05)。

2.2　非靶向代谢组学数据质控

在本研究中，应用非靶向代谢组方法对‘中茶 108’‘龙蕊 1 号’和‘紫娟’在春、夏两个季节的新梢样本进行了非靶向代谢谱检测，经过注释后共鉴定出代

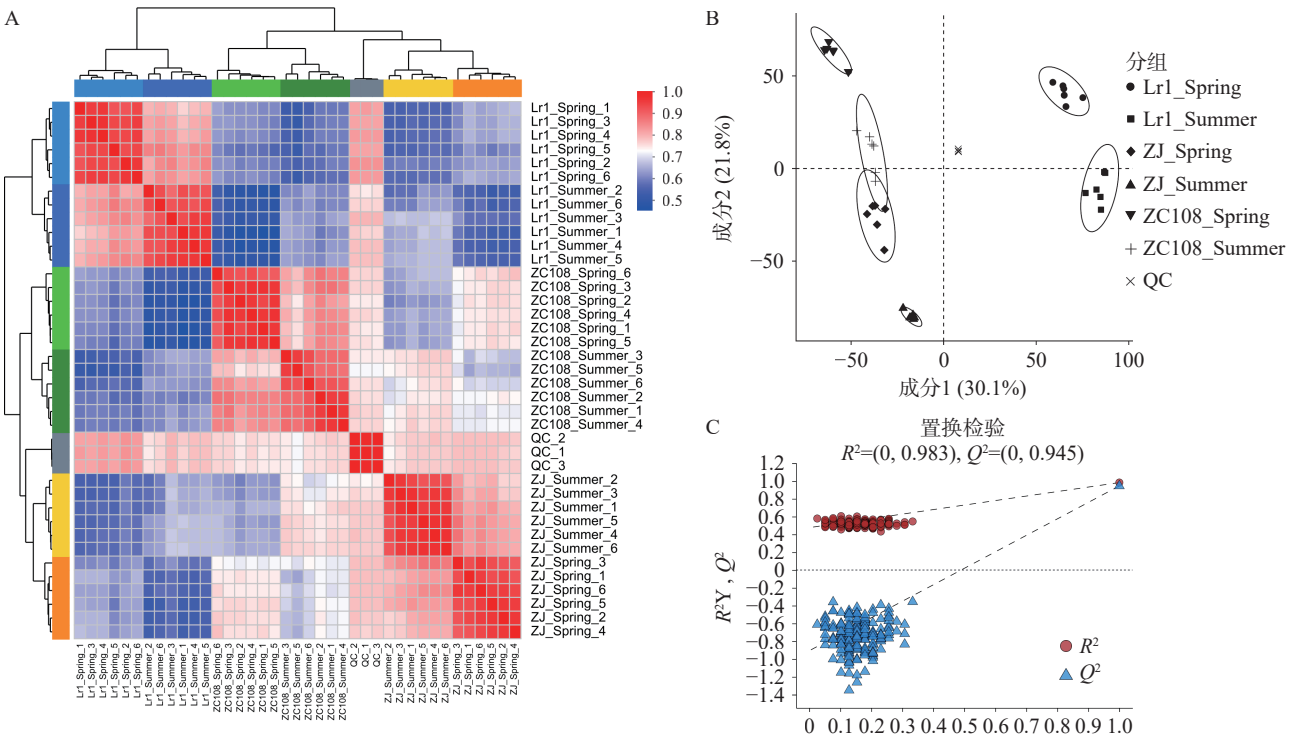


图 2　‘中茶 108’‘紫娟’与‘龙蕊 1 号’在春、夏两季代谢谱的相关性矩阵(A)、OPLS-DA 得分(B)以及模型诊断(C)

Fig.2　Correlation matrix of metabolic profiles (A), OPLS-DA scores (B), and model diagnostics (C) for 'Zhongcha 108' 'Zijuan', and 'Longrui No.1' in spring and summer seasons

谢物 1434 种。经过初步质量控制后，共 1402 种代谢物用于后续分析。

对所有样本的数据计算成对相关系数，并对相关性系数矩阵进行聚类及可视化，结果如图 2A 所示。QC 样本的 3 个重复高度相关，并紧密地聚为一类，而不同品种、不同季节的样本的各 6 个重复也各自呈现出最高的相关性和最紧密的聚类关系。这说明在本研究的非靶向代谢组学检测具有良好的技术可重复性和高数据质量，结果准确且能反映出不同样本之间的差异。

进一步的，对筛选后的代谢物进行 OPLS-DA 建模并进行可视化，以更清晰地反映出不同样本的分布情况。如图 2B、图 2C 所示，OPLS-DA 的第一、第二个成分分别解释了总方差的 30.1% 和 21.8%（图 2B）。此外，OPLS-DA 得分以及样本聚类结果均表明，‘中茶 108’‘龙蕊 1 号’和‘紫娟’品种间差异大于各品种在不同季节间的代谢谱差异。OPLS-DA 模型的诊断测试表明，该模型表现出良好的方差解释度和预测能力（R^2=0.983，Q^2=0.945）。

2.3 紫色与绿色芽叶的关键差异代谢物

为筛选与芽叶颜色差异相关的代谢物，本研究对四组紫色/绿色表型（Lr1_Summer vs. ZC108_Summer、ZJ_Spring vs. Lr1_Spring、ZJ_Spring vs. ZC108_Spring、ZJ_Summer vs. ZC108_Summer）进行了非靶向代谢组学分析。各比较组分别鉴定出 642、584、671 和 642 种差异代谢物（图 3A）。具体而言，Lr1_Summer vs. ZC108_Summer 中 323 个下调、319 个上调；ZJ_Spring vs. Lr1_Spring 中 257 个下调，327 个上调，ZJ_Spring vs. ZC108_Spring 中 381 个下调，290 个上调；ZJ_summer vs. ZC108_summer 中 326 个下调，316 个上调（图 3A）。

为了确定造成茶树芽叶紫色表型的关键差异代谢物，对这 4 个组合进行了维恩图分析以寻找交集，

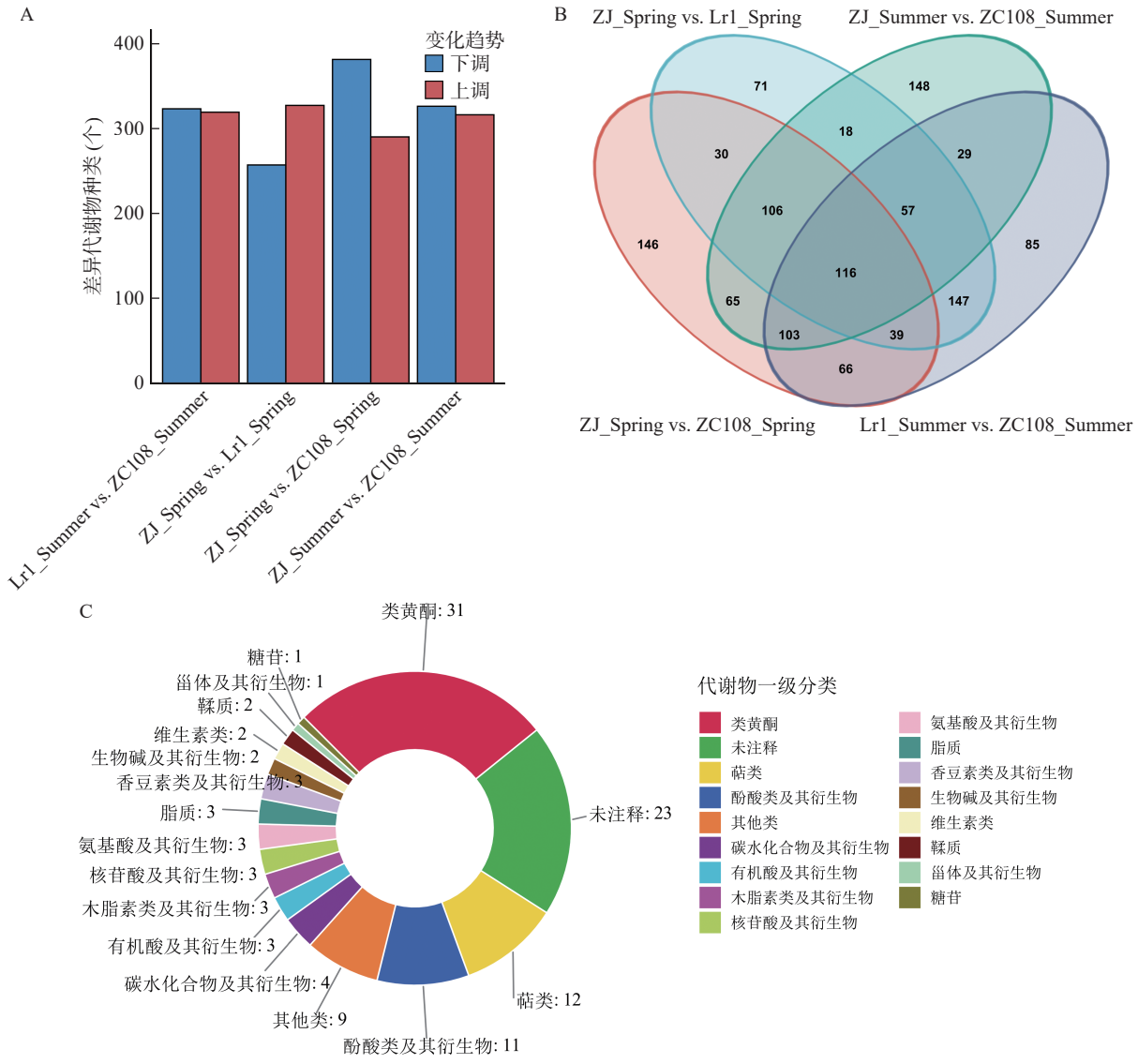


图 3 不同叶色样本间的差异代谢物

Fig.3 DEMs among different leaf color samples

注：A. 不同叶色差异代谢物上下调情况；B. 不同叶色对比差异代谢物韦恩图；C. 共有叶色差异代谢物分类，图中冒号后的数字表示该分类下的差异代谢物种数。

共筛选出 116 个在紫、绿芽叶间稳定变化的共有差异代谢物(图 3B)。

对这 116 个共有差异代谢物的化学分类表明，它们主要由类黄酮(31 种)、萜类(12 种)以及酚酸及其衍生物(11 种)构成(图 3C)。具体而言，紫色、绿色芽叶茶树新梢的共有差异代谢物包括 31 种类黄酮、12 种萜类、11 种酚酸及其衍生物、4 种碳水化合物及其衍生物、3 种氨基酸及其衍生物等(部分化合物名称及二级分类见表 1，完整差异代谢物列表、化学分类及其在不同样本中的相对含量见附表 1(详见本刊官网 http://www.spgykj.com/文章的网络版)。其中，多种花色苷和黄酮类物质，如矢车菊素-3-O-鼠李糖苷、山奈酚-3-O-α-L-阿拉伯糖苷及矮牵牛素-3-(6"-对香豆酰基葡萄糖苷)等，在紫色样本(‘紫娟’和‘龙蕊 1 号’夏季)中的含量均显著高于绿色样本(‘中茶 108’和‘龙蕊 1 号’春季)。此外，还发现部分萜类物质，如 20,24-环氧-25,26-二羟基达玛烷-3-酮和 3-羟基-8'-Apo-ε-胡萝卜素-8'-醛，在季节性紫化的‘龙蕊 1 号’中特异性高水平积累，可能与其独特的叶色变化表型相关。

KEGG 通路富集分析显示，这些共有差异代谢物显著(P<0.05)富集于类黄酮生物合成、黄酮和黄酮醇生物合成以及泛醌和其他萜类-醌类生物合成等次级代谢途径(附图 1A~附图 1B，详见本刊官网 http://www.spgykj.com/文章的网络版)。该结果与化学分类分析高度一致，表明类黄酮和萜类代谢通路的系统性改变是形成茶树芽叶紫、绿颜色差异的核心生化基础。

2.4　代谢谱的季节性变化

为探究代谢物在不同季节的动态变化，本研究分别对三个品种春、夏季节间的差异代谢物进行了鉴定和功能分析。结果显示，在三个品种中分别鉴定

表 1　共有叶色差异代谢物

Table 1　Shared DEMs among different leaf color comparisons

代谢物中文名称	代谢物英文名称	二级分类
假荆芥甙	Nepitrin	黄酮糖苷
木犀草素-7-O-葡萄糖苷	Luteolin-7-O-Glucoside	黄酮糖苷
6"-(4-羟基肉桂酰基)黄芪甲苷4'-葡萄糖苷	6"-(4-Hydroxycinnamoyl) astragalin 4'-glucoside	黄酮糖苷
山奈酚-3-O-α-L-阿拉伯糖苷	Kaempferol-3-O-alpha-L-arabinoside	黄酮糖苷
异槲皮苷	Isoquercitrin	黄酮糖苷
异甘草苷	Isoliquiritin	黄酮糖苷
根皮苷	Phlorizin	黄酮糖苷
山奈酚3-[6'''-对香豆糖基-(1→2)-鼠李糖苷]	Kaempferol 3-[6'''-p-coumarylglucosyl-(1→2)-rhamnoside]	黄酮糖苷
5,7 -二羟基-6-甲氧基黄酮5-鼠李糖苷	5,7-Dihydroxy-6-methoxyflavone 5-rhamnoside	黄酮糖苷
儿茶素7-葡萄糖苷	Catechin 7-glucoside	黄酮糖苷
斯皮诺素C	Spinosin C	黄酮糖苷
柚皮苷	Naringin	黄酮糖苷
高圣草酚	Homoeriodictyol	黄酮
针依瓦菊素	Acerosin	黄酮
矮牵牛素-3-O-Beta-葡萄糖苷	Petunidin-3-O-beta-glucopyranoside	花青素
矢车菊素-3-O-鼠李糖苷	Cyanidin-3-O-Rhamnoside	花青素
矮牵牛素3-(6"-对香豆酰基葡萄糖苷)	Petunidin 3-(6"-p-coumaroyl-glucoside)	花青素
4β-(2-氨基乙基硫代)表儿茶素3-没食子酸酯	4beta-(2-Aminoethylthio) epicatechin 3-gallate	黄烷醇
二苯甲酮A	Theadibenzotropolone A	黄烷醇
3'-羟基雌马酚	3'-Hydroxyequol	异黄酮
染料木素4'-O-葡萄糖醛酸苷	Genistein 4'-O-glucuronide	异黄酮
黄檀素	Dalbergin	新黄酮
鼠李醚	Rhamnetin	黄酮醇
没食子酸-(4alpha→8)-没食子酸-(4alpha→8)-没食子酸	Gallocatechin-(4alpha→8)-gallocatechin-(4alpha→8)-gallocatechin	双黄酮和多黄酮
苞叶素	Bracteatin	其他黄酮类
4-p-香豆酰基-1,5-喹啉内酯	4-p-Coumaroyl-1,5-quinolactone	肉桂酸及其衍生物
桂叶苷A	Osmanthuside A	肉桂酸及其衍生物
2-O-对-香豆酰羟基柠檬酸	2-O-p-Coumaroylhydroxycitric acid	肉桂酸及其衍生物
4R,5R,6S-三羟基-2-羟甲基-2-环己烯-1-酮6-(2-羟基-6-甲基苯甲酸酯)	4R,5R,6S-Trihydroxy-2-hydroxymethyl-2-cyclohexen-1-one 6-(2-hydroxy-6-methylbenzoate)	苯甲酸及其衍生物
2,3,6-三-O-没食子酰基-Beta-D-葡萄糖硫苷	Methyl 2,3,6-tri-O-galloyl-beta-D-glucopyranoside	苯甲酸及其衍生物
甲基-6-O-没食子酰基-Beta-D-葡萄糖硫苷	Methyl 6-O-galloyl-beta-D-glucopyranoside	苯甲酸及其衍生物
足叶草毒素	Podofilox	木脂素类及其衍生物

续表 1

代谢物中文名称	代谢物英文名称	二级分类
杨梅苷I	Myricatomentoside I	木脂素类及其衍生物
芹菜香豆精苷	Apiumoside	香豆素类及其衍生物
8-羟基-R-醋硝香豆素	8-Hydroxy-R-acenocoumarol	香豆素类及其衍生物
2-O-(4-羟基肉桂酰基)-1,6-二-O-没食子酰基-β-D-吡喃葡萄糖	2-O-(4-Hydroxycinnamoyl)-1,6-di-O-galloyl-beta-D-glucopyranose	鞣质
6 -肉桂酰-1-没食子酰葡萄糖	6-Cinnamoyl-1-galloylglucose	鞣质
山茶酮二醇	Camellenodiol	三萜
3-羟基-8'-Apo-ε-胡萝卜素-8'-醛	3-Hydroxy-8'-apo-epsilon-caroten-8'-al	三萜
大豆甾醇A	Soyasapogenol A	三萜
甘草次酸C	Ganolucidic acid C	三萜
D-吡喃葡萄糖醛酸	Tragopogonsaponin A	三萜皂苷
20,24 -环氧-25,26 -二羟基达玛烷-3-酮	20,24-Epoxy-25,26-dihydroxydammaran-3-one	三萜皂苷
(+)-α-蒎烯	(+)-alpha-pinene	单萜
植基焦磷酸	Phytyl diphosphate	二萜
款冬花苷	Cofaryloside	其他萜类
脱氧胸苷二磷酸- L -鼠李糖	Deoxythymidine diphosphate-L-rhamnose	核苷酸及其衍生物
N1-(5-磷酸-a-D-核糖基)-5,6-二甲基苯并咪唑	N1-(5-Phospho-a-D-ribosyl)-5,6-dimethylbenzimidazole	核苷酸及其衍生物
水粉蕈素	Nebularine	核苷酸及其衍生物
苯丙酮酸	Phenylpyruvic Acid	有机酸及其衍生物
3,4 -二羟基苯丙酮酸	3,4-dihydroxyphenylpyruvate	有机酸及其衍生物
5-咖啡酰奎宁酸	5-Caffeoylquinic acid	奎宁酸及其衍生物
L - 2 -氨基- 3 -亚甲基己酸	L-2-Amino-3-methylenehexanoic acid	Alpha氨基酸
N-[[3-(b-D-吡喃葡萄糖基氧基)-2,3-二氢-2-氧代-1H-吲哚-3-基]乙酰基]天冬氨酸	N-[[3-(b-D-Glucopyranosyloxy)-2,3-dihydro-2-oxo-1H-indol-3-yl]acetyl]aspartic acid	其他类氨基酸
马齿苋黄素Ⅱ	Portulacaxanthin II	其他类氨基酸
酪氨酰基亮氨酸	Tyrosyl-Leucine	其他类氨基酸
酪氨酰酪氨酸	Tyrosyl-Tyrosine	其他类氨基酸
3,4,5-三甲氧基苯基6-O-D-芹糖-beta-D-呋喃糖基-beta-D-葡萄糖苷	Kelampayoside A	其他类碳水化合物
羟基酪醇4'-O-葡萄糖苷	Hydroxytyrosol 4'-O-glucoside	其他类碳水化合物
葡萄糖菌素	Glucocleomin	糖苷
茵芋苷	Skimmin	糖苷
蔷薇甙	Multiflorin A	糖苷
胡黄连苦甙Ⅰ	Picroside I	糖苷
鸡蛋花苷	Plumieride	糖苷
甘草苷B	Licoagroside B	糖脂类
24R,25-二羟基维生素D3	24R,25-Dihydroxyvitamin D3	维生素类
骨化二醇	Calcidiol	维生素类
芫荽异香豆酮D	Coriandrone D	苯骈吡喃类
桑皮酮Q	Kuwanon Q	二苯基庚烷类
麦角日亭	Ergocristine	其他类生物碱
小檗红碱	Berberrubine	异喹啉类生物碱
11β-羟孕酮	11beta-Hydroxyprogesterone	孕甾烷
7,8-二氢Vomifoliol 9-[芹菜糖基-(1→6)-葡萄糖苷]	7,8-Dihydrovomifoliol 9-[apiosyl-(1→6)-glucoside]	脂肪酰类
7 -甲基黄嘌呤	7-Methylxanthine	其他类
依维莫司	Everolimus	其他类
苦龙苷	Amarogentin	其他类
10-乙酰氧基苯酚	10-Acetoxytoxol	其他类
5-苯基-1,3-噁嗪烷-2,4 -二酮	5-Phenyl-1,3-oxazinane-2,4-dione	其他类
普伐他汀	Pravastatin	其他类
泽泻醇B	Alisol B	其他类
质体醌	Plastoquinone	其他类
双草醚	Bispyribac	其他类
2-琥珀酰基-5-烯醇丙酮酸-6-羟基-3-环己烯-1-羧酸酯	2-succinyl-5-enolpyruvyl-6-hydroxy-3-cyclohexene-1-carboxylate	其他类

出 651、754 和 754 个差异代谢物（图 4A）。KEGG 富集分析表明，这三个品种的季节性代谢谱变化趋势具有高度相似性，其差异代谢物均显著富集于 α-亚麻酸代谢、类黄酮生物合成、异黄酮生物合成以及植物激素信号转导等通路（图 4B）。这揭示了茶树为适应季节性环境变化，会启动一系列保守的次生代谢及信号转导途径。其中，亚麻酸和类黄酮作为关键响应物质，不仅参与植物的逆境胁迫响应[2]，也直接影响茶叶的滋味与香气品质[23,25]。

‘龙蕊 1 号’展现了其独特的季节性代谢调控模式。在其季节性差异代谢物中，有四个通路是其特有富集的，包括单萜类生物合成、芪类化合物、二芳基庚烷类化合物和姜酚的生物合成、泛醌和其他萜类-醌类的生物合成以及黄酮和黄酮醇生物合成（图 4B）。这些特异性变化的代谢通路，尤其是与色素和香气前体相关的萜类和黄酮醇的合成，可能与‘龙蕊 1 号’独特的季节性叶色紫化表型密切相关。

2.5　‘龙蕊 1 号’中关键代谢物的变化

为阐明‘龙蕊 1 号’季节性叶色紫化的代谢基础，本文首先对其春、夏两季的 651 个季节性差异代谢物进行了深入分析（图 5A）。这些代谢物主要涵盖类黄酮、脂质及萜类等。为聚焦核心变化，以变化倍数（Fold Change，FC>1.5 或<0.67）为标准，筛选得到 41 个关键差异代谢物（图 5B）。包括 5 种类黄酮、5 种脂质、3 种萜类、3 种碳水化合物及其衍生物、3 种甾体及其衍生物、2 种鞣质、1 种氨基酸及其衍生物、1 种酚酸类及其衍生物、1 种核苷酸及其衍生物、1 种醌类以及 16 种其他类化合物。其中，多数物质在夏季含量下调，而二氢硫辛酸（脂质）、长蒴黄麻素（甾体）和毛竹酚（二萜）等 4 种化合物则在夏季显著（P<0.05）上调（图 5C），且均表现出显著的季节性差异。在这 4 种代谢物中，二氢硫辛酸属于脂质代谢途径[26]，长蒴黄麻素属于甾体生物合成途径[27]，而毛竹酚是一类具有生物活性的二萜类代谢物[28]。

在上述筛选出的核心代谢物中并未包含花青素类物质。考虑到非靶向代谢组学在特定化合物（尤其是低丰度或结构不稳定的花青素）检测上可能存在覆盖不足的局限性[29−30]，课题组继而采用靶向定量方法，对四种在紫色茶树中起主要呈色作用的花青苷进行了精确测定[7,31]，以验证其在‘龙蕊 1 号’季节性紫化中的作用。

靶向分析结果（图 6）清晰地揭示了‘龙蕊 1 号’中花青苷的特异性季节性积累模式。与春季相比，其夏季芽叶中的矢车菊素和飞燕草素-O-半乳糖苷含量呈现爆发式增长。这一变化趋势与紫色品种‘紫娟’（夏季含量剧烈下降）形成鲜明对比，也显著（P<0.05）区别于含量始终极低的绿色品种‘中茶 108’。此外，锦葵色素-O-半乳糖苷在春季的‘龙蕊 1 号’中未检出，但在夏季积累显著（P<0.05），且含量远高于‘紫娟’和‘中茶 108’。这些结果表明，矢车菊素和飞燕草素-O-

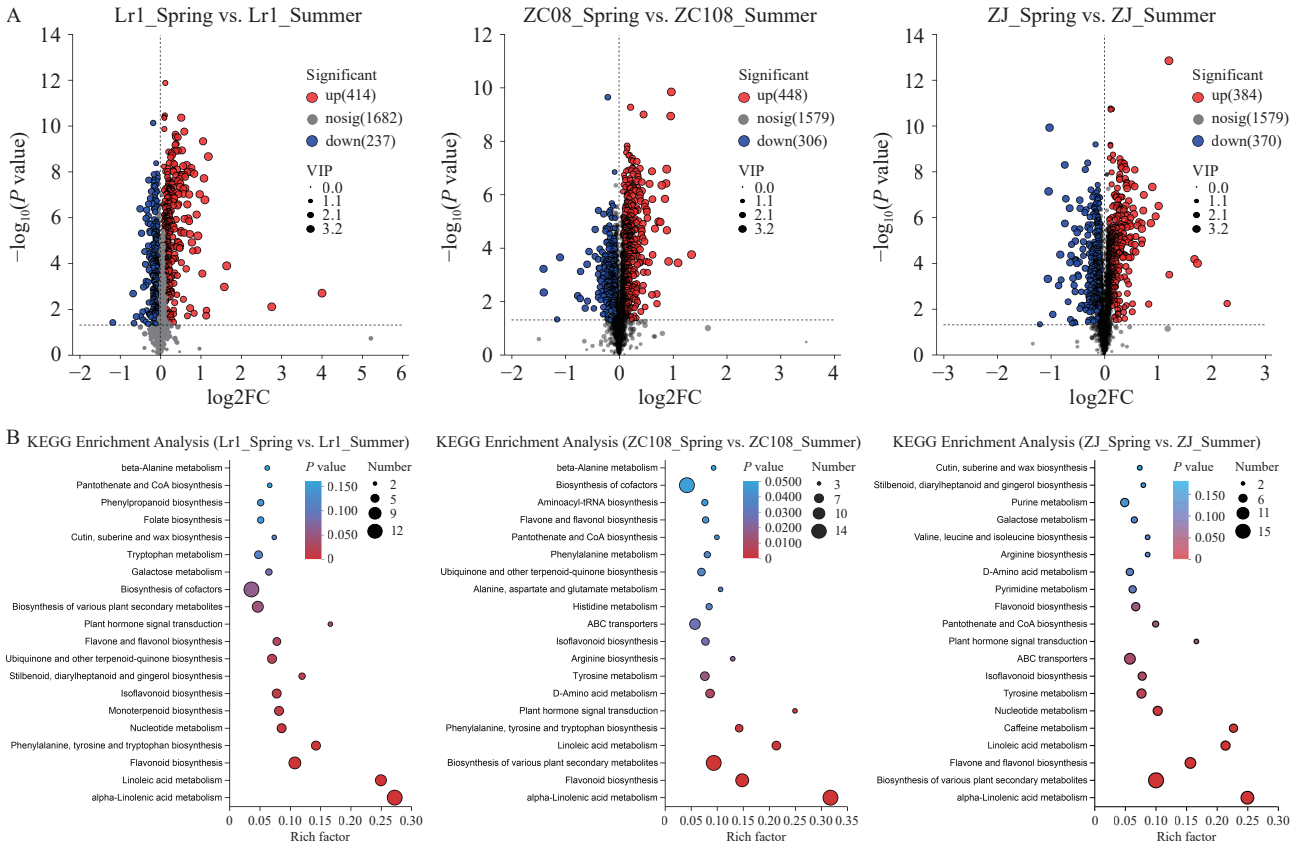


图 4　‘龙蕊 1 号’‘中茶 108’和‘紫娟’的春、夏季节差异代谢物火山图（A）和 KEGG 通路富集情况（B）

Fig.4　Volcano plot (A) and KEGG pathway enrichment (B) analysis of DEMs on 'Lr1' 'ZC108' and 'ZJ' across spring and summer seasons

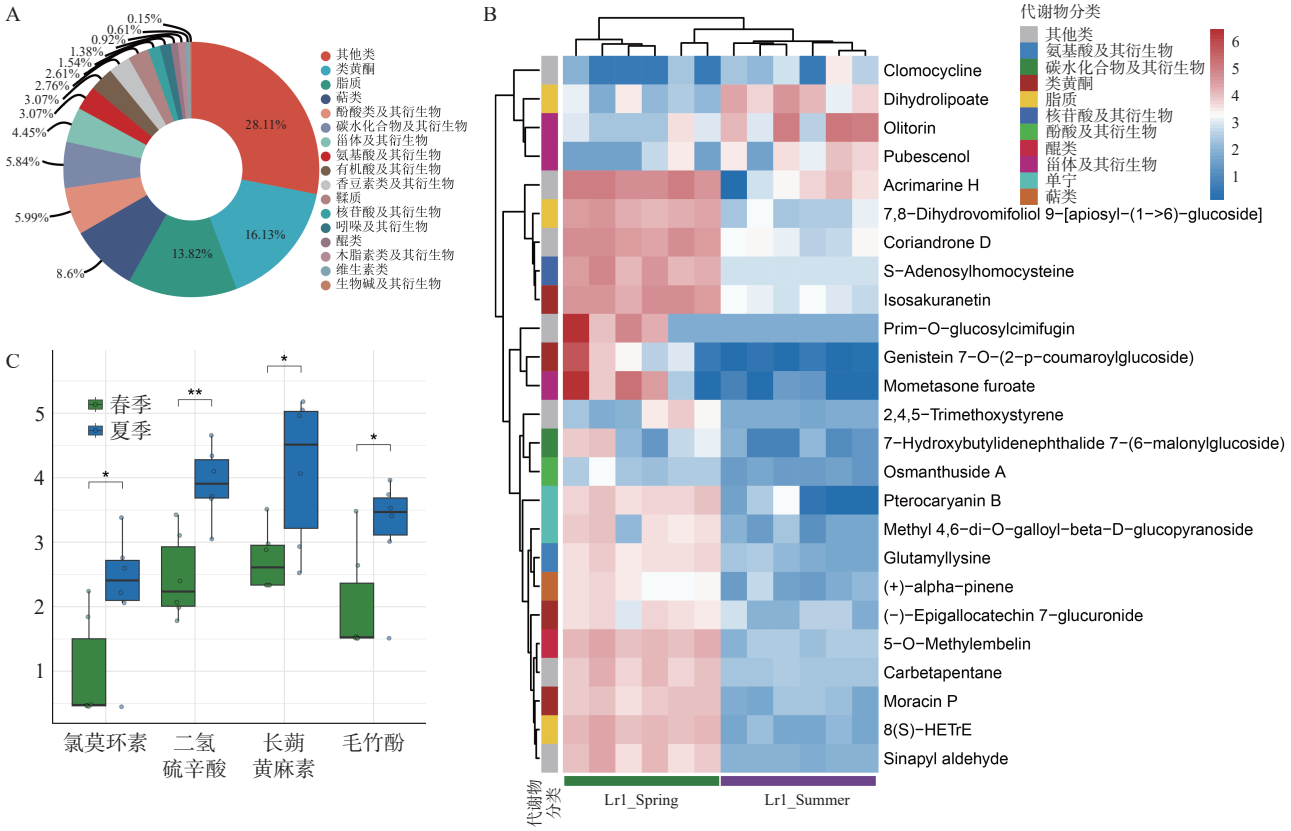


图 5　‘龙蕊 1 号’春夏季节间主要差异代谢物的变化

Fig.5　Seasonal metabolic shifts in 'Lr1' between spring and summer

注: A. ‘龙蕊 1 号’春夏季节间差异代谢物的分类; B. FC>1.5 或 FC<0.67 的差异代谢物; C. 夏季上调积累的二氢硫辛酸、长蒴黄麻素、氯莫环素和毛竹酚的含量, *表示两个季节间的显著性检验结果, P<0.05, **表示 P<0.01。

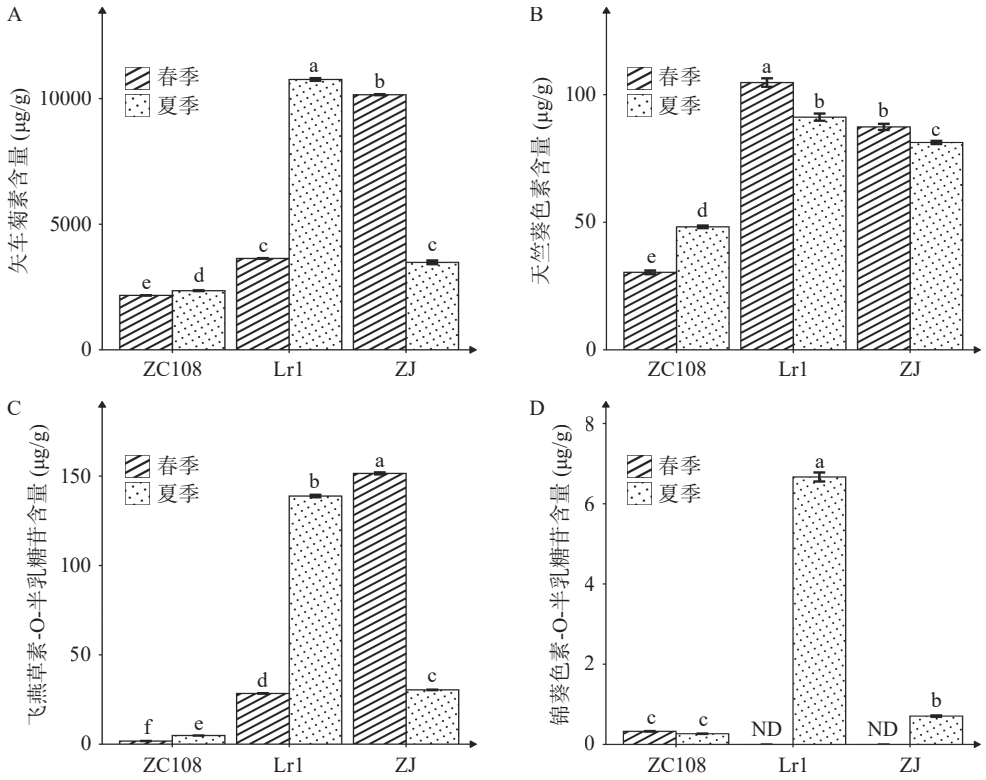


图 6　‘中茶 108’‘紫娟’与‘龙蕊 1 号’中矢车菊素(A)、天竺葵色素(B)、飞燕草素-O-半乳糖苷(C)和锦葵色素-O-半乳糖苷(D)含量的季节性差异

Fig.6　Seasonal dynamics in 'ZC08' 'ZJ ', and 'Lr1' on the contents of cyanidinn (A), pelargonidin (B), delphinidin-3-O-galactoside (C) and malvidin-3-O-galactoside (D)

注: ND 表示未检出, 不同小写字母表示数据差异显著(P<0.05)。

半乳糖苷等特定花青苷在夏季的大量从头合成，是驱动‘龙蕊 1 号’芽叶季节性紫化的直接生化原因。此前基于其他紫化茶树的研究表明，矢车菊素是紫化茶树种含量最高的花青素类物质[32]，本研究的结果与之相符。但也有研究声称，在‘紫娟’和紫嫣的杂交子代中发现飞燕草素-O-半乳糖苷是最主要的花青素类物质[8]，这与本研究中‘紫娟’样本的高含量飞燕草素-O-半乳糖苷相吻合，但从绝对含量上来说，仍然低于矢车菊素。

3　讨论与结论

茶树芽叶的呈色是决定其种质资源特性、加工适制性及最终产品感官品质的关键农艺性状。本研究以表现出独特季节性紫化表型的新品种‘龙蕊 1 号’为核心，通过与稳定紫色品种‘紫娟’和稳定绿色品种‘中茶 108’的多维度比较，系统探究了其叶色转变的生化基础与代谢调控机制，为理解茶树响应环境变化、调控次级代谢提供了新的见解。

本研究最核心的发现是，‘龙蕊 1 号’的季节性紫化是由特定花青苷组分在夏季的大量积累导致的。结果清晰地表明，矢车菊素和飞燕草素-O-半乳糖苷在‘龙蕊 1 号’夏季芽叶中的含量发生剧烈增长，这直接解释了其由春季的紫绿色转变为夏季深紫色的表型。这一积累模式与稳定的紫色品种‘紫娟’形成了鲜明对比，后者在春季已积累了高水平的花青苷，进入夏季后含量反而显著下降。‘龙蕊 1 号’的合成通路可能受环境因子（如光照）的严格诱导，表现为“动态响应型”。夏季的高光强和高温是驱动这一过程的关键环境因子，这与前人关于光照通过调控 MBW 转录复合体激活花青素合成通路的报道相符[22]。花青素的积累往往伴随着茶树整体次级代谢网络的系统性改变，并直接影响茶叶的风味品质。本研究证实，与绿色品种‘中茶 108’相比，紫色品种（‘紫娟’）和季节性紫化品种（‘龙蕊 1 号’）均表现出更低的游离氨基酸含量和更高的总多酚及儿茶素含量。这导致了两者具有更高的“酚氨比”，该比值是决定茶叶适制性的关键[33]。‘龙蕊 1 号’的这一生化特性，决定了其在加工方向上更适于制作具有特殊花果香的特色红茶[9]。

非靶向代谢组学分析进一步揭示，‘龙蕊 1 号’的季节性代谢变化远不止花青素的积累。在其季节性差异代谢物中，单萜类、芪类及泛醌等多种次级代谢通路被特异性富集，这在‘紫娟’和‘中茶 108’中并未出现。萜类化合物是构成茶叶香气的重要前体物质[34]，其在夏季的特异性合成通路激活，可能赋予了‘龙蕊 1 号’夏茶独特的香气特征。这表明‘龙蕊 1 号’的遗传背景使其在响应季节变化时，启动了更为广泛和独特的代谢重编程，这不仅涉及色素的合成，也可能关乎其独特的香气风味和环境适应能力。

综上所述，本研究结果表明，‘龙蕊 1 号’的季节性紫化可能是由光照诱导的花青苷积累导致的。未来可通过转录组学（RNA-seq）分析，锁定在夏季‘龙蕊 1 号’中特异性高表达关键转录因子，并如反义寡核苷酸沉默[35]、转基因等手段，从分子层面确证其调控作用。其次，应对‘龙蕊 1 号’中特异性富集的萜类等香气物质进行靶向定量和香气活性值分析，并结合感官审评，明确其对茶叶最终风味的实际贡献。本研究不仅丰富了对茶树色素形成与环境互作的理论认知，也为培育兼具优良品质与环境适应性的特色茶树新品种提供了宝贵的种质资源和理论依据。

© 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] MEI Yu, LIANG Xiao. World tea production and sales situation report[EB/OL]. (2022-01-05)[2022-04-29]. https://www.ctma.com.cn/xiehuidongtai/72288.html.

[2] LI Yunfei, CHEN Yiqin, CHEN Jiahao, et al. Flavonoid metabolites in tea plant (*Camellia sinensis*) stress response: Insights from bibliometric analysis[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 202: 107934.

[3] JI Qingyong, LOU Yanhua, HE Weizhong, et al. Analysis of biochemical components of 65 tea germplasm resources with purple leaf color[J]. Journal of Tea Communication, 2021, 48(1): 20−27.

[4] YAN Meihong, HUANG Xiangxiang, XIE Nianci, et al. Advances in purple tea research: Chemical compositions, anthocyanin synthesis and regulation, processing, and health benefits[J]. Horticulturae, 2024, 10(1): 50.

[5] KERIO L C, WACHIRA F N, WANYOKO J K, et al. Characterization of anthocyanins in Kenyan teas: Extraction and identification[J]. Food Chemistry, 2012, 131(1): 31−38.

[6] NESUMI A, OGINO A, YOSHIDA K, et al. "Sunrouge", a new tea cultivar with high anthocyanin[J]. Jarq-Japan Agricultural Research Quarterly, 2012, 46(4): 321−328.

[7] JIANG Lihua, SHEN Xiaojia, SHOJI Toshikiko, 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.

[8] TAN Liqiang, ZHANG Peng, CUI Dong, et al. Multi-omics analysis revealed anthocyanin accumulation differences in purple tea plants 'Ziyan', 'Zijuan' and their dark-purple hybrid[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 321: 112275.

[9] LIU Hanyan, LUO Lianfeng, FENG Hongyu, et al. Exploration on the quality of black tea processed from Nanshan Baimao tea with different leaf colors[J]. South China Agriculture, 2021, 15(9): 171−173.

[10] LU Jinmei, WEI Xueying, WEI Jinjian, et al. Preliminary report on trial planting of Nanshan Baimao tea in southwestern Guangxi[J]. Agricultural Research and Application, 2014(4): 33−34,39.

[11] ZHANG Chenyu, WANG Minghan, GAO Xizhi, et al. Multi-omics research in albino tea plants: Past, present, and future[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 261: 108943.

[12] GAO Xizhi, ZHANG Chenyu, LU Cui, et al. Disruption of photomorphogenesis leads to abnormal chloroplast development and

leaf variegation in *Camellia sinensis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 720800.

[13] XIE Nianci, ZHANG Chenyu, ZHOU Pinqian, et al. Transcriptomic analyses reveal variegation-induced metabolic changes leading to high L-theanine levels in albino sectors of variegated tea (*Camellia sinensis*)[J]. Plant Physiology And Biochemistry, 2021, 169: 29−39.

[14] HU Li, ZHONG Lingli, MAO Jianfei, et al. Determination of anthocyanidins in cereal, vegetable and fruit by high performance liquid chromatography[J]. Chinese Journal of Analysis Laboratory, 2012, 31(12): 43−47.

[15] ZHOU Chundi, YU Huihong. Content determination of four main anthocyanins in blackcurrant extract by high performance liquid chromatography[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2021(1): 57−59,62.

[16] THÉVENOT E A, ROUX A, XU Ying, et al. Analysis of the human adult urinary metabolome variations with age, body mass index, and gender by implementing a comprehensive workflow for univariate and OPLS statistical analyses[J]. Journal of Proteome Research, 2015, 14(8): 3322−3335.

[17] HAN Chang, SHI Caiping, LIU Linmeng, et al. Majorbio Cloud 2024: Update single-cell and multiomics workflows[J]. iMeta, 2024, 3(4): e217.

[18] WICKHAM H, AVERICK M, BRYAN J, et al. Welcome to the tidyverse[J]. Journal of Open Source Software, 2019, 4(43): 1686.

[19] WICKHAM H. ggplot2[M/OL]. Cham: Springer International Publishing, 2016[2023-04-13]. http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-24277-4.

[20] KASSAMBARA A. ggpubr: "ggplot2" based publication ready plots[M/OL]. 2023. https://rpkgs.datanovia.com/ggpubr/.

[21] TANG Ting, LUO Qing, YANG Liu, et al. Research review on quality detection of fresh tea leaves based on spectral technology[J]. Foods, 2024, 13(1): 25.

[22] ZHAO Xuecheng, LI Ping, ZUO Hao, 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.

[23] YAO Lihu, CAFFIN N, D'ARCY B, et al. Seasonal variations of phenolic compounds in Australia-grown tea (*Camellia sinensis*)[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2005, 53(16): 6477−6483.

[24] XIAO Lizheng, SU Xiaoqian, LI Qin, et al. Study on the properties of polyphenol components in purple shoot tea trees[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2008(1): 77−79.

[25] SAIJYO R, TAKEO T. The importance of linoleic acid and linolenic acid as precursors of hexanal and trans-2-hexenal in black tea[J]. Plant and Cell Physiology, 1972, 13(6): 991−998.

[26] GUNSALUS I C, BARTON L S, GRUBER W. Biosynthesis and structure of lipoic acid derivatives[J]. Journal of the American Chemical Society, 1956, 78(8): 1763−1766.

[27] AHMAD V U, BASHA A. Spectroscopic data of steroid glycosides: Cardenolides and pregnanes[M/OL]. Boston, MA: Springer US, 2006[2025-05-26]. http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-39576-0.

[28] VALENTE C, PEDRO M, DUARTE A, et al. Bioactive diterpenoids, a new jatrophane and two ent-abietanes, and other constituents from *Euphorbia pubescens*[J]. Journal of Natural Products, 2004, 67(5): 902−904.

[29] GERTSMAN I, BARSHOP B A. Promises and pitfalls of untargeted metabolomics[J]. Journal of Inherited Metabolic Disease, 2018, 41(3): 355−366.

[30] NOVOA-DEL-TORO E M, WITTING M. Navigating common pitfalls in metabolite identification and metabolomics bioinformatics[J]. Metabolomics, 2024, 20(5): 1−13.

[31] LÜ Haipeng, DAI Weidong, TAN Junfeng, 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.

[32] NIAN Bo, DUAN Shuangmei, SHI Xingyun, et al. Determination of the contents of 14 components in 6 purple tea shoots[J]. The Food Industry, 2020, 41(2): 189−193.

[33] LIAO Qing, LIANG Panxia, XING Ying, et al. Effects of different shading models on tea garden habitat and tea quality in summer[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2022, 35(9): 2001−2008.

[34] YUE Chuan, CAO Hongli, ZHANG Shaorong, et al. Aroma characteristics of Wuyi rock tea prepared from 16 different tea plant varieties[J]. Food Chemistry: X, 2023, 17: 100586.

[35] LIU Shengrui, GUO Lingxiao, ZHOU Qiying, et al. Identification and functional analysis of two alcohol dehydrogenase genes involved in catalyzing the reduction of (Z)-3-Hexenal into (Z)-3-Hexenol in tea plants (*Camellia sinensis*)[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(6): 1830−1839.