

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.60899

冯琳, 龚自明, 郑鹏程, 刘盼盼, 刘艳丽. 茶类胡萝卜素研究进展[J]. 植物科学学报, 2018, 36(6): 899~905

Feng L, Gong ZM, Zheng PC, Liu PP, Liu YL. Advances in studies on carotenoids in *Camellia sinensis*[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(6): 899~905

## 茶类胡萝卜素研究进展

冯琳<sup>1,2</sup>, 龚自明<sup>1\*</sup>, 郑鹏程<sup>1</sup>, 刘盼盼<sup>1</sup>, 刘艳丽<sup>1</sup>

(1. 湖北省农业科学院果树茶叶研究所/湖北省茶叶工程技术研究中心, 武汉 430064;

2. 安徽农业大学茶树生物学与资源利用国家重点实验室, 合肥 230036)

**摘要:**类胡萝卜素是茶(*Camellia sinensis* (L.) O. Ktze.)中一类重要的光合色素,具有光保护、抗氧化等众多生理功能,同时也是脱落酸、独脚金内酯和胡萝卜内脂等植物激素的合成前体,在茶生长发育过程中起极其重要的作用。类胡萝卜素还是构成茶叶外形、叶底色泽的重要成分,也是茶叶重要致香物质的前体物,其种类、含量对茶叶品质起着至关重要的作用。本文对茶中类胡萝卜素种类、代谢途径及其对制茶品质的影响等方面的研究进展进行了综述,同时对茶类胡萝卜素下一步的研究方向进行了展望。

**关键词:**茶;类胡萝卜素;代谢途径;品质

中图分类号: Q943.2; S571.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)06-0899-07

## Advances in studies on carotenoids in *Camellia sinensis*

Feng Lin<sup>1,2</sup>, Gong Zi-Ming<sup>1\*</sup>, Zheng Peng-Cheng<sup>1</sup>, Liu Pan-Pan<sup>1</sup>, Liu Yan-Li<sup>1</sup>

(1. Institute of Fruit and Tea, Hubei Academy of Agricultural Science/Hubei Tea Engineering and Technology Research Centre, Wuhan 430064, China; 2. State Key Laboratory of Tea Plant Biology and Utilization, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

**Abstract:** Carotenoids, which are important photosynthetic pigments widely distributed in *Camellia sinensis* (L.) O. Ktze., exhibit many physiological functions such as light protection and oxidation. Furthermore, as precursors of plant hormones such as abscisic acid, strigolactone, and carlactone, carotenoids fulfill a variety of important functions and components related to tea leaf shape, color, aroma, and quality. This article summarizes the recent advances in the study of carotenoids in tea, including the metabolism, components, accumulation, and biosynthesis pathways of carotenoids in tea. We also discuss future directions for research on carotenoids, thus providing a theoretical basis for further study on carotenoid metabolism and functions in *Camellia*.

**Key words:** *Camellia sinensis*; Carotenoids; Metabolic Pathway; Quality

类胡萝卜素(Carotenoids)是高等植物必不可少的一类色素,在光合作用中作为天线色素将捕获的光能传递给叶绿素,且具有光保护和清除自由基

的功能,保护植物组织免受强光破坏<sup>[1-3]</sup>。另外,类胡萝卜素还是脱落酸、独脚金内酯和胡萝卜内脂等植物激素的合成前体,对植物的生长发育起重要

收稿日期: 2018-06-11, 退修日期: 2018-06-28。

基金项目:国家自然科学基金项目(31070614, 31370687);中国博士后科学基金(2018M632821);国家现代农业(茶叶)产业技术体系专项(CARS-23);安徽省自然科学基金(1608085MC66);湖北省农业科技创新中心资助项目(2016-620-000-001-032)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China(31070614, 31370687), China Postdoctoral Science Foundation(2018M632821), Earmarked Fund for China Agriculture Research System(CARS-23), Natural Science Foundation of Anhui Province(1608085MC66), and Agricultural Science and Technology Innovation Project of Hubei Province(2016-620-000-001-032)。

作者简介:冯琳(1988-),女,博士研究生,研究方向为茶品质化学调控与分子生物学(E-mail: tea245@ahau.edu.cn)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zimenggong@163.com)。

作用<sup>[4, 5]</sup>。现代医学研究表明, 类胡萝卜素是一种强抗氧化剂, 它能保护细胞不受氧化剂的伤害, 维持免疫系统的正常功能<sup>[6]</sup>。同时, 相关研究也证实类胡萝卜素还能防止很多疾病的发生, 如具有抗癌活性, 可以抑制肿瘤细胞的增殖; 对心血管病等慢性疾病有预防作用; 可以保护视网膜上的黑色区域, 降低白内障的发病率; 预防老年斑和增加铁元素的吸收等众多生理、药理功能<sup>[6-8]</sup>。

茶是我国重要的叶用经济作物, 茶叶是人们日常生活中的重要饮品<sup>[9]</sup>。茶中类胡萝卜素同其它高等植物一样具有多种生理功能, 在茶正常生命活动中扮演着极其重要的角色<sup>[10, 11]</sup>。其次, 类胡萝卜素还是构成茶叶外形色泽及叶底色泽的重要成分<sup>[12]</sup>, 同时也是茶叶重要致香物质的前体物, 其降解产物的种类、含量与茶叶香气品质显著有关, 其种类、含量对茶叶品质起着至关重要的作用<sup>[13]</sup>。因此本文综述了茶中类胡萝卜素研究的新进展, 包括类胡萝卜素的种类、代谢途径以及对制茶品质的影响等方面的研究结果, 同时对茶中类胡萝卜素研究进行了展望, 以期为今后类胡萝卜素在茶中的深入研究提供参考和方向。

## 1 茶中主要类胡萝卜素

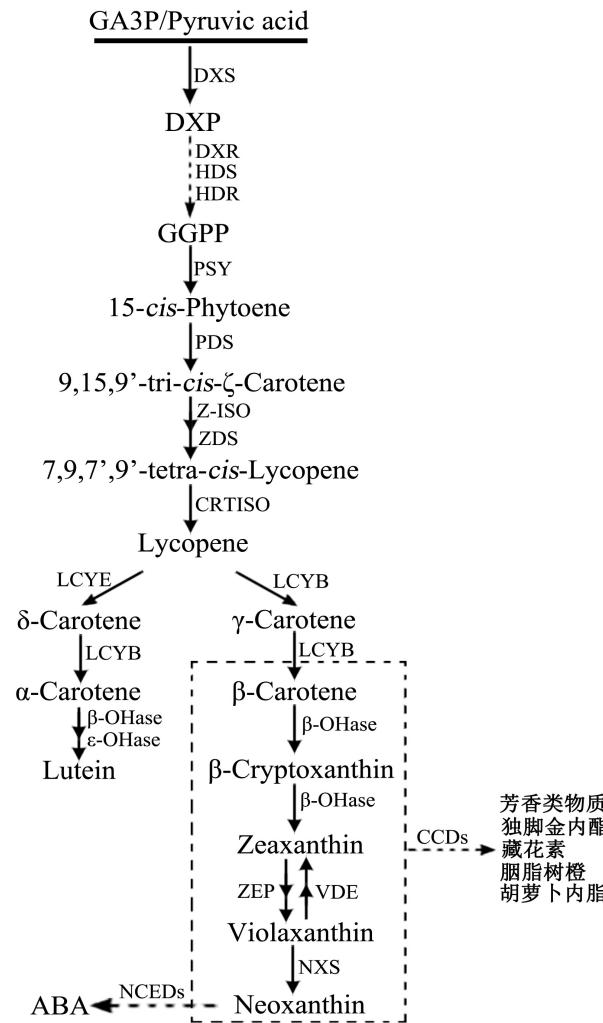
茶中的类胡萝卜素主要分布于叶片,  $\beta$ -胡萝卜素和叶黄素是茶叶片中主要的类胡萝卜素, 其它含量相对较低的有  $\alpha$ -胡萝卜素、 $\gamma$ -胡萝卜素、 $\delta$ -胡萝卜素、 $\zeta$ -胡萝卜素、六氢番茄红素、玉米黄素、隐黄素、新叶黄素、5, 6-环氧隐黄素、紫黄素等<sup>[14, 15]</sup>。Feng 等<sup>[11]</sup>的研究系统分析了‘郁金香’、‘黄金芽’、‘安吉白茶’、‘天台黄茶’和‘福鼎大白茶’5 个茶品种中类胡萝卜素的种类及其含量, 结果表明叶黄素、 $\beta$ -胡萝卜素和玉米黄质为所测样品的主要类胡萝卜素, 约占总量的 90%, 紫黄质和  $\beta$ -隐黄质仅有少量存在, 与叶色正常品种‘福鼎大白茶’相比, ‘郁金香’、‘黄金芽’、‘安吉白茶’和‘天台黄茶’4 个叶色突变品种中类胡萝卜素总量、 $\beta$ -胡萝卜素、叶黄素、紫黄质和  $\beta$ -隐黄质含量均显著低于对照, 而玉米黄质的含量高于对照 2~4 倍, 原因可能是叶色突变茶品种在过剩光或低温下为了维持正常的光合能力和效率而做出相应的调整; 同时 Feng 等<sup>[11]</sup>还认为, 4 个叶色突变

茶品种具有高氨基酸特性可能是因为类胡萝卜素的合成受到抑制, 在代谢水平上动态地促进氨基酸的合成。Liu 等<sup>[16]</sup>的研究对叶色突变品种‘郁金香’和常规品种‘舒茶早’进行遮荫处理, 遮荫处理后‘舒茶早’中的叶黄素和类胡萝卜素总量均显著低于未遮荫处理, 而‘郁金香’则表现出相反的趋势;  $\beta$ -胡萝卜素在 2 个品种中均表现出遮荫处理显著高于未遮荫, 其它类胡萝卜素的含量在遮荫前后也均有不同程度的变化。Wang 等<sup>[17]</sup>对 119 份茶种质资源中的  $\beta$ -胡萝卜素和叶黄素进行了定量检测, 结果表明, 不同茶资源间存在较大的变异系数, 其中  $\beta$ -胡萝卜素和叶黄素含量最高的约为最低的 42.1 和 16.3 倍; 同时分析‘龙井 43’和‘Aifeng20’茶不同叶位的叶片及嫩茎中的  $\beta$ -胡萝卜素和叶黄素含量, 结果表明成熟叶片中的含量明显高于嫩茎和嫩叶(一芽一叶、第二叶)。Du 等<sup>[18]</sup>研究表明, 叶色突变品种‘小雪芽’在 15℃生长条件下, 叶芽中新黄质、紫黄质、叶黄素和  $\beta$ -胡萝卜素含量显著低于 25℃的生长条件。因此, 茶中类胡萝卜素的种类、含量同茶品种、组织部位、发育状态、光照以及温度均有一定的相关性。

## 2 茶类胡萝卜素代谢途径及相关基因的研究

植物中类胡萝卜素的代谢途径已经比较清晰, 许多关键酶基因的功能也逐渐得到验证。近年来, 对茶类胡萝卜素代谢途径以及相关基因的克隆及功能验证的研究已取得了一定进展。参考已知高等植物类胡萝卜素的生物合成途径, 从已经确定的茶类胡萝卜素的组分构成, 再结合目前从茶中分离到的类胡萝卜素代谢相关的基因片段, 特提出茶类胡萝卜素的生物合成途径<sup>[19-22]</sup>(图 1)。主要的步骤均与植物质体中类胡萝卜素的合成途径相同, 主要分为前体物质合成、类胡萝卜素合成途径和类胡萝卜素降解途径 3 大过程。

GGPP 是类胡萝卜素生物合成的直接前体, 主要通过质体中 MEP 途径合成<sup>[23]</sup>。目前在茶 MEP 途径中部分关键酶的基因已经得到克隆与验证。郭亚飞等<sup>[24]</sup>利用转录组数据库成功克隆了茶 *CsDXS1* 基因, 并对其在茶不同组织中的表达量进行分析, 结果表明在第 3、4 叶中表达量最高, 嫩叶中的表达量显著高于茎和老叶, 同时认为 *CsDXS1* 基因能



GA3P: 3-磷酸甘油酸酯; DXS: 1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸合成酶; DXP: 1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸; DXR: 1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸合成酶; HDS: 羟甲基丁烯基-4-磷酸合成酶; HDR: 羟甲基丁烯基-4-磷酸还原酶; GGPP: 鞣牛儿牻牛儿基焦磷酸; PSY: 八氢番茄红素合成酶; PDS: 八氢番茄红素脱氢酶; Z-ISO:  $\zeta$ -胡萝卜素异构酶; ZDS:  $\zeta$ -胡萝卜素脱氢酶; CRTISO: 胡萝卜素异构酶; LCYB:  $\beta$ -番茄红素环化酶; LCYE:  $\epsilon$ -番茄红素环化酶;  $\beta$ -OHase:  $\beta$ -胡萝卜素羟化酶;  $\epsilon$ -OHase:  $\epsilon$ -胡萝卜素羟化酶; ZEP: 玉米黄质环氧酶; VDE: 葵菜黄质脱环氧酶; NXS: 新黄质合成酶; NCEDs: 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶; CCDs: 类胡萝卜素裂解双加氧酶。

GA3P: glyceraldehyde-3-phosphate; DXS: 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase; DXP: 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate; DXR: 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate reductase; HDS: 4-hydroxy-3-methylbut-2-en-1-yl diphosphate synthase; HDR: 4-hydroxy-3-methylbut-2-en-1-yl diphosphate reductase; GGPP: poly-isoprenoid geranylgeranyl diphosphate; PSY: phytoene synthase; PDS: phytoene desaturase; Z-ISO:  $\zeta$ -Carotenoid isomerase; ZDS:  $\zeta$ -carotene desaturase; CRTISO: carotenoid isomerase; LCYB:  $\beta$ -cyclase, LCYE:  $\epsilon$ -cyclase;  $\beta$ -OHase:  $\beta$ -carotene hydroxylase;  $\epsilon$ -OHase:  $\epsilon$ -carotene hydroxylase, ZEP: zeaxanthin epoxidase; VDE: violaxanthin de-epoxidase; NXS: neoxanthin synthase; NCEDs: 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase; CCDs: carotenoid cleavage dioxygenase.

图1 茶类胡萝卜素代谢途径 (改自冯琳<sup>[19]</sup>, Nisar et al.<sup>[20]</sup>, Ma et al.<sup>[21]</sup>和李娜娜<sup>[22]</sup>)

Fig. 1 Metabolic pathway of carotenoids in *Camellia sinensis*

(modified from Feng<sup>[19]</sup>, Nisar et al.<sup>[20]</sup>, Ma et al.<sup>[21]</sup> and Li<sup>[22]</sup>)

够响应IAA、ABA和MeJA等外源激素处理; 付建玉<sup>[25]</sup>将茶 *CsDXR* 基因转入细菌中可以显著促进胡萝卜素的合成; 蒋正中<sup>[26]</sup>利用茶 cDNA 消减杂交文库成功克隆 *CsHDS*、*CsHDR* 基因, 组织特异性进行分析结果表明成熟叶片中的表达量显著高于叶芽和嫩茎。李娜娜<sup>[22]</sup>的研究表明, *CsDXS1*~

*CsDXS3* 在叶色突变品种‘黄金芽’组织内的表达水平显著低于‘福鼎大白茶’; 对‘黄金芽’进行遮荫处理后, 3个基因的表达水平显著高于强光照处理, 表明该基因受光照的调控。而对于茶中类胡萝卜素前体 GGPP 合成相关的其它酶和基因仅有零星报道<sup>[19, 27]</sup>。

茶中类胡萝卜素合成代谢途径同其它植物类似, 八氢番茄红素合成酶(PSY)是类胡萝卜素合成通路的第一个关键酶, 对类胡萝卜素合成具有调控作用, 它能够催化两分子 GGPP 缩合形成无色的八氢番茄红素<sup>[28]</sup>。Borthakur 等<sup>[29]</sup>利用 RACE 技术克隆了 *CsPSY* 基因的全长, 其与巴勒斯坦侧金盏花(*Adonis palaestina* Boiss.)和甜橙(*Citrus sinensis* L.)中 *PSY* 基因的相似性均达到 90% 以上, 同时认为 *CsPSY* 的表达与茶类胡萝卜素的累积正相关。八氢番茄红素脱氢酶(PDS)是类胡萝卜素合成途径中的限速酶, 能够催化八氢番茄红素脱氢生成  $\zeta$ -胡萝卜素<sup>[30]</sup>, 李娜娜等<sup>[31]</sup>利用 RACE 技术成功克隆了 *CsPDS* 基因, 该基因同柿(*Diospyros kaki* Thunb.)、葡萄(*Vitis vinifera* L.)亲缘关系最近, 且在黄化品种‘黄金芽’中的表达没有受到抑制。韦朝领等<sup>[32]</sup>从茶中克隆 *CsVDE* 基因的全长序列, 其与莴苣(*Lactuca sativa* L.)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)、菠菜(*Spinacia oleracea* L.)以及烟草(*Nicotiana tabacum* L.)有较高的同源性。然而目前对茶类胡萝卜素合成中其它相关基因研究十分有限, 冯琳<sup>[19]</sup>利用茶基因组数据库筛选得到了茶类胡萝卜素合成相关的 *PSY*、*PDS*、*Lutein2*、*CRTISO*、*P450*、*ZEP*、*VDE-1*、*VDE-2* 和  $\beta$ -*OHase* 等基因, 并对其在叶色正常品种农抗早和叶色突变品种‘郁金香’不同发育阶段中表达量进行分析, 结果表明这些基因在不同品种各发育阶段均有不同程度的响应。李娜娜<sup>[22]</sup>基于转录组数据库, 分别对茶类胡萝卜素合成途径中的相关基因进行了定量 PCR 分析, 结果表明, *PSY*、*PDS*、*LYCB*、*VDE* 和 *ZEP* 在芽中表达量显著低于叶片, 叶色突变茶品种‘小雪芽’中白化叶片 *ZDS* 有较高的表达, 而 *LYCE* 在白化叶片中表达量较低。

茶同其它植物一样, 有 2 条主要的类胡萝卜素裂解途径, 分别通过类胡萝卜素双加氧酶(CCD)和 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)作用完成<sup>[33]</sup>。CCDs 对直链类胡萝卜素、环化类胡萝卜素和氧化类胡萝卜素等均有催化作用, 其产物主要是芳香类物质、藏花素、独脚金内酯和胡萝卜内脂等<sup>[34]</sup>。NECDs 是控制类胡萝卜素向 ABA 转化的限速酶, 它催化紫黄质或新黄质裂解形成 ABA 前体  $C_{15}$  黄氧素<sup>[5]</sup>。NCED 最早在玉米(*Zea mays*

L.) *vp14* 突变体中分离得到, 该突变体产生的内源 ABA 含量很低, 气孔不能正常关闭, 呈现 ABA 合成缺陷性<sup>[35]</sup>。在拟南芥中鉴定出 9 个 NCED 基因, 其中有 5 个定位在质体中<sup>[36]</sup>。总之类胡萝卜素裂解对植物生长发育以及品质的形成有重要的意义。目前对茶类胡萝卜素裂解途径研究较少, 仅李娜娜<sup>[22]</sup>利用茶转录组数据库, 筛选得到 *NCED1* 和 *NCED2* 基因, 同时研究认为该基因具有相似的表达模式, 在白化叶片和芽中的表达水平显著性低于正常叶色的第一叶和第二叶。

### 3 类胡萝卜素对制茶品质的影响

类胡萝卜素是茶叶重要致香物质的前体物, 是茶叶香气形成的重要来源, 其含量及变化对茶叶品质起着至关重要的作用。其次, 类胡萝卜素是茶叶脂溶性色素的主要组成成分, 在绿茶叶底色泽形成中作用位于第二位<sup>[15]</sup>。另外, 类胡萝卜素是茶叶中一类重要的生物活性物质, 具有抗氧化、增加免疫力、维生素 A 原活性等众多的生理、药理功能<sup>[6]</sup>。因此, 茶叶片中类胡萝卜素对制茶品质有着重要的影响, 同时其也是茶叶中一类重要的生物活性物质。

茶叶片中类胡萝卜素在加工过程中主要通过酶促和非酶促(光、热等)2 种方式氧化降解形成  $\beta$ -紫罗酮、 $\beta$ -大马烯酮、橙花叔醇等茶叶重要香气物质。红茶发酵期间, 儿茶素在多酚氧化酶催化下被氧化成邻醌, 邻醌作用于  $\beta$ -胡萝卜素, 使其氧化降解形成  $\beta$ -紫罗酮、 $\beta$ -大马烯酮和茶螺烯酮等香气物质,  $\beta$ -紫罗酮、 $\beta$ -大马烯酮的阈值低, 具有花果香; 茶螺烯酮具有水果的甜香, 这些香气物质虽然含量甚微, 但却是构成红茶特征性香气的重要成分<sup>[37]</sup>。郑鹏程等<sup>[38]</sup>对湖北红茶特征性香气成分分析发现,  $\beta$ -紫罗酮、 $\beta$ -大马烯酮对湖北红茶整体风味有较大的贡献。相关研究还表明  $\beta$ -胡萝卜素的降解产物可能有助于茶黄素、茶红素的形成, 有利于增进干茶色泽和茶汤的红亮程度<sup>[12]</sup>。绿茶加工过程中主要通过非酶促(光、热等)氧化降解  $\beta$ -胡萝卜素形成  $\beta$ -紫罗酮、二氢猕猴桃内酯、橙花叔醇等主要绿茶香气物质<sup>[39]</sup>。乌龙茶加工过程中通过非酶促(光、热等)氧化降解六氢番茄红素形成橙花叔醇、 $\alpha$ -法尼烯、香叶基丙酮等主要乌龙茶香气物质<sup>[39]</sup>。

不同茶树品种因鲜叶中类胡萝卜素种类、含量不同,加工出来的茶叶香气存在较大差异。刘国峰<sup>[40]</sup>对类胡萝卜素含量较低的‘郁金香’叶片制成绿茶,并与名茶‘六安瓜片’的茶汤香气进行了比较分析,结果表明,‘郁金香’所制绿茶香气总量显著低于‘六安瓜片’,由类胡萝卜素氧化降解形成的 $\beta$ -紫罗酮、橙花叔醇、香叶基丙酮等香气物质在‘郁金香’所制绿茶中含量明显降低。Han等<sup>[41]</sup>研究认为,由类胡萝卜素氧化降解的 $\beta$ -紫罗酮对具有显著花香的‘白桑茶’香气形成有较大贡献,同时发现‘白桑茶’叶片中DXS、DXR、HDS、GPPS等与类胡萝卜素形成相关基因表达量显著高于对照‘福鼎大白茶’,说明‘白桑茶’中类胡萝卜素代谢与‘白桑茶’花香形成有重要相关性。

#### 4 小结与展望

综上所述,针对茶类胡萝卜素已开展了多方面的研究并取得了初步进展,这些将为今后茶类胡萝卜素的研究积累了一定基础,同时也为茶高品质育种提供重要的理论依据。但由于茶的研究时间较短,基础较薄弱,作物背景复杂等原因,在深度和广度上远不及模式植物。因此,在茶类胡萝卜素研究上仍存在诸多不足和亟待突破的难题。

目前茶类胡萝卜素的研究仅停留在描述阶段,且多集中在含量测定、成分分析方面,对茶类胡萝卜素代谢途径的认识仅有大致的轮廓。另外,虽然利用基因组、转录组等手段,筛选了一些与茶类胡萝卜素代谢相关的基因片段,但目前仅有少部分基因得到克隆及功能验证。因此,完善茶胡萝卜素代谢途径及相关基因功能验证将是今后研究的重点。

随着类胡萝卜素调控途径的基因不断从植物中分离出来,其调控的网络也逐渐被完善。Zhang等<sup>[42]</sup>在番茄(*Solanum lycopersicum* L.)成熟果实中过量表达柑橘(*Citrus sinensis* L.)的LCYB基因促进了番茄红素更有效地向 $\beta$ -胡萝卜素转化。Diretto等<sup>[43]</sup>抑制LCYE基因的表达,马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)块茎中 $\beta$ -胡萝卜素和总类胡萝卜素的含量都显著增加。Welsch等<sup>[44]</sup>发现拟南芥AtPSY、AtPDS启动子上存在ATCTA顺式作用元件,该元件被认为是光照调控PSY表达的重要元件。Kazuto等<sup>[45]</sup>研究表明,转录因子PIF5能正向调控MEP途径,在过量表达的细胞中叶绿素

和类胡萝卜素的含量都有所增加。Cunningham等<sup>[46]</sup>认为LCYB和LCYE的底物偏好性对植物体中环化类胡萝卜素的比例有调控作用,因此类胡萝卜素终产物的反馈抑制作用也是类胡萝卜素合成过程中的一种重要调控方式。因此,类胡萝卜素的代谢调控是一个非常复杂的过程,既与植物发育过程有关,也受各种环境因素的影响,是受到转录水平、酶水平、调节基因、质体发育及存贮、反馈、环境因子等多层面的调节过程。相关研究表明,茶类胡萝卜素的代谢受多方面因素的影响,如品种、光照、发育状态和激素等。因此,可以推测茶类胡萝卜素代谢存在多方面的调控,但其调控机理尚不清楚,有待深入研究。

茶是我国重要的叶用经济作物,茶中类胡萝卜素同其它高等植物一样具有多种生理功能,在其正常生命活动中扮演着极其重要的角色。叶片中类胡萝卜素对茶叶的色泽、香气等方面有着重要作用,与制茶品质息息相关,同时类胡萝卜素也是茶叶中一类重要的生物活性成分,具有众多的生理药理功能。因此,对茶中类胡萝卜素的研究具有重要的理论意义和应用前景。同时,随着茶基因组测序完成,生物工程技术在茶树上应用逐渐成熟,茶类胡萝卜素的研究应用将迈上一个崭新的台阶。

#### 参考文献:

- [1] Polívka T, Frank HA. Molecular factors controlling photosynthetic light harvesting by carotenoids [J]. *Accounts Chem Res*, 2010, 43(8): 1125–1134.
- [2] Galasso C, Corinaldesi C, Sansone C. Carotenoids from marine organisms: Biological functions and industrial applications [J]. *Antioxidants*, 2017, 6(4): 96.
- [3] Dall'Osto L, Cazzaniga S, North H, Marion-Poll A, Bassi R. The *Arabidopsis aba4-1* mutant reveals a specific function for neoxanthin in protection against photooxidative stress [J]. *Plant Cell*, 2007, 19(3): 1048–1064.
- [4] Tsuchiya Y, McCourt P, Lohmann JU, Nemhauser J. Strigolactones: a new hormone with a past [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(5): 556–561.
- [5] Nambara E, Marionpoll A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2005, 56(56): 165–185.
- [6] Rao AV, Rao LG. Carotenoids and human health [J]. *Pharmacol Res*, 2007, 55(3): 207–216.
- [7] Sajjadi M, Bathaei Z. Comparative study on the preventive effect of saffron carotenoids, crocin and crocetin, in NMU-

- induced breast cancer in rats [J]. *Cell J*, 2017, 19(1): 94–101.
- [8] 田明, 徐晓云, 范鑫, 潘思轶. 柑橘中主要类胡萝卜素及其生物活性研究进展 [J]. 华中农业大学学报, 2015, 34(5): 138–144.
- Tian M, Xu XY, Fan X, Pan SY. Progress of main categories and biological activity of carotene in citrus [J]. *Journal of Huangzhong Agricultural University*, 2015, 34(5): 138–144.
- [9] Wei CL, Yang H, Wang S, Zhao J, Liu C, et al. Draft genome sequence of *Camellia sinensis* var. *sinensis* provides insights into the evolution of the tea genome and tea quality [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(18): 4151–4158.
- [10] 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.
- Lu C, Shen CW. Research progress of albino tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) [J]. *Journal of Tea Science*, 2016, 36(5): 445–451.
- [11] Feng L, Gao MJ, Hou RY, Hu XY, Zhang L, et al. Determination of quality constituents in the young leaves of albino tea cultivars [J]. *Food Chem*, 2014, 155(11): 98–104.
- [12] 曾晓雄. 茶叶中类胡萝卜素的氧化降解及其与茶叶品质的关系 [J]. 茶叶通讯, 1992(1): 31–33.
- Zeng XX. Carotenoids oxidative degradation and its relationship with tea quality [J]. *Tea Communication*, 1992(1): 31–33.
- [13] 宛晓春, 夏涛. 茶树次生代谢 [M]. 北京: 科学出版社, 2015.
- [14] 王新超, 杨亚军, 陈亮, 姚明哲, 赵丽萍. 天然胡萝卜素开发利用状况和设想 [J]. 广西植物, 2006, 26(3): 334–337.
- Wang XC, Yang YJ, Chen L, Yao MZ, Zhao LP. The exploitation and utilization of natural carotenes in plants [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2006, 26(3): 334–337.
- [15] 宛晓春. 茶叶生物化学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [16] Liu GF, Han ZX, Feng L, Gao LP, Gao MJ, et al. Metabolic flux redirection and transcriptomic reprogramming in the albino tea cultivar 'Yu-jin-xiang' with an emphasis on catechin production [J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 45062.
- [17] Wang XC, Liang C, Ma CL, Yao MZ, Yang YJ. Genotypic variation of beta-carotene and lutein contents in tea germplasms, *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze [J]. *J Food Compos Anal*, 2010, 23(1): 9–14.
- [18] Du YY, Shin S, Wang KR, Lu JL, Liang YR. Effect of temperature on the expression of genes related to the accumulation of chlorophylls and carotenoids in albino tea [J]. *J Pomol Hort Sci*, 2009, 84(3): 365–369.
- [19] 冯琳. 茶树黄化品种的品质化学及黄化机理的分析 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2014.
- [20] Nisar N, Li L, Lu S, Khin NC, Pogson BJ. Carotenoid metabolism in plants [J]. *Mol Plant*, 2015, 8(1): 68–82.
- [21] Ma G, Zhang L, Matsuta A, Matsutani K, Yamawaki K, et al. Enzymatic formation of β-citraurin from β-cryptoxanthin and Zeaxanthin by carotenoid cleavage dioxygenase4 in the flavedo of citrus fruit [J]. *Plant Physiol*, 2013, 163(2): 682–695.
- [22] 李娜娜. 新梢白化茶树生理生化特征及白化分子机理研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [23] 高慧君, 明家琪, 张雅娟, 徐娟. 园艺植物中类胡萝卜素合成与调控的研究进展 [J]. 园艺学报, 2015, 42(9): 1633–1648.
- Gao HJ, Ming JQ, Zhang YJ, Xu J. Regulation of carotenoids biosynthesis in horticultural crops [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(9): 1633–1648.
- [24] 郭亚飞, 王君雅, 郭飞, 倪德江. 茶树1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸合成酶基因 *CsDXS1* 的克隆与表达分析 [J]. 生物技术通报, 2018(1): 144–152.
- Guo YF, Wang JY, Guo F, Ni DJ. Cloning and expression analysis of *CsDXS1* gene encoding 1-Deoxy-D-Xylulose-5-Phosphate synthase in *Camellia sinensis* [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2018(1): 144–152.
- [25] 付建玉. 茶树倍半萜类物质代谢及其对虫害胁迫响应 [D]. 杭州: 中国农业科学院, 2017.
- [26] 蒋正中. 茶树 MEP 途径中 *HDS* 与 *HDR* 基因的 cDNA 全长克隆、功能分析与表达特征研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2013.
- [27] 徐燕. 茶树萜类合成途径关键基因克隆及表达研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2013.
- [28] Cazzonelli CI, Pogson BJ. Source to sink: regulation of carotenoid biosynthesis in plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(5): 266–274.
- [29] Borthakur D, Lu JL, Chen H, Lin C, Du YY, et al. Expression of phytoene synthase (psy) gene and its relation with accumulation of carotenoids in tea *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze [J]. *Afr J Biotechnol*, 2008, 7(4): 434–438.
- [30] 冯琛, 汤浩茹, 江雷雨, 王小蓉, 陈清, 孙勃. 苹果类胡萝卜素研究进展 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 932–939.
- Feng C, Tang HR, Jiang LY, Wang XR, Chen Q, Sun B. Advances in studies on carotenoids in *Malus pumila* [J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(6): 932–939.
- [31] 李娜娜, 邵文韵, 刘畅, 陆建良, 梁月荣. 茶树八氢番茄红素脱氢酶 cDNA 全长克隆与表达分析 [J]. 茶叶, 2014, 40(2): 69–74.
- Li NN, Shao WY, Liu C, Lu JL, Liang YR. Cloning of a full-length cDNA of phytoene desaturase gene in tea plant

- (*Camellia sinensis*) and its expression [J]. *Journal of Tea*, 2014, 40(2): 69–74.
- [32] 韦朝领, 江昌俊, 陶汉之, 宛晓春. 茶树紫黄素脱环氧化酶基因的体外定点突变及其突变体的表达和活性鉴定[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2004, 20(1): 73–78.
- Wei CL, Jiang CJ, Tao HZ, Wan XC. Site-directed mutation of violaxanthin de-epoxidase from tea plant (*Camellia sinensis*) in vitro and expression, bio-activity assay of the mutants[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2004, 20(1): 73–78.
- [33] Ruizsola MÁ, Rodríguez-concepción M. Carotenoid biosynthesis in *Arabidopsis*: a colorful pathway [J]. *Arabidopsis Book*, 2012, 10: e0158.
- [34] Vallabhaneni R, Bradbury LMT, Wurtzel ET. The carotenoid dioxygenase gene family in maize, sorghum, and rice[J]. *Arch Biochem Biophys*, 2010, 504(1): 104–111.
- [35] Schwartz SH, Tan BC, Gage DA, Zeevaart JA, Mccarty DR. Specific oxidative cleavage of carotenoids by VP14 of maize[J]. *Science*, 1997, 276(5320): 1872–1874.
- [36] Thompson AJ, Thorne ET, Burbidge A, Jackson AC, Sharp RE, Taylor IB. Complementation of *notabilis*, an abscisic acid-deficient mutant of tomato: importance of sequence context and utility of partial complementation [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 27(4): 459–471.
- [37] 刘飞, 王云, 张厅, 唐晓波, 王小萍, 等. 红茶加工过程香气变化研究进展[J]. 茶叶科学, 2018, 38(1): 9–19.
- Liu F, Wang Y, Zhang T, Tang XB, Wang XP, et al. Review on aroma change during black tea processing [J]. *Journal of Tea Science*, 2018, 38(1): 9–19.
- [38] 郑鹏程, 刘盼盼, 龚自明, 王胜鹏, 王雪萍, 等. 湖北红茶特征性香气成分分析 [J]. 茶叶科学, 2017, 37(5): 465–475.
- Zheng PC, Liu PP, Gong ZM, Wang SP, Wang XP, et al. Analysis of characteristic aroma components of Hubei black tea [J]. *Journal of Tea Science*, 2017, 37(5): 465–475.
- [39] Ho CT, Zheng X, Li S. Tea aroma formation [J]. *Food Sci Hum Welln*, 2015, 4(1): 9–27.
- [40] 刘国峰. 茶树黄化与正常叶中儿茶素的代谢调控及芳樟醇生物合成[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2017.
- [41] Han ZX, Rana MM, Liu GF, Gao MJ, Li DX, et al. Green tea flavour determinants and their changes over manufacturing processes [J]. *Food Chem*, 2016, 212: 739–748.
- [42] Zhang JC, Zhou WJ, Qiang XU, Tao NG, Jun L, et al. Two lycopene  $\beta$ -cyclases genes from sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck) encode enzymes with different functional efficiency during the conversion of lycopene to provitamin A [J]. *J Integr Agr*, 2013, 12(10): 1731–1747.
- [43] Diretto G, Tavazza R, Welsch R, Pizzichini D, Mourgués F, et al. Metabolic engineering of potato tuber carotenoids through tuber-specific silencing of lycopene epsilon cyclase [J]. *BMC Plant Biol*, 2006, 6(3): 1–11.
- [44] Welsch R, Medina J, Giuliano G, Beyer P, von Lintig J. Structural and functional characterization of the phytoene synthase promoter from *Arabidopsis thaliana* [J]. *Planta*, 2003, 216: 523–534.
- [45] Kazuto M, Takuro M, Seiji T, Yuta Y, Masanori T, et al. Coordinated transcriptional regulation of isopentenyl diphosphate biosynthetic pathway enzymes in plastids by phytochrome-interacting factor 5 [J]. *Biochem Bioph Res Co*, 2014, 443: 768–774.
- [46] Cunningham FX. Regulation of carotenoid synthesis and accumulation in plants [J]. *Pure Appl Chem*, 2002, 74: 1409–1417.

(责任编辑:周媛)