

叶色变异茶树生理生化特征及其变异机制的研究进展

沈周高, 谢应华, 范晓娟, 杨天元

(安徽农业大学茶与食品科技学院, 茶树生物学与资源利用国家重点实验室, 合肥 230036)

摘要: 叶色变异是植物界普遍存在的现象, 受外界环境因子和遗传因素共同调控。茶树作为一种多年生叶用经济作物, 叶色是不同品种间差异显著且易于观察和利用的表型性状。芽叶颜色变异茶树品种是重要的茶树种质资源, 其新梢中叶绿素、类胡萝卜素、茶多酚类、氨基酸类、咖啡碱和花青素等重要的生化成分含量与普通正常绿色茶树品种存在显著差异, 这些差异的生化成分对茶树的生长发育、抗逆性、适制性及茶叶品质等均有重要影响。本文综述了目前茶树芽叶颜色变异类型、生化成分差异、变异机制、种质资源鉴别及开发利用等方面的研究进展, 旨在为茶树芽叶颜色变异领域的相关研究提供参考。

关键词: 茶树; 种质资源; 茶树叶色变异; 生化成分; 叶色变异机制

中图分类号: S571.1

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2023)04-0582-13

Research progress on the physiological and biochemical characteristics and mechanism of leaf color heteromorphosis in tea plants (*Camellia sinensis* L.)

SHEN Zhougao, XIE Yinghua, FAN Xiaojuan, YANG Tianyuan

(School of Tea and Food Science & Technology, State Key Laboratory of Tea Plant Biology and Utilization, Anhui Agricultural University, Hefei 230036)

Abstract: Leaf color variation, is a widespread phenomenon in the plant kingdom, and is regulated by both environment and genetics. As a perennial leafy cash crop, leaf color is a phenotypic character that varies significantly among tea varieties, and is easy to observe and exploit. Tea varieties with leaf color variation are important germplasm resources with significant differences in the contents of key biochemical components such as chlorophylls, carotenoids, tea polyphenols, amino acids, caffeine and anthocyanins compared with that of normal green tea varieties, and these differential biochemical components have an important impact on the growth and development, stress resistance, tea quality and the suitability of tea processing. Current researches on leaf color variation in tea plants are mainly focused on the variation of quality components and the mechanism of leaf color variation. In this paper, we reviewed the current research progress on the types of leaf color variation of tea cultivars, some important biochemical components, variation mechanism of tea color, germplasm resource identification and exploitation, with a view to providing some references for the relevant research in the field of leaf color variation of tea plants.

Key words: *Camellia sinensis*; germplasm resource; leaf color variation of tea plants; biochemical components; mechanism of leaf color variation

叶色是植物特征表型之一, 是叶绿素、类胡萝卜素和花青素等天然色素含量及相对比例的综合表现^[1]。茶树经过漫长的进化演变, 受环境影响会发生多种性状变异, 其中叶色变异是最主要的变异性状之一^[2]。叶色变异茶树不仅芽叶颜色特异, 生化成分

也与正常绿叶茶树具有较大差异, 因此在茶树品种选育和茶叶加工等领域均具有广阔的应用前景^[3]。芽叶颜色变异茶树品种的记载在我国已逾千年, 最早可追溯到唐宋时期, 如《茶经》^[4]和宋子安的《东溪试茶录》^[5]就有白化茶的记载。现代对茶树叶色

收稿日期: 2022-07-23

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD1001601), “茶产业关键技术研究与应用示范”(2021YFD1601100), 安徽省科技重大专项(202103b06020024), 安徽省现代农业产业技术体系建设专项, 安徽农业大学省级和校级大学生创新创业训练计划项目(S202110364012, 202110364105)共同资助。

作者简介: 沈周高, 博士, 副研究员。E-mail: kjcszg@ahau.edu.cn

变异的研究起源于 20 世纪 80 年代, 主要从‘安吉白茶’的生理生化成分、组织结构等方面开展相关研究; 近年来, 茶树叶色变异研究持续深入, 并不断取得新的成果。本文现从叶色变异茶树的特征性生化成分差异、叶色变异发生机制、种质资源鉴别及开发利用等方面的研究进展综述如下, 以期为后续科研生产提供借鉴。

1 茶树叶色变异类型

茶树受生态环境影响不可避免地发生性状变异, 叶色变异作为一种典型的变异类型, 其种质资源在生产中已得到广泛应用^[6-7]。目前茶树叶色变异一般分为白化和紫化两类^[8]。

1.1 白化变异类型

白化是指植物由于叶绿体发育受阻, 叶绿素含量低, 导致叶色趋向白色^[9]。王开荣等^[10]根据茶树叶色白化突变对生态的依赖性, 将变异类型分为生态敏感型、生态不敏型和复合型 3 类。

生态敏感型主要受光照和温度等生态条件影响, 土壤因子起一定的辅助作用^[11]。茶树新梢受温度影响发生白化的称为温度敏感型, 根据诱发变异的温度阈值可分为低温敏感型和高温敏感型^[8]。低温敏感型主要因早春低温影响发生白化, 后随环境温度升高, 芽叶逐步转绿^[12]。常见品种如‘白叶 1 号’^[13]‘小雪芽’^[14]‘千年雪’^[15]和‘四明雪芽’^[16]等。高温敏感型是指气温达到 25 °C 以上或持续高温时的芽叶白化, 后随气温下降逐步返绿, 但综合性状不理想^[10]。光照敏感型指芽叶受光照强度影响发生黄化, 性状较为稳定^[10], 常见品种如‘黄金芽’^[17]‘御金香’^[18]‘景白 2 号’^[19]和‘白鸡冠’^[20]等。

生态不敏型茶树叶色变异受生态环境影响小, 叶片白化特征稳定, 呈现白者恒白、绿者恒绿^[21]。常见品种如‘花白’^[14]‘黄金斑’^[22]和‘中白 4 号’^[23]等。

复合型白化茶树是指茶树部分组织因环境因子而发生白化变异, 其他组织表现不敏感^[24], 常见品种有‘金玉缘’‘瑞雪 5 号’‘春雪 3 号’^[25]等。

1.2 紫化变异类型

紫化品种是一类特异型的茶树种质资源, 其芽叶呈紫色或红紫色, 紫化程度与花青素含量呈正相关^[25-26]。茶树生长发育状态及其所处生态环境条件均显著调节花青素的合成与积累, 强光和高温均会造成花青素含量积累, 使得芽叶呈现紫红色^[27]。国内紫化品种有云南的‘紫娟’^[28]、四川的‘紫嫣’^[29]、山东的‘紫心’^[30]、福建的‘红芽佛手’^[31]和‘武夷奇种 C18’^[32]、浙江的‘苔香紫’^[33]、广东的‘丹

妃’‘红叶 1 号’‘红叶 2 号’^[34]。国外也有紫化茶树品种, 如肯尼亚的‘紫色茶’^[35]和日本的‘Benibana-cha’^[36]和‘Sunrouge’^[37]。

2 叶色变异茶树新梢的生化成分特征

茶树为多年生叶用经济作物, 芽叶中的生化成分直接影响茶叶品质^[38]。相对于正常叶色, 叶色变异品种叶片中的氨基酸、多酚类、色素类和咖啡碱等成分均发生显著变化^[39]。通过比较两者与品质相关的代表性代谢物及其积累差异(图 1), 研究叶色变异的生化成分特征, 不仅对开发利用特异茶树种质资源具有重要意义, 也可对茶树叶色变异的发生机制提供参考^[40]。

2.1 氨基酸含量变化特征

氨基酸是茶叶中主要的代谢物质之一, 是茶汤鲜爽味的重要来源, 并参与茶叶加工中香气的形成, 对茶叶品质起决定性作用^[44]。研究表明, 叶色变异茶树芽叶中的氨基酸含量通常高于正常叶色茶树^[45-55]。

Pang 等^[56]研究发现‘勐海黄叶’一芽二叶中茶氨酸含量在不同阶段均显著高于‘云抗 10 号’, 黄化阶段的茶氨酸含量在两个品种间差异最大。Yu 等^[57]对白化品种‘花白 1 号’以及正常叶色‘福鼎大白茶’进行茶氨酸含量测定, 发现‘花白 1 号’茶氨酸含量显著增加。Shen 等^[58]借助转录组测序技术, 对比白化品种‘黄山白茶 1 号’与‘黄山种’叶片的游离氨基酸含量发现, ‘黄山白茶 1 号’高氨基酸含量并非合成积累多, 可能是由于白化期叶片中茶氨酸合成能力增强和氨基酸转运能力降低所致。Ma 等^[59]在不同光照条件下检测了‘黄金芽’氨基酸含量的变化, 发现光质对氨基酸含量也有影响, 红光补充处理可能有利于‘黄金芽’氨基酸含量增加。相对于正常叶色品种, 紫化品种的叶片氨基酸含量通常较低, 富含花青素的芽叶制成的干茶中茶氨酸含量较低^[60]。刘富知等^[61]研究发现, 红紫色比正常叶色芽叶氨基酸含量少, 这与吴华玲等^[62-63]的研究结果一致, 但和吉庆勇等^[33]结论相反, 推测可能是品种间的差异性导致。上述结果表明, 黄化或白化叶片中氨基酸含量显著高于正常叶色, 而紫化茶树则表现出相反的变化趋势。

2.2 茶多酚含量变化特征

多酚类物质是茶叶中与品质密切相关的重要次生代谢产物, 包括黄烷醇、黄酮醇、黄酮、花青素、酚酸等^[64], 具有抗氧化、抗心血管疾病、抗紫外线辐射等功能^[65]。Xu 等^[66]测定不同时期‘白叶 1 号’的茶多酚含量, 结果表明白化期含量显著减少。周

汉琛等^[42]测定白化品种‘黄山白茶’儿茶素含量,发现白化早期含量最低,中期略有增加但不显著,后期则显著增加。Chen等^[67]研究正常叶色品种‘龙井43’‘福鼎大白’和白化品种‘花白1号’‘白叶1号’,发现儿茶素及其衍生物的含量发生了变化,其中表没食子酸儿茶素 O-己糖苷略有增加,而原儿茶酸 O-己糖苷在‘花白1号’‘白叶1号’中显著降低,表明白化品种在白化期存在不同的代谢机制。Lu等^[68]发现在‘黄山白茶’白化叶与返绿叶中的儿茶素生物合成酶的基因表达没有显著变化,但儿茶素含量下降,表明儿茶素生物合成可能是由于缺乏碳源受到抑制,推测苯丙氨酸解氨酶(PAL)基因是影响叶片返绿过程中儿茶素生物合成的主要因素,这与Xiong等^[69]在‘安吉白茶’中得到的结论一致。He等^[70]研究变异茶品种‘Moomal’和野生型‘龙井43’,发现‘Moomal’叶片中花青素和O-糖基化黄酮醇含量显著积累,而儿茶素总量略有下降。以上结果显示,叶色变异茶树较正常叶色的多酚类变异幅度较大,特别是白化至返绿阶段表现尤为明显,而紫化品种的多酚类物质含量增加,主要是由于叶片中花青素的高积累所致。

2.3 咖啡碱含量变化特征

咖啡碱作为茶叶中含量丰富的一类生物碱,具有利尿、抗疲劳^[71]、预防心血管疾病^[72]、降脂减肥^[73]等功效。对于光敏白化茶树‘安吉白茶’,遮阴处理后茶树体内咖啡碱的含量明显上升^[74]。Feng等^[75]测定白化品种‘安吉白茶’‘黄金芽’‘天台黄茶’‘御金香’和‘福鼎大白’中的咖啡碱含量,结果表明白化品种的咖啡碱含量显著低于叶色正常品种‘福鼎大白’,这与Wei^[76]的研究结果一致。有研究表明,紫化茶中咖啡碱含量低于对照品种水平,可能是花青素的异常积累抑制了其它物质的合成^[77-78]。周琼琼等^[79]测定紫化品种‘武夷奇种C18’同一时期不同成熟度叶片(幼嫩紫叶与成熟绿叶)的咖啡碱含量,结果表明紫色幼叶中的咖啡碱含量显著高于成熟绿叶。Gao等^[80]在‘紫娟’中检测出高含量的生物碱,且‘紫娟’的乙酸乙酯提取物中的咖啡碱含量比水提更高。综上所述,叶色变异品种咖啡碱含量与常规品种差异显著,白化品种叶片咖啡碱含量显著降低,而紫化品种随叶位不同而呈现出相反的趋势。

2.4 色素类物质含量变化特征





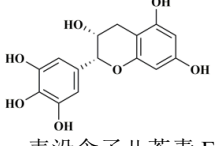
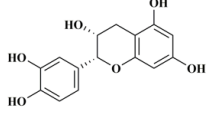
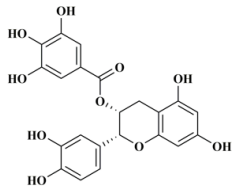
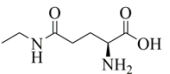
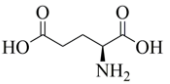
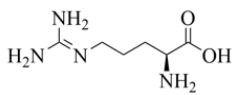
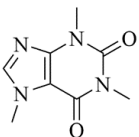
茶叶中的天然色素主要包括叶绿素、类胡萝卜素和花青素等,其中叶绿素和类胡萝卜素属于脂溶性色素,是叶片色泽和茶叶品质的决定因素,而水溶性色素如花青素则主要影响茶汤色泽^[81]。茶树叶

色取决于其色素类物质的含量和组成比例。

大量研究表明,叶色变异茶树品种中叶绿素合成受阻^[82-86]。Cheng等^[87]测定了正常叶色‘英红9号’及其白化突变体的叶绿素 a/b 的含量,发现白化突变体的含量显著降低。Liu等^[88]对黄化品种‘勐海黄叶’和正常叶色‘云抗10号’进行研究,结果显示‘勐海黄叶’黄化期中总叶绿素、叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均显著降低于‘云抗10号’。Tian等^[89]采用红、蓝、红+蓝(红:蓝=1:1)、白光 LED 4 种光源处理‘黄金芽’15 d,发现‘黄金芽’一芽二叶在红光下叶绿素含量最高,茶芽长度增加,叶面积略微减少;而蓝光显著诱导了茶芽伸长,叶面积无显著变化;白光处理叶片发黄且叶绿素含量显著降低。

对于叶色变异茶树品种中类胡萝卜素含量的变化研究,却得出不同结果。Mei等^[90]在研究黄化品种‘英红9号’和常规品种‘黄玉’中发现,叶色变异茶树品种中类胡萝卜素各组分含量变化不一,主要表现为类胡萝卜素总量变化与玉米黄质含量变化呈负相关。林馨颖等^[91]对正常叶色品种‘肉桂’与其黄化品种‘黄叶肉桂’的类胡萝卜素各组分含量进行分析,发现‘黄叶肉桂’玉米黄质的含量显著高于‘肉桂’,而叶黄素、 β -胡萝卜素、新黄质、紫黄质等含量则相反。有学者研究认为,叶色变异使类胡萝卜素含量下降。Yang等^[92]检测了4℃低温处理后的‘白叶1号’‘龙井43’叶片,发现‘龙井43’叶黄素和 β -胡萝卜素的含量都高于‘白叶1号’,低温处理后两个茶树品种的叶绿素含量降低,且与两种类胡萝卜素含量显著正相关。有学者研究表明,叶色变异会导致类胡萝卜素合成增加。也有研究认为,叶色变异茶树品种中类胡萝卜素含量无明显变化。‘肉桂’与其黄化突变体之间的类胡萝卜素总含量没有显著差异,但类胡萝卜素成分可能会发生变化,并影响叶片颜色^[93]。

众多研究表明,紫化茶树的花青素含量都高于正常叶色品种,尤其是‘紫娟’花青素含量几乎达到中国其他紫化茶品种的3倍^[94]。安江珊等^[95]测定紫化品种‘紫娟’‘紫芽’(C sinensis var. Assamica)中的花青素含量,结果表明红紫色芽叶花青素含量高于成熟绿叶,且‘紫娟’芽下第一叶花青素各组分含量最高,这之前周琼琼^[79]和徐歆^[96]等的研究结论一致。相关研究表明,叶色变异茶树品种的色素含量、种类与常规品种均差异显著,而色素的组成也将叶色变异划分为白化、黄化、紫化等不同类型。

				
	黄山白茶 (春) mg·g ⁻¹ (DW)	黄金芽 (春) mg·g ⁻¹ (DW)	紫娟 (春) mg·g ⁻¹ (DW)	舒茶早 (春) mg·g ⁻¹ (DW)
 表没食子儿茶素 EGC	17.244±2.548	26.6±0.1	29.7±2.1	8.74±2.31
 表儿茶素 EC	7.249±0.775	11.3±0.1	22.3±0.6	11.61±1.88
 表儿茶素没食子酸酯 ECG	15.415±0.482	50.5±0.5	42.8±2.0	37.78±7.20
 茶氨酸 Thea	44.787±1770	14.28±0.10	23.38±0.38	13.2±2.6
 谷氨酸 Glu	3.806±0.114	2.20±0.03	2.85±0.13	2.3±0.4
 精氨酸 Arg	3.257±0.144	1.93±0.01	2.49±0.06	1.0±0.3
 咖啡碱 Caffeine	22.509±0.115	38.0±1.0	38.9±4.3	43.7±4.6

图中数据来源于参考文献[41-43]。

图 1 茶树中具有代表性的品质相关代谢物及其在叶色变异品种和普通品种之间积累的差异

Figure 1 Representative quality-related metabolites in *Camellia sinensis* and the differences in their accumulation between leaf color varietal and common varieties

2.5 香气类物质含量变化特征

香气是茶叶品质感官评定的关键指标^[97-98]。茶叶香气一部分源于鲜叶中的游离态香气物质,多数则来自酶促反应的合成^[99]。茶树叶色变异、加工工艺会导致生化成分的改变,进而影响茶叶的香气组分。目前,针对叶色变异的茶叶香气变化研究报道

相对偏少,已有的研究主要集中在叶色变异品种制成红绿茶的香气成分分析与比较^[100-108],但对于茶香气品质影响机理尚不够明晰。Dong 等^[109]研究‘英红 9 号’及其黄色突变体叶片中香气代谢物,结果显示,黄化叶中含有较少的游离态香气化合物,且大多数糖苷结合香气化合物低于正常绿叶,推测可

能是由于黄化叶中香气化合物的一些关键前体物如香叶酰二磷酸（GDP）含量较低所导致。紫化茶树品种香气成分的研究多集中在‘紫娟’品种^[110-113]。吴玲玲等^[114]检测紫娟、乌牛早和南山白毛的紫色芽叶所制茶样的香气成分，发现醇类物质种类和相对含量最高，醛类次之，这与陈保等^[110]研究结果一致。

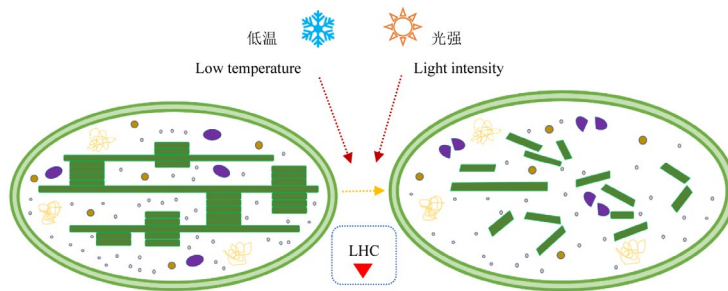
3 茶树叶色变异的可能机理

植物叶色变异受到遗传和环境因素共同调控，成因非常复杂。本文梳理已报道的茶树叶色变异机制研究，结果显示茶树叶色变异可能由环境变化、叶绿体发育相关基因途径、叶绿素、类胡萝卜素、花青素等呈色物质合成代谢途径等单因素或多因素共同作用的结果^[115-116]。

3.1 叶绿体发育的影响

植物光合色素大部分在叶绿体中合成，叶绿体发育相关基因的突变会导致叶绿体发育异常进而使光合色素合成受阻（图2），最终致使叶色发生变异^[117]。Ma 等^[118]对‘英红九号’利用透射电镜（TEM）、离子组学和蛋白组学分析了两个叶色变异的枝条，发现变异叶片中叶绿体和类囊体数量减少，类囊体膜不完整，无基粒堆叠现象；复合色变异叶片中质体编码基因对应的蛋白质合成受阻；叶色变异分支

中热休克蛋白（HSP）的表达降低，HSP 可以通过调节蛋白折叠和蛋白转运影响叶绿体的发育，这与其他学者对 HSP 影响茶树叶绿体发育的研究结论一致^[93,119-120]。在光敏白化品种中，叶绿体发育相关基因 *PsbB*、*PsaB*、*PsaE*、*PsaF*、*PetA*、*LHC* 和 *Lhca4* 的表达下调，导致叶绿体发育缺陷，叶绿体基粒堆积和类囊体显著减少^[121]。Wang 等^[122]对‘白鸡冠’的天然黄叶突变体的研究表明，叶绿体发育受阻可能是由于编码叶绿素 a/b 结合蛋白（LHC）的基因表达受到抑制，这与 Wang 等^[93]探究‘肉桂’的黄叶突变体叶片着色机制的研究结论一致。有研究发现，光感光器的 *CRY1* 和 *PHYB* 基因显著下调，推测抑制白化叶片的光形态发生，导致叶绿体蛋白合成受阻和光合装置的组装和保护受损，从而发生叶片白化^[123]。此外，温度能够显著调节茶树叶色变异。朱明库等^[124]研究发现，低温胁迫环境下叶绿体会被破坏甚至完全降解，同时温度还会影响叶绿素生物合成的酶促反应。低温条件下，‘白叶1号’白化期叶绿体膜结构被破坏导致光合能力降低，可能是因为温度抑制叶绿体转化和叶绿体基质损伤而导致叶片颜色发生转变^[125]。上述研究表明，叶绿体结构发育受阻是导致茶树叶色变异的重要原因之一。



红色倒三角形表示基因表达量下调。

图 2 叶绿体合成受阻示意图

Figure 2 Schematic diagram of blocked chloroplast synthesis

3.2 叶绿素和胡萝卜素代谢的影响

叶绿素是植物光合作用的主要色素，在光合作用的光吸收中起关键作用。叶绿素生物合成过程始于 L-谷氨酰胺-tRNA，并最终通过多步酶促反应形成叶绿素 a 和叶绿素 b，其中包括 15 种酶编码的 20 多个基因参与到叶绿素合成^[126]，叶绿素生物合成途径的相关基因发生突变会导致叶片颜色发生改变^[127]。有研究表明白化或黄化茶树叶片中原叶绿素氧化还原酶（POR）及其编码基因表达的降低导致叶绿素含量的显著降低^[68,128]。马春雷等^[129]以‘白叶1号’为研究材料，克隆了 *CsChlS*、*CsGluTR* 和 *CsCAO* 3

个与叶绿素生物合成有关途径的基因，利用定量 PCR 检测叶绿体发育相关基因的表达水平，推测叶绿素生物合成受阻直接导致了白化表型的发生。Chen 等^[130]发现当 *STAY-GREEN*(*CsSGR*, *CSA024979*) 转入拟南芥中过表达，负责叶绿素降解的 *CsCCEs* 基因会在叶细胞中迅速诱导，促进拟南芥叶绿素降解，从而推测 *CsSGR* 调控的叶绿素加速降解从而导致‘花白1号’叶色白化。Shen 等^[30]研究紫化品种‘紫心’中叶绿素代谢途径与叶色之间的关系，叶片返绿期间代谢物映射到卟啉和叶绿素代谢途径显著增加，同时参与叶绿素生物合成的 *hemL*、*UROD*、

CAO、*CPOX*、*FECH* 和 *NOL* 基因均被上调, 说明紫化茶树叶色受叶绿素代谢途径基因表达水平的显著调节。值得注意的是, 光照能够显著调节植物光合作用和色素代谢途径中有关酶的活性来调控叶色的形成^[1]。Song 等^[131]对‘黄金芽’进行 10 天的适度遮荫(光照减少 45%), 黄酮类化合物和类胡萝卜素的含量增加, 叶色由黄转绿, 日光照射会通过调控黄酮类和类胡萝卜素生物合成相关基因抑制‘黄金芽’中类胡萝卜素和类黄酮的产生, 从而使叶片变黄, 这与 Li 等^[132]研究日光对‘黄金芽’化学成分的影响得出的结论一致。分别对遮荫 3 d 和 6 d 的‘白鸡冠’进行转录组测序, 结果表明, 高光强抑制了‘白鸡冠’光系统 III10-kDa 蛋白(PsbR)的表达, 从而影响了 PSII 稳定性, 进而阻碍了叶绿体正常结构发育和叶绿素生物合成^[133]。在对茶树胡萝卜素合成途径中番茄红素-β-环化酶基因(*CsLCYb*)表达水平进行定量分析发现, 黄化品种‘中黄 2 号’黄化叶位的 *CsLCYb* 表达量显著高于对照品种‘龙井 43’, 不同叶位中该基因表达水平与胡萝卜素含量水平相一致, 与黄化程度正相关^[134]。Tian 等^[135]分别用 4 种不同光照处理黄化品种‘黄金芽’, 发现红光可以上调与叶绿素合成相关的基因(如 *POR*)的表达, 下调与叶绿素降解相关酶(如 *Chlase*)编码基因的表达, 导致叶片中叶绿素的高积累。Jiang 等^[136]比较了在自然光照和遮荫下‘黄金菊’的叶片色素沉着、代谢物、细胞超微结构和转录组, 发现遮荫处理使叶绿素浓度增加 1 倍, 白化叶片出现返绿, 类胡萝卜素也增加了 30%。综上所述, 大多数茶树白化和黄化叶片是由于叶绿素、胡萝卜素等合成和代谢途径的相关重要基因突变, 从而导致叶绿素、胡萝卜素含量的差异积累, 最终发生叶色改变。

3.3 花青素代谢的影响

除白化和黄花叶色变异类型之外, 紫化叶色变异越来越受到人们关注和研究。大多数紫化的叶色是由于花青素的高积累量形成。天然色素花青素属于水溶性色素, 是苯丙氨酸作为前体物质通过类黄酮生物途径合成的最终产物^[137]。有研究发现“紫娟”紫色叶片中显著上调的乙酰辅酶 A 羧化酶(*ACCCase*)基因的表达促进了花青素的积累, 从而导致叶片紫化^[138]。Wang 等^[27]通过蛋白组学探究不同叶色叶片中花青素代谢调控的机制, 即由于转录因子 *bHLH* 和 *HY5* 的激活, 上调了紫叶中与花青素合成相关基因(包括 *PAL*、*CHI*、*CHS*、*ANS* 和 *DFR*)的转录水平, 促进了紫叶细胞液泡中花青素的合成和积累^[139-140]。Xu 等^[141]研究遮荫对白化茶树品种

‘御金香’叶片着色转化和特征次生代谢物生物合成的影响, UVA 和 UVB 辐射会调控‘紫嫣’叶片中与花青素生物合成有关的基因, 促进花青素的合成, 导致大量积累。此外, 紫外线辐射抑制了无色花青素还原酶(LAR)、花青素还原酶(ANR)和黄酮醇合成酶(FLS)的表达水平, 导致花青素还原酶(ANR)活性降低, 并向花青素生物合成代谢转移^[142]。综上所述, 茶树花青素和类黄酮类的合成途径相关基因的表达差异可能是茶树叶片紫化变异形成的主要因素^[143]。

4 叶色变异茶树种质的鉴别

叶色变异茶树的种质资源的定量描述和筛选指标的建立, 对于保护这些宝贵茶树种质资源具有重要意义^[144-145]。Chen 等^[146]采集了来自浙江、江西的白化茶和密披白毫的大白茶, 经粉碎过筛后作为实验材料, 利用模式识别技术, 开发了一种快速近红外光谱法(NIR), 同时应用判别分析(DA)和判别偏最小二乘法(DPLS)两种技术对其识别结果进行了比较。总体结果表明, 具有模式识别功能的 NIR 可以成功地应用于快速、非破坏性地区分大白茶和白化茶。李明等^[147]借助感官分类、PMS 标准色阶比对和色差参数测定了 10 个叶色紫化程度不同的茶树品系, 并结合主成分分析和二步法聚类对色差参数进行分类, 结果显示用二步法聚类分析对色差参数进行分类与 PMS 标准色阶比对结果高度一致, 而且色差参数中的明度(L)和饱和度(c)在不同组之间不存在数据交叉出现, 适合作为叶色紫化茶树筛选的技术参数。随着测序技术的发展, 推动了分子标记技术在茶树种质资源选育工作中的广泛应用。王开荣等^[148]利用随机扩增的多态性 DNA(RAPD)技术结合 DNA 序列测定, 研究‘黄金芽’等 7 个白化品种(系)特异 DNA 分子标记, 最后成功测序得到 4 个特异 DNA 序列, 可用于叶色变异的茶树品种(系)的鉴定。王松琳等^[149]基于微卫星标记(SSR)技术, 对 16 个白化和黄化茶树品种资源的遗传多样性进行研究, 通过分析等位基因数、多态性信息含量和 Shannon 值等信息, 发现 16 不同的黄化和白化茶树品种间遗传结构差异明显, 确定了 SSR 标记技术可应用于白化品种的鉴定。Tan 等^[150]使用 SSR 标记对种群进行基因分型, 结合区间作图法进行的数量性状位点(QTL)分析, 为紫化茶品种的遗传改良和相关基因的精确定位提供了参考依据。随着科技的发展, 将有越来越多的分析技术应用于叶色变异茶树种质资源的鉴定、利用和保护。

表 1 叶色变异茶树品种资源统计

Table 1 Resource statistics for leaf color variant tea tree varieties

类型	品种	氨基酸/%	茶多酚/%	咖啡碱/%	叶色变异机理	参考文献
生态敏感型	花月	-	-	-	-	[14]
	黄金斑	4.1	17.2	3.7	-	[3, 22]
	中白4号	8.01	13.29	2.3	-	[23]
	炎陵银边茶	-	-	-	叶绿体发育异常	[123, 154]
	炎陵花叶	-	-	-	叶绿素合成受阻, 叶绿体发育不良, 碳氮代谢失衡	[155-156]
低温敏感型	白叶1号	6.8	20.7	3.8	叶绿素合成受阻, 叶绿体发育不良	[157]
	小雪芽	10.34	16.07	2.69	叶绿体发育不良, 叶绿素、类胡萝卜 素合成受阻	[14, 158]
	花白1号	-	-	-	苯丙烷生物合成途径、黄酮生物合 成和叶绿体小热休克蛋白的综合效应	[130, 159]
	四明雪芽	11	11.7	3.2	-	[16]
	千年雪	7.78	11.12	1.97	-	[15]
	景白1号	7.5	26.8	3.2	某些 <i>CsPPR</i> 基因的突变	[160-162]
	景白2号	6.6	14	2.87	某些 <i>CsPPR</i> 基因的突变	[6, 162]
	景白3号	6.6	16.2	3.18	-	[6]
	水晶白	6.4	18.6	4.28	-	[6]
	梯田1号	5.3	20.6	4.63	-	[6]
	梯田2号	5.7	21.6	3.23	-	[6]
	春雪1号	5	-	-	-	[25]
	曙雪1号	-	-	-	-	[25]
	黄山白茶1号	4.8~8.0	11.2~14.7	2.2~2.4	-	[163]
	更楼白茶	7.2	13.8	4.7	-	[164]
	中白1号	5.6~8.6	14.3~23.3	3.8~4.9	某些 <i>CsPPR</i> 基因的突变	[162, 165]
	瑞雪1号	7.9	-	-	-	[25]
	瑞雪2号	5.9	-	-	-	[25]
	瑞雪3号	7.2	-	-	-	[25]
	瑞雪4号	6.2	-	-	-	[25]
光照敏感型	黄金芽	7	20.4	3.5	叶绿素缺乏, 类胡萝卜素积累, 类黄酮含量下降	[14, 17, 132]
	御金香	5.1	17.2	3.71	多种代谢物的丰度显著改变, 类黄酮 途径中多个相应基因的表达下调	[6, 18]
	白鸡冠	4.86	28.2	2.9	叶绿体发育异常, 叶绿素缺乏, 影响 PS II 稳定性	[133, 166]
	中黄1号	7.6	14.4	3.2	叶绿素含量显著降低, 叶绿体发育异常	[38, 167]
	中黄2号	7.3	14.8	2.8	较低的叶绿素含量和叶绿体的异常	[39, 167]
	中黄3号	5.2	19.2	3.21	叶绿素含量显著降低, 叶绿体发育异常	[6, 168]
	川黄1号	4.39	17.6	3.38	-	[169]
	丽黄3号	9.6	12.2	3.3	-	[6]
	黄金水仙				叶绿素、类胡萝卜素含量下降	[170]
	黄金叶	5.8	18.8	3.3	-	[6]
	黄金甲	6.4	-	-	-	[25]
	黄金蝉	6.2	-	-	-	[25]
	黄金毫	9	-	-	-	[25]
	醉金红	5.4	-	-	-	[25]
	景白2号	8	14.5	3.16	-	[19]
	金光	4.47	20.03	3.37	-	[171]
	曙雪2号	-	-	-	-	[25]
春雪2号	5.7	-	-	-	[25]	

续表 1

类型	品种	氨基酸/%	茶多酚/%	咖啡碱/%	叶色变异机理	参考文献	
生态复合型	Koganemidori	-	-	-	叶绿体发育、叶绿素生物合成的基因的下调, 蛋白质降解相关通路上调	[53]	
	勐海黄叶	-	-	-	叶绿素含量低	[88]	
	石门黄叶	5.48	13.04	4.3	叶绿体发育和叶绿素合成相关的基因表达量下降	[172]	
	黄金菊	2.09	19.8	3.23	应激反应	[136]	
	鹅黄 1 号	6.15	16.55	2.74	-	[173]	
	鹅黄 2 号	5.94	14.92	2.36	-	[173]	
	鹅黄 3 号	6.57	16.48	2.56	-	[173]	
	金玉缘	5	13.3	2.7	-	[3, 25]	
	春雪 3 号	6.1	-	-	-	[25]	
	曙雪 3 号	-	-	-	-	[25]	
	瑞雪 5 号	5.8	-	-	-	[25]	
	紫化	紫娟	2.5~2.9	25.4~36.2	3.7	花青素、黄酮类含量高	[3, 174]
		紫嫣	4.41	20.36	3.98	花青素含量高	[29]
紫心		-	-	-	黄酮类、花青素含量增加, 卟啉、类固醇、叶绿素、脂肪酸类和胡萝卜素的代谢影响	[30]	
红芽佛手		-	21.4	3.9	高花青素, 低叶绿素	[31, 175]	
武夷奇种 C18		-	22.5	2.8	-	[32, 79]	
苔香紫		2.6	21.9	4.1	-	[33]	
丹妃		-	-	-	-	[34]	
红叶 1 号		-	18.24	-	-	[34]	
红叶 2 号		-	19.68	-	-	[34]	
柏塘紫芽		-	-	-	花青素、黄酮醇含量高	[176]	
金茗早	-	-	-	酚酸、黄酮类和单宁等酚类化合物积累	[177]		

5 叶色变异茶树种质资源的开发与利用

叶色变异茶树的生化成分含量与常规品种有较大差别, 其主要生化特征为氨基酸含量高, 叶绿素、茶多酚含量低, 酚氨比较低, 在饮用、食用、药用、造景等方面均有较广泛的开发利用价值^[151]。

王开荣等^[11]认为, 生态敏感型白化茶树的栽培利用基于品种的品质特色和适制性特点, 而生态不敏感型和复合型因其恒定的变异特征更适宜应用在园林绿化和营造景观。白化茶树因其特异的生化成分, 适制茶类较为广泛, 且制作的夏秋茶品质更为突出^[151]。对丽水的 5 个白化、黄化茶树品种的香茶适制性进行研究, 发现其具有醇爽、浓醇、高香等不同类别优质香茶的物质基础, 香茶适制性好^[152]。Hu 等^[153]发现‘紫娟’和‘乌牛早’杂交种比母本‘紫娟’发芽早, 花青素含量高, 耐低温, 适宜加工高花青素的绿茶, 实现茶产品抗氧化和高鲜爽度的双重功效。

6 总结与展望

叶色变异茶树以其独特的表型和生化成分特征, 越来越受到科研人员的关注。据不完全统计, 国内外通过认定或研究公开报道的叶色变异茶树品种资源已超 60 种 (表 1)。白化品种因其酚氨比低、外形独特、滋味鲜爽深受消费者青睐, 同时叶色变异茶树具有一定的观赏价值, 可用于园林绿化和营造景观。但叶色变异茶树品种仍存在一些不容忽视的问题亟待解决, 如抗逆性较差、长期栽培会出现性状退化、制成绿茶滋味鲜爽而香气相对较低等现象。因此, 对叶色变异茶树资源的开发利用, 可根据不同品种生理生化特征的差异, 加强应用基础研究。

综上所述, 目前关于叶色变异茶树的研究多集中在生化成分变化和叶色变异分子机理, 对叶色变异的遗传机制研究稍显不足, 多数茶树的遗传背景和谱系关系也不够明晰。未来, 可利用多种组学方法, 从表观遗传学、分子生物学、遗传学和功能基因组学等方面, 深入探索叶色变异茶树的生理和遗

传机制, 加速叶色变异茶树资源的遗传改良和开发利用, 推进茶产业高质量发展。

参考文献:

- [1] 商彩丽, 刘青, 王明晓, 等. 植物叶色变异的分子机理研究进展[J]. 山东农业科学, 2021, 53(7): 127-134.
- [2] ZHANG C Y, WANG M H, GAO X Z, et al. Multi-omics research in albino tea plants: past, present, and future[J]. *Sci Hortic*, 2020, 261: 108943.
- [3] 王丽鹭, 赵容波, 成浩, 等. 叶色特异茶树品种选育现状[J]. 中国茶叶, 2020, 42(1): 15-19.
- [4] (唐)陆羽著, 志文注译; (清)陆廷灿著, 志文注译. 茶经[M]. 西安: 三秦出版社, 2005: 305.
- [5] 宋子安集. 东溪试茶录[M]. 北京: 中华书局, 1985: 7.
- [6] 娄艳华, 何卫中, 刘瑜, 等. 14个黄化、白化变异茶树品种(系)综合性状评价与分析[J]. 茶叶, 2020, 46(2): 84-90.
- [7] 李强, 项建, 郑国杨, 等. 我国叶色特异茶树品种选育推广与产业化发展探析[J]. 中国茶叶, 2020, 42(9): 52-57.
- [8] 张琛, 韩兆岚, 房婉萍, 等. 茶树叶色变异研究进展[J]. 分子植物育种, 2021(网络首发 2021070579731): 1-17.
- [9] CHEN T, ZHANG Y D, ZHAO L, et al. Physiological character and gene mapping in a new green-revertible albino mutant in rice[J]. *J Genet Genom*, 2007, 34(4): 331-338.
- [10] 王开荣, 梁月荣, 张龙杰, 等. 白化茶种质资源的分类及特性[J]. 中国茶叶, 2008, 30(8): 9-11.
- [11] 王开荣, 梁月荣, 李明, 等. 白化和紫化茶种质资源开发进展[J]. 中国茶叶加工, 2015(3): 5-8.
- [12] 李荣林, 孔云龙. 白化茶的研究与开发[J]. 江苏农业科学, 2010, 38(6): 12-15.
- [13] 李勤, 程晓梅, 李永迪, 等. 安吉白茶阶段性白化过程中光合特性的变化[J]. 分子植物育种, 2019, 17(10): 3391-3398.
- [14] 王开荣, 张国平, 李明, 等. 新梢白化系列茶树新品系性状比较研究[J]. 茶叶, 2006, 32(1): 22-24.
- [15] 王开荣, 林伟平, 方乾勇, 等. 白茶新品种“千年雪”选育研究报告[J]. 中国茶叶, 2007, 29(2): 24-26.
- [16] 李明, 王开荣, 林伟平, 等. 白茶新品种“四明雪芽”选育研究报告[J]. 茶叶, 2007, 33(1): 23-27.
- [17] 李明, 张龙杰, 王开荣, 等. 光照敏感型白化茶新品种“黄金芽”白化特性研究[J]. 茶叶, 2008, 34(2): 98-102.
- [18] 王开荣, 韩震, 梁月荣, 等. 黄色白化茶树新品种“御金香”选育研究[J]. 中国茶叶, 2013, 35(6): 24-25.
- [19] 刘祝安, 袁航. 茶树新品种‘景白2号’[J]. 茶叶, 2015, 41(2): 81-82, 85.
- [20] 陈志辉, 林郑和, 游小妹, 等. 茶树品种‘白鸡冠’叶色性状遗传特性研究[J]. 茶叶学报, 2019, 60(3): 99-105.
- [21] 卢翠, 沈程文. 茶树白化变异研究进展[J]. 茶叶科学, 2016, 36(5): 445-451.
- [22] 韩震, 王开荣, 邓隆, 等. 白化茶树新品系—黄金斑[J]. 茶叶, 2013, 39(3): 125-126.
- [23] 郝国双, 郑志平, 马海军, 等. 白化茶树新品系—中白4号[J]. 中国茶叶, 2019, 41(3): 11-13.
- [24] 刘丁丁, 梅菊芬, 王君雅, 等. 茶树白化突变研究进展[J]. 中国茶叶, 2020, 42(4): 24-35.
- [25] 王开荣, 梁月荣, 李明, 等. 白化茶骨干亲本及其家系种质性状分析[J]. 茶叶, 2015, 41(3): 130-132, 136.
- [26] 唐秀华, 孙威江, 唐琴. 紫化茶树生理生化及其花青素调控机理研究进展[J]. 天然产物研究与开发, 2017, 29(6): 1077-1083, 999.
- [27] WANG L X, PAN D Z, LIANG M, et al. Regulation of anthocyanin biosynthesis in purple leaves of zijuan tea (*Camellia sinensis* var. *kitamura*)[J]. *Int J Mol Sci*, 2017, 18(4): 833.
- [28] JIANG L H, SHEN X J, SHOJI T, et al. Characterization and activity of anthocyanins in Zijuan tea (*Camellia sinensis* var. *kitamura*)[J]. *J Agric Food Chem*, 2013, 61(13): 3306-3310.
- [29] 杨纯婧, 谭礼强, 杨昌银, 等. 高花青素紫芽茶树新品种紫嫣[J]. 中国茶叶, 2020, 42(9): 8-11, 14.
- [30] SHEN J Z, ZOU Z W, ZHANG X Z, et al. Metabolic analyses reveal different mechanisms of leaf color change in two purple-leaf tea plant (*Camellia sinensis* L.) cultivars[J]. *Hortic Res*, 2018, 5: 7.
- [31] 娄艳华, 何卫中, 郑生宏, 等. 65份紫芽茶树资源芽叶特性及花青素含量分析[J]. 茶叶, 2019, 45(3): 131-135.
- [32] ZHOU Q Q, CHEN Z D, LEE J, et al. Proteomic analysis of tea plants (*Camellia sinensis*) with purple young shoots during leaf development[J]. *PLoS One*, 2017, 12(5): e0177816.
- [33] 吉庆勇, 娄艳华, 何卫中, 等. 65份叶色紫化茶树种质资源生化成分分析[J]. 茶叶通讯, 2021, 48(1): 20-27.
- [34] 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.
- [35] KERIO L C, WACHIRA F N, WANYOKO J K, et al. Characterization of anthocyanins in Kenyan teas: extraction and identification[J]. *Food Chem*, 2012, 131(1): 31-38.
- [36] TERAHARA N, TAKEDA Y, NESUMI A, et al. Anthocyanins from red flower tea (Benibana-Cha), *Camellia sinensis*[J]. *Phytochemistry*, 2001, 56(4): 359-361.
- [37] NESUMI A, OGINO A, YOSHIDA K, et al. 'Sunrouge', a new tea cultivar with high anthocyanin[J]. *Jpn Agric Res Q*, 2012, 46(4): 321-328.
- [38] WANG L, CAO H L, CHEN C S, et al. Complementary transcriptomic and proteomic analyses of a chlorophyll-deficient tea plant cultivar reveal multiple metabolic pathway changes[J]. *J Proteom*, 2016, 130: 160-169.
- [39] WANG L, YUE C, CAO H L, et al. Biochemical and transcriptome analyses of a novel chlorophyll-deficient chlorina tea plant cultivar[J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 352.
- [40] 张向娜, 熊立瑰, 温贝贝, 等. 茶树叶色变异研究进展[J]. 植物生理学报, 2020, 56(4): 643-653.
- [41] 黄海, 吴丹丹, 汪令建, 等. 不同品种“桐城小花”茶化学成分差异分析[J]. 中国茶叶, 2020, 42(8): 48-52.
- [42] 周汉琛, 刘亚芹, 雷攀登. 不同白化期的‘黄山白茶’代谢物差异分析[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(2):

- 187-194.
- [43] 穆兵, 艾仄宜, 唐君, 等. 不同叶色茶树品种春季新梢生理生化特性研究[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(18): 143-149.
- [44] HORANNI R, ENGELHARDT U H. Determination of amino acids in white, green, black, oolong, pu-erh teas and tea products[J]. J Food Compos Anal, 2013, 31(1): 94-100.
- [45] LI C F, MA J Q, HUANG D J, et al. Comprehensive dissection of metabolic changes in albino and green tea cultivars[J]. J Agric Food Chem, 2018, 66(8): 2040-2048.
- [46] ZENG C Z, LIN H Y, LIU Z X, et al. Metabolomics analysis of *Camellia sinensis* with respect to harvesting time[J]. Food Res Int, 2020, 128: 108814.
- [47] ZHANG Q F, LIU M Y, RUAN J Y. Metabolomics analysis reveals the metabolic and functional roles of flavonoids in light-sensitive tea leaves[J]. BMC Plant Biol, 2017, 17(1): 64.
- [48] LI C F, YAO M Z, MA C L, et al. Differential metabolic profiles during the albescent stages of 'Anji baicha' (*Camellia sinensis*)[J]. PLoS One, 2015, 10(10): e0139996.
- [49] ZENG C Z, LIN H Y, LIU Z X, et al. Analysis of young shoots of 'Anji baicha' (*Camellia sinensis*) at three developmental stages using nontargeted LC-MS-based metabolomics[J]. J Food Sci, 2019, 84(7): 1746-1757.
- [50] DUAN Y, ZHU X J, SHEN J Z, et al. Genome-wide identification, characterization and expression analysis of the amino acid permease gene family in tea plants (*Camellia sinensis*)[J]. Genomics, 2020, 112(4): 2866-2874.
- [51] WEN B B, LI J, LUO Y, et al. Identification and expression profiling of MYB transcription factors related to *L*-theanine biosynthesis in *Camellia sinensis*[J]. Int J Biol Macromol, 2020, 164: 4306-4317.
- [52] FU X M, CHENG S H, LIAO Y Y, et al. Characterization of *L*-theanine hydrolase *in vitro* and subcellular distribution of its specific product ethylamine in tea (*Camellia sinensis*)[J]. J Agric Food Chem, 2020, 68(39): 10842-10851.
- [53] YAMASHITA H, KAMBE Y, OHSHIO M, et al. Integrated metabolome and transcriptome analyses reveal etiolation-induced metabolic changes leading to high amino acid contents in a light-sensitive Japanese albino tea cultivar[J]. Front Plant Sci, 2021, 11: 611140.
- [54] YUAN L, XIONG L G, DENG T T, et al. Comparative profiling of gene expression in *Camellia sinensis* L. cultivar Anjibaicha leaves during periodic albinism[J]. Gene, 2015, 561(1): 23-29.
- [55] ZHANG Q F, LIU M Y, RUAN J Y. Integrated transcriptome and metabolic analyses reveals novel insights into free amino acid metabolism in Huangjinya tea cultivar[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 291.
- [56] PANG D D, LIU Y F, SUN Y N, et al. Menghai Huangye, a novel albino tea germplasm with high theanine content and a high catechin index[J]. Plant Sci, 2021, 311: 110997.
- [57] YU Y, KOU X B, GAO R S, et al. Glutamine synthetases play a vital role in high accumulation of theanine in tender shoots of albino tea germplasm Huabai 1[J]. J Agric Food Chem, 2021, 69(46): 13904-13915.
- [58] SHEN Z G, HE Y, LI Y Y, et al. Insights into the profiling changes of amino acid content in an albino mutant (*Camellia sinensis* cv. *Huangshanbaicha*) during the albinistic stage[J]. Sci Hortic, 2020, 260: 108732.
- [59] MA Q P, SONG L C, NIU Z H, et al. Red light regulates the metabolite biosynthesis in the leaves of Huangjinya through amino acid and phenylpropanoid metabolisms[J]. Front Plant Sci, 2022, 12: 810888.
- [60] JOSHI R, RANA A, GULATI A. Studies on quality of orthodox teas made from anthocyanin-rich tea clones growing in Kangra valley, India[J]. Food Chem, 2015, 176: 357-366.
- [61] 刘富知, 黄建安, 付冬和, 等. 茶树上红紫色芽叶部分生化特性的研究[J]. 湖南农业大学学报, 2000, 26(1): 41-42, 57.
- [62] 吴华玲, 何玉媚, 李家贤, 等. 11 个红紫芽茶树新品系的芽叶特性和生化成分研究[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(1): 42-47.
- [63] 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.
- [64] 李露, 吕佳倩, 江承佳, 等. 茶多酚对心血管保护作用的研究进展[J]. 食品科学, 2016, 37(19): 283-288.
- [65] SILVA R F M, POGAČNIK L. Polyphenols from food and natural products: neuroprotection and safety[J]. Antioxidants (Basel), 2020, 9(1): 61.
- [66] XU Y X, CHEN W, MA C L, et al. Proteome and acetyl-proteome profiling of *Camellia sinensis* cv. 'anjibaicha' during periodic albinism reveals alterations in photosynthetic and secondary metabolite biosynthetic pathways[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 2104.
- [67] CHEN X F, YU H P, ZHU J, et al. Widely targeted metabolomic analyses of albino tea germplasm 'Huabai 1' and 'Baiye 1'[J]. Life, 2021, 14(1): 530-540.
- [68] LU M Q, HAN J Y, ZHU B Y, et al. Significantly increased amino acid accumulation in a novel albino branch of the tea plant (*Camellia sinensis*)[J]. Planta, 2019, 249(2): 363-376.
- [69] XIONG L G, LI J, LI Y H, et al. Dynamic changes in catechin levels and catechin biosynthesis-related gene expression in albino tea plants (*Camellia sinensis* L.)[J]. Plant Physiol Biochem, 2013, 71: 132-143.
- [70] HE X J, ZHAO X C, GAO L P, et al. Isolation and characterization of key genes that promote flavonoid accumulation in purple-leaf tea (*Camellia sinensis* L.)[J]. Sci Rep, 2018, 8: 130.
- [71] FERREIRA T T, DA SILVA J V F, BUENO N B. Effects of caffeine supplementation on muscle endurance, maximum strength, and perceived exertion in adults submitted to strength training: a systematic review and meta-analyses[J]. Crit Rev Food Sci Nutr, 2021, 61(15): 2587-2600.
- [72] DE GIUSEPPE R, DI NAPOLI I, GRANATA F, et al. Caffeine and blood pressure: a critical review perspective[J]. Nutr Res Rev, 2019, 32(2): 169-175.
- [73] WU L F, MENG J, SHEN Q, et al. Caffeine inhibits hypothalamic AIR to excite oxytocin neuron and ameliorate dietary obesity in mice[J]. Nat Commun, 2017, 8: 15904.
- [74] LI C F, XU Y X, MA J Q, et al. Biochemical and tran-

- scriptomic analyses reveal different metabolite biosynthesis profiles among three color and developmental stages in ‘Anji Baicha’ (*Camellia sinensis*)[J]. BMC Plant Biol, 2016, 16(1): 195.
- [75] FENG L, GAO M J, HOU R Y, et al. Determination of quality constituents in the young leaves of albino tea cultivars[J]. Food Chem, 2014, 155: 98-104.
- [76] WEI K, WANG L Y, ZHOU J, et al. Comparison of catechins and purine alkaloids in albino and normal green tea cultivars (*Camellia sinensis* L.) by HPLC[J]. Food Chem, 2012, 130(3): 720-724.
- [77] JOSHI R, RANA A, GULATI A. Studies on quality of orthodox teas made from anthocyanin-rich tea clones growing in Kangra valley, India[J]. Food Chem, 2015, 176: 357-366.
- [78] LAI Y S, LI S, TANG Q, et al. The dark-purple tea cultivar ‘ziyan’ accumulates a large amount of delphinidin-related anthocyanins[J]. J Agric Food Chem, 2016, 64(13): 2719-2726.
- [79] 周琼琼, 孙威江. 茶树芽叶紫化的生理生化分析及其关键酶基因的表达[J]. 生物技术通报, 2015, 31(1): 86-91.
- [80] GAO X, HO C T, LI X F, et al. Phytochemicals, anti-inflammatory, antiproliferative, and methylglyoxal trapping properties of Zijuan tea[J]. J Food Sci, 2018, 83(2): 517-524.
- [81] 陈键, 王丽丽, 宋振硕. 茶叶色素研究进展[J]. 茶叶科学技术, 2013, 54(4): 13-16.
- [82] LIN X Y, CHEN X J, WANG P J, et al. Metabolite profiling in albino tea mutant *Camellia sinensis* ‘Fuyun 6’ using LC-ESI-MS/MS[J]. Trees, 2022, 36(1): 261-272.
- [83] 周喆, 陈志丹, 吴全金, 等. 白鸡冠茶树 *CsPPH* 基因全长 cDNA 克隆与表达分析[J]. 茶叶科学, 2020, 40(1): 39-50.
- [84] ZHANG X N, WEN B B, ZHANG Y B, et al. Transcriptomic and biochemical analysis reveal differential regulatory mechanisms of photosynthetic pigment and characteristic secondary metabolites between high amino acids green-leaf and albino tea cultivars[J]. Sci Hortic, 2022, 295: 110823.
- [85] LUO X Y, ZHANG M X, XU P, et al. The intron retention variant *CsClpP3m* is involved in leaf chlorosis in some tea cultivars[J]. Front Plant Sci, 2022, 12: 804428.
- [86] LU M Q, LI Y F, JIA H Y, et al. Integrated proteomics and transcriptome analysis reveal a decreased catechins metabolism in variegated tea leaves[J]. Sci Hortic, 2022, 295: 110824.
- [87] CHENG S H, FU X M, LIAO Y Y, et al. Differential accumulation of specialized metabolite *L*-theanine in green and T albino-induced yellow tea (*Camellia sinensis*) leaves [J]. Food Chem, 2019, 276: 93-100.
- [88] LIU Y F, PANG D D, JIANG H B, et al. Identifying key genes involved in yellow leaf variation in ‘Menghai Huangye’ based on biochemical and transcriptomic analysis[J]. Funct Integr Genomics, 2022, 22(2): 251-260.
- [89] TIAN Y Y, WANG H Y, SUN P, et al. Response of leaf color and the expression of photoreceptor genes of *Camellia sinensis* cv. *Huangjinya* to different light quality conditions[J]. Sci Hortic, 2019, 251: 225-232.
- [90] MEI X, LIN C Y, WAN S H, et al. A comparative metabolomic analysis reveals difference manufacture suitability in yinghong 9 and Huangyu teas (*Camellia sinensis*)[J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 767724.
- [91] 林馨颖, 王鹏杰, 刘仕章, 等. 茶树黄化种: 黄叶肉桂的类胡萝卜素组分分析[J]. 茶叶学报, 2020, 61(3): 120-126.
- [92] YANG Y Z, LI T, TENG R M, et al. Low temperature effects on carotenoids biosynthesis in the leaves of green and albino tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze)[J]. Sci Hortic, 2021, 285: 110164.
- [93] WANG P J, ZHENG Y C, GUO Y C, et al. Widely targeted metabolomic and transcriptomic analyses of a novel albino tea mutant of ‘Rougui’[J]. Forests, 2020, 11(2): 229.
- [94] LV H P, DAI W D, TAN J F, 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]. J Funct Foods, 2015, 17: 449-458.
- [95] 安江珊, 石兴云, 施扬, 等. 红紫色茶树新梢芽和不同叶的化学成分测定比较[J]. 分子植物育种, 2021(网络首发 2021072130496): 1-19.
- [96] 徐歆, 吴正奇, 陈小强, 等. 紫化茶的化学成分及功能活性研究进展[J]. 食品工业科技, 2017, 38(21): 302-306.
- [97] HAN Z X, RANA M M, LIU G F, et al. Data on green tea flavor determinants as affected by cultivars and manufacturing processes[J]. Data Brief, 2017, 10: 492-498.
- [98] ZHENG X Q, LI Q S, XIANG L P, et al. Recent advances in volatiles of teas[J]. Molecules, 2016, 21(3): 338.
- [99] 王辉强, 肖梦暄, 安琪, 等. 光和机械损伤胁迫对采后茶鲜叶香气品质的影响[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2022, 51(2): 162-170.
- [100] 陈熠敏, 何洪, 王远兴. 靖安白茶与安吉白茶特征香气成分的比较[J]. 南昌大学学报(理科版), 2015, 39(6): 573-578.
- [101] 邓静, 王远兴, 陈赟喆, 等. 顶空-三重串联四极杆气质联用法测定靖安白茶香气成分[J]. 食品科学, 2013, 34(22): 115-118.
- [102] 姜玉芳, 吕世懂, 吴远双, 等. 顶空固相微萃取法分析安吉白茶香气成分[J]. 光谱实验室, 2013, 30(5): 2078-2083.
- [103] 刘秀峰, 敖存, 毛宇骁, 等. 千岛银珍茶适制品种筛选研究[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(31): 82-85.
- [104] 马林龙, 金孝芳, 曹丹, 等. 湖北引种高氨基酸茶树品种的绿茶适制性分析[J]. 浙江农业学报, 2017, 29(2): 251-260.
- [105] 徐元骏, 何靓, 贾玲燕, 等. 不同地区及特殊品种红茶香气的差异性[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2015, 41(3): 323-330.
- [106] 尹鹏, 刘威, 王子浩, 等. 春季不同时期安吉白茶香气成分比较与分析[J]. 食品研究与开发, 2018, 39(14): 132-136.
- [107] 陈维, 祁丹丹, 王雯雯, 等. 黄化变异对英红九号红茶香气的影响[J]. 现代食品科技, 2018, 34(10): 231-239.
- [108] 沈强, 张小琴, 刘晓霞, 等. 不同阶段性返白过程正安白茶香气成分分析[J]. 食品科技, 2021, 46(3): 276-282.
- [109] DONG F, ZENG L T, YU Z M, et al. Differential accu-

- mulation of aroma compounds in normal green and albino-induced yellow tea (*Camellia sinensis*) leaves[J]. *Molecules*, 2018, 23(10): 2677.
- [110] 陈保, 姜东华, 罗发美, 等. 四种不同加工工艺紫娟茶香气成分的比较[J]. *现代食品科技*, 2013, 29(10): 2480-2486.
- [111] 全佳音, 夏丽飞, 杨方慧, 等. 不同加工工艺对紫娟红茶香气成分的影响[J]. *湖北农业科学*, 2019, 58(20): 133-136, 142.
- [112] 王秋萍, 龚加顺, 张蕙. 云南“紫娟”晒青绿茶和大叶晒青绿茶的化学成分比较研究[J]. *中国食品学报*, 2012, 12(1): 213-220.
- [113] 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.
- [114] 吴玲玲, 梁光志, 张秀芬, 等. 不同紫芽茶叶香气成分分析[J]. *南方农业学报*, 2021, 52(5): 1334-1342.
- [115] 徐明远, 何鹏, 赖伟, 等. 植物叶色变异分子机制研究进展[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(10): 3448-3455.
- [116] YANG Y X, CHEN X X, XU B, et al. Phenotype and transcriptome analysis reveals chloroplast development and pigment biosynthesis together influenced the leaf color formation in mutants of *Anthurium andraeanum* ‘Sonate’[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 139.
- [117] LEISTER D. Chloroplast research in the genomic age[J]. *Trends Genet*, 2003, 19(1): 47-56.
- [118] MA C Y, CAO J X, LI J K, et al. Phenotypic, histological and proteomic analyses reveal multiple differences associated with chloroplast development in yellow and variegated variants from *Camellia sinensis*[J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 33369.
- [119] LATIJNHOUWERS M, XU X M, MØLLER S G. *Arabidopsis* stromal 70-kDa heat shock proteins are essential for chloroplast development[J]. *Planta*, 2010, 232(3): 567-578.
- [120] ZHONG L L, ZHOU W, WANG H J, et al. Chloroplast small heat shock protein HSP21 interacts with plastid nucleoid protein pTAC5 and is essential for chloroplast development in *Arabidopsis* under heat stress[J]. *Plant Cell*, 2013, 25(8): 2925-2943.
- [121] SHIN Y H, YANG R, SHI Y L, et al. Light-sensitive albino tea plants and their characterization[J]. *HortScience*, 2018, 53(2): 144-147.
- [122] WANG J Y, CHEN J D, WANG S L, et al. Repressed gene expression of photosynthetic antenna proteins associated with yellow leaf variation as revealed by bulked segregant RNA-seq in tea plant *Camellia sinensis*[J]. *J Agric Food Chem*, 2020, 68(30): 8068-8079.
- [123] GAO X Z, ZHANG C Y, LU C, et al. Disruption of photomorphogenesis leads to abnormal chloroplast development and leaf variegation in *Camellia sinensis*[J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 720800.
- [124] 朱明库, 胡宗利, 周爽, 等. 植物叶色白化研究进展[J]. *生命科学*, 2012, 24(3): 255-261.
- [125] LI Q, HUANG J N, LIU S Q, et al. Proteomic analysis of young leaves at three developmental stages in an albino tea cultivar[J]. *Proteome Sci*, 2011, 9: 44.
- [126] NAGATA N, TANAKA R, SATOH S, et al. Identification of a vinyl reductase gene for chlorophyll synthesis in *Arabidopsis thaliana* and implications for the evolution of *Prochlorococcus* species[J]. *Plant Cell Online*, 2005, 17: 233-240.
- [127] YU F, FU A G, ALURU M, et al. Variegation mutants and mechanisms of chloroplast biogenesis[J]. *Plant Cell Environ*, 2007, 30(3): 350-365.
- [128] DONG F, SHI Y Z, LIU M Y, et al. iTRAQ-based quantitative proteomics analysis reveals the mechanism underlying the weakening of carbon metabolism in chlorotic tea leaves[J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(12): 3943.
- [129] 马春雷, 姚明哲, 王新超, 等. 茶树叶绿素合成相关基因克隆及在白叶 1 号不同白化阶段的表达分析[J]. *作物学报*, 2015, 41(2): 240-250.
- [130] CHEN X F, LI J J, YU Y, et al. STAY-GREEN and light-harvesting complex II chlorophyll a/b binding protein are involved in albinism of a novel albino tea germplasm ‘Huabai 1’[J]. *Sci Hort*, 2022, 293: 110653.
- [131] SONG L B, MA Q P, ZOU Z W, et al. Molecular link between leaf coloration and gene expression of flavonoid and carotenoid biosynthesis in *Camellia sinensis* cultivar ‘huangjinya’[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 803.
- [132] LI N N, YANG Y P, YE J H, et al. Effects of sunlight on gene expression and chemical composition of light-sensitive albino tea plant[J]. *Plant Growth Regul*, 2016, 78(2): 253-262.
- [133] WU Q J, CHEN Z D, SUN W J, et al. De novo sequencing of the leaf transcriptome reveals complex light-responsive regulatory networks in *Camellia sinensis* cv. *baijiguan*[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 332.
- [134] 刘关华, 杨梅, 付建玉. 茶树胡萝卜素合成关键基因 *CsLCYb* 和 *CsLCYe* 的克隆与功能鉴定[J]. *茶叶科学*, 2019, 39(3): 257-266.
- [135] TIAN Y Y, WANG H Y, ZHANG Z Q, et al. An RNA-seq analysis reveals differential transcriptional responses to different light qualities in leaf color of *Camellia sinensis* cv. *huangjinya*[J]. *J Plant Growth Regul*, 2022, 41(2): 612-627.
- [136] JIANG X F, ZHAO H, GUO F, et al. Transcriptomic analysis reveals mechanism of light-sensitive albinism in tea plant *Camellia sinensis* ‘Huangjinju’[J]. *BMC Plant Biol*, 2020, 20(1): 1-11.
- [137] PENG Y Y, THRIMAWITHANA A H, COONEY J M, et al. The proanthocyanin-related transcription factors MYBC1 and WRKY44 regulate branch points in the kiwifruit anthocyanin pathway[J]. *Sci Rep*, 2020, 10: 14161.
- [138] LI J, LV X J, WANG L X, et al. Transcriptome analysis reveals the accumulation mechanism of anthocyanins in ‘Zi-juan’ tea (*Camellia sinensis* var. *assamica* (Masters) kitamura) leaves[J]. *Plant Growth Regul*, 2017, 81(1): 51-61.
- [139] SHI J, SIMAL-GANDARA J, MEI J F, et al. Insight into the pigmented anthocyanins and the major potential co-pigmented flavonoids in purple-coloured leaf teas[J]. *Food Chem*, 2021, 363: 130278.
- [140] LIU Z J, ZHANG Y Q, WANG J F, et al. Phytochrome-interacting factors PIF4 and PIF5 negatively regulate anthocyanin biosynthesis under red light in *Arabidopsis* seedlings[J]. *Plant Sci*, 2015, 238: 64-72.
- [141] XU P, SU H, JIN R, et al. Shading effects on leaf color conversion and biosynthesis of the major secondary me-

- tabolites in the albino tea cultivar ‘Yujinxiang’[J]. *J Agric Food Chem*, 2020, 68(8): 2528-2538.
- [142] LI W, TAN L Q, ZOU Y, et al. The effects of ultraviolet A/B treatments on anthocyanin accumulation and gene expression in dark-purple tea cultivar ‘ziyan’ (*Camellia sinensis*)[J]. *Molecules*, 2020, 25(2): 354.
- [143] 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.
- [144] 孔祥瑞, 杨军, 王让剑. 茶树叶片精准测色装置构建及在稀有种质鉴别中的应用[J]. *茶叶科学*, 2017, 37(2): 160-166.
- [145] 吴颖, 胡剑光, 郑新强, 等. 紫化和黄化茶树品种叶色色差研究[J]. *茶叶*, 2020, 46(1): 20-23.
- [146] CHEN Y, DENG J, WANG Y X, et al. Study on discrimination of white tea and albino tea based on near-infrared spectroscopy and chemometrics[J]. *J Sci Food Agric*, 2014, 94(5): 1026-1033.
- [147] 李明, 张龙杰, 吴颖, 等. 叶色紫化茶品系分类和鉴定研究[J]. *茶叶*, 2020, 46(4): 213-217.
- [148] 王开荣, 杜颖颖, 李明, 等. 白化茶树特异性 RAPD 分子标记研究[J]. *浙江农业科学*, 2007, 48(1): 50-55.
- [149] 王松琳, 马春雷, 黄丹娟, 等. 基于 SSR 标记的白化和黄化茶树品种遗传多样性分析及指纹图谱构建[J]. *茶叶科学*, 2018, 38(1): 58-68.
- [150] TAN L Q, YANG C J, ZHOU B, et al. Inheritance and quantitative trait loci analyses of the anthocyanins and catechins of *Camellia sinensis* cultivar ‘Ziyan’ with dark-purple leaves[J]. *Physiol Plant*, 2020, 170(1): 109-119.
- [151] 王蔚, 郭雅玲. 白化茶品种的开发与应用[J]. *食品安全质量检测学报*, 2017, 8(8): 3104-3110.
- [152] 郑生宏, 柴红玲, 邵静娜, 等. 不同白黄化茶树品种的茶适制性研究[J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(18): 136-139.
- [153] HU J G, ZHANG L J, SHENG Y Y, et al. Screening tea hybrid with abundant anthocyanins and investigating the effect of tea processing on foliar anthocyanins in tea[J]. *Folia Horti*, 2020, 32(2): 279-290.
- [154] 罗复权. 茶树芽变特异种质—炎陵银边茶[J]. *茶叶通讯*, 2015, 42(2): 60-61.
- [155] 卢翠, 高羲之, 姜依何, 等. 炎陵银边茶与炎陵花叶茶生理生化特质分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2018, 37(7): 3042-3048.
- [156] XIE N C, ZHANG C Y, ZHOU P Q, 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 Physiol Biochem*, 2021, 169: 29-39.
- [157] 杨荧, 吕立堂, 赵德刚. 安吉白茶白化叶和返绿叶叶绿体超微结构和叶绿素及其前体物含量的比较[J]. *山地农业生物学报*, 2019, 38(6): 71-75, 79.
- [158] DU Y Y, SHIN S, WANG K R, et al. Effect of temperature on the expression of genes related to the accumulation of chlorophylls and carotenoids in albino tea[J]. *J Horticult Sci Biotechnol*, 2009, 84(3): 365-369.
- [159] MA Q P, LI H, ZOU Z W, et al. Transcriptomic analyses identify albino-associated genes of a novel albino tea germplasm ‘Huabai 1’[J]. *Hortic Res*, 2018, 5: 54.
- [160] 包佐森. 白化茶树新品种‘景白1号’特征特性及栽培繁殖技术[J]. *中国园艺文摘*, 2015, 31(7): 223-224.
- [161] 张丽芬, 刘建平. 白化茶树新品种‘景白1号’选育报告[J]. *茶叶*, 2018, 44(3): 125-129.
- [162] 刘丁丁, 王君雅, 汤榕津, 等. 茶树 PPR 基因家族全基因组鉴定及白化相关基因表达分析[J]. *茶叶科学*, 2021, 41(2): 159-172.
- [163] 沈周高, 江稳华, 方世辉. 安徽黟县黄山白茶产业发展现状及对策思考[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(26): 36-40.
- [164] 付杰, 陈旭东, 于天祥, 等. 芽叶白化茶树新品系更楼白茶的选育初报[J]. *茶叶科学技术*, 2013, 54(1): 13-16.
- [165] 张友炯, 曾建明, 章志芳, 等. 白化茶树新品种“中白1号”选育报告[J]. *中国茶叶*, 2016, 38(3): 22-24.
- [166] 林郑和, 钟秋生, 单睿阳, 等. ‘白鸡冠’半同胞系 F1 代新品系性状比较及遗传多样性分析[J]. *茶叶学报*, 2017, 58(3): 102-107.
- [167] 虞富莲. 中黄1号、中黄2号的特异性、一致性和稳定性[J]. *中国茶叶*, 2016, 38(3): 14-16.
- [168] XU Y X, YANG L, LEI Y S, et al. Integrated transcriptome and amino acid profile analyses reveal novel insights into differential accumulation of theanine in green and yellow tea cultivars[J]. *Tree Physiol*, 2022, 42(7): 1501-1516.
- [169] 胡尧, 唐茜, 黄福涛, 等. 特色茶树新品种川黄1号选育研究报告[J]. *四川农业科技*, 2017(6): 14-17.
- [170] ZHENG Y C, WANG P J, CHEN X J, et al. Integrated transcriptomics and metabolomics provide novel insight into changes in specialized metabolites in an albino tea cultivar (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntz)[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 160: 27-36.
- [171] 夏功敏, 唐茜, 张淑娟, 等. 黄金芽等五个引进特色茶树品种春梢生化品质特性初探[J]. *西南农业学报*, 2014, 27(3): 978-983.
- [172] 金可, 黄建安, 熊立瑰, 等. 黄化变异茶树石门黄叶理化分析及茶氨酸相关基因表达研究[J]. *茶叶科学*, 2021, 41(1): 40-47.
- [173] 陈昌来, 朱朝平, 朱朝安. 鹅黄茶植物学特性及制茶品质初探[J]. *浙江农业科学*, 2015, 56(9): 1468-1470.
- [174] 杨兴荣, 包云秀, 黄玫. 云南稀有茶树品种“紫娟”的植物学特性和品质特征[J]. *茶叶*, 2009, 35(1): 17-18, 54.
- [175] ZHU M Z, ZHOU F, RAN L S, et al. Metabolic profiling and gene expression analyses of purple-leaf formation in tea cultivars (*Camellia sinensis* var. *sinensis* and var. *asamica*)[J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 606962.
- [176] TANG H, TANG J C, LIU J Y, et al. Metabolomics analyses reveal anthocyanins-rich accumulation in naturally mutated purple-leaf tea (*Camellia sinensis* L.)[J]. *Life*, 2021, 14(1): 744-755.
- [177] CHEN X J, WANG P J, ZHENG Y C, et al. Comparison of metabolome and transcriptome of flavonoid biosynthesis pathway in a purple-leaf tea germplasm Jinmingzao and a green-leaf tea germplasm Huangdan reveals their relationship with genetic mechanisms of color formation[J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(11): 4167.