

蓝莓果实花色苷生物合成及其调控途径

杨艳, 陈强, 涂佳乐, 桂良仙, 肖家欣*

(安徽师范大学生命科学学院, 安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室, 安徽芜湖 241100)

摘要 蓝莓浆果因富含花色苷而呈现蓝色或红色, 具有较高的食用保健价值与商品价值, 近几年受到广泛关注。从花色苷的结构与性质、花色苷生物合成的结构基因与调控基因以及光照调控花色苷生物合成机制等方面进行了综述, 最后展望了蓝莓花色苷合成及其调控研究。

关键词 蓝莓; 花色苷; 结构基因; 调控基因; 光照调控

中图分类号 S663 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)04-0008-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.04.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

The Pathways of Anthocyanin Biosynthesis and Its Regulation in Blueberry Fruits

YANG Yan, CHEN Qiang, TU Jia-le et al (Key Laboratory for the Conservation and Utilization of Important Biological Resources, College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241100)

Abstract Blueberry fruits are rich in anthocyanins and present blue or red. Due to the high value of food, health care and commerce, blueberry fruits have been attracted wide attention in recent years. In this research, we reviewed the structure and properties of anthocyanins, the structure genes and its regulatory genes of anthocyanins biosynthesis and the mechanism of light-control anthocyanins biosynthesis and so on. Furthermore, we prospected future research on the anthocyanins biosynthesis and its regulation in blueberry.

Key words Blueberry; Anthocyanin; Structural gene; Regulatory gene; Light-control

果实花色苷 (anthocyanins) (又名花青苷) 积累的种数、多少和分布状况与果品色泽的表现密切相关, 而果品色泽不仅是评价果品质量和商品性的重要指标, 还直接影响到果品的商品价值和市场竞争能力。蓝莓 (*Vaccinium* spp.) (又名越橘) 为杜鹃花科 (Ericaceae) 越橘属 (*Vaccinium*) 植物, 因其浆果富含花色苷 (anthocyanin) 而显蓝色或红色。蓝莓不仅色泽鲜艳、可食率高 (近 100%), 还具有广泛的医疗保健功能, 如抗氧化、延缓衰老、改善记忆力、预防癌症和心脑血管疾病、保护视力等^[1-4]。蓝莓具有较高的食用保健价值与商品价值, 因此不仅深受消费者青睐, 近几年来还受到研究者的广泛关注。

1 花色苷的结构与性质

花色苷是由花色素 (anthocyanidin) (又名花青素) 与糖以糖苷键结合形成。花色素是一类天然的水溶性色素, 属于黄酮类物质。花色素是 3, 5, 7-三羟基-2-苯基苯并吡喃的衍生物, 基本碳骨架为 C₆-C₃-C₆ (图 1)^[5]。目前已知花色素有 20 多种, 其中常见的花色素有 6 种, 分别为天竺葵色素 (pelargonidin)、芍药色素 (peonidin)、矢车菊色素 (cyanidin)、牵牛花色素 (petunidin)、锦葵色素 (malvidin) 和飞燕草色素 (delphinidin)^[6-7]。花色素基本结构中 B 环 R₁、R₂ 和 R₃ 碳位上会因取代基的不同而形成不同的花色素, 各取代基的结构信息如表 1 所示。

游离的花色素不稳定, 在植物体内花色素通常会经过糖基化等修饰形成各种花色苷, 使植物呈现各种颜色。冯贵涛 (2016) 鉴定并确认兔眼蓝莓“圆蓝”果实含有 18 个单体花

色素, 大多数以花色苷形式存在, 其中锦葵类占花色素总量 36.93%, 其次是矢车菊类占总量 26.76%、飞燕草占总量 16.69%, 单体花色素含量最高的为锦葵-3-葡萄糖苷 15.86%。

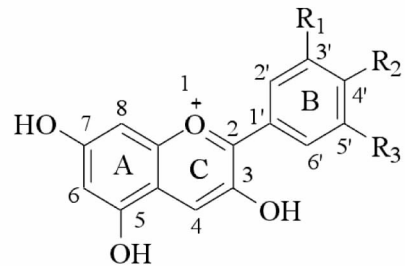


图 1 花色素的基本结构

Fig.1 Basic structure of anthocyanidins

表 1 6 种常见花色素碳位取代基信息比较

Table 1 Comparison of carbon substituents information of six common anthocyanidins

花色素种类 Anthocyanidin species	取代基 Substituents		
	R ₁	R ₂	R ₃
天竺葵色素 Pelargonidin	H	OH	H
芍药色素 Peonidin	OCH ₃	OH	H
矢车菊色素 Cyanidin	OH	OH	H
牵牛花色素 Petunidin	OCH ₃	OH	OH
锦葵色素 Malvidin	OCH ₃	OH	OCH ₃
飞燕草色素 Delphinidin	OH	OH	OH

2 花色苷的生物合成及其调控

花色苷生物合成及调控是自身遗传背景和外界环境因子通过复杂的调控网络共同作用完成的。从自身遗传背景方面分析, 花色苷的生物合成主要受 2 类基因控制, 一类是编码合成途径中相关酶的结构基因, 另一类是对结构基

基金项目 安徽省高等学校自然科学研究项目 (KJ2016SD24)。

作者简介 杨艳 (1992—), 女, 安徽合肥人, 硕士研究生, 研究方向: 植物生理。* 通信作者, 教授, 博士, 硕士生导师, 从事植物生理研究。

收稿日期 2018-10-10

因表达起调控作用的转录因子基因^[8](图2)。

2.1 花色苷生物合成的结构基因 花色苷通过莽草酸途径合成,其代谢途径已经比较明晰(图2)。大概分为3个阶段,第一阶段是苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、肉桂酸-4-羟化酶(cinnamate-4-hydroxylase, C4H)和香豆酰辅酶A连接酶(4-coumaroyl CoA-ligase, 4CL)的作用下生成香豆酰辅酶A(4-coumaroyl-CoA)^[9]。第二阶段是由香豆酰辅酶A到二氢黄酮醇(dihydroflavonol),一分子的香豆酰辅酶A和3分子的丙二酰辅酶A(malonyl-CoA)经过查尔酮合酶(chalcone synthase, CHS)催化形成了查尔酮(chalcone),查尔酮接着在查尔酮异构酶

(chalcone isomerase, CHI)的催化下生成柚皮素(naringenin),然后柚皮素又在黄烷酮-3-羟化酶(flavanone 3-hydroxylase, F3H)、类黄酮-3'-羟化酶(flavonoid 3'-hydroxylase, F3'H)、类黄酮-3'5'-羟化酶(flavonoid 3'5'-hydroxylase, F3'5'H)的作用下生成多种二氢黄酮醇^[10]。第三阶段就是各种花色苷的合成阶段,二氢黄酮醇在二氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol-reductase, DFR)的催化下生成了各种无色的花色苷,然后在花白素双加氧酶(leucoanthocyanidin dioxygenase, LDOX)和尿苷二磷酸葡萄糖类黄酮3-O-葡萄糖基转移酶(UDP-glucose flavonoid 3-O-glucosyltransferase, UFGT)作用下将无色花色苷转化为有色花色苷。

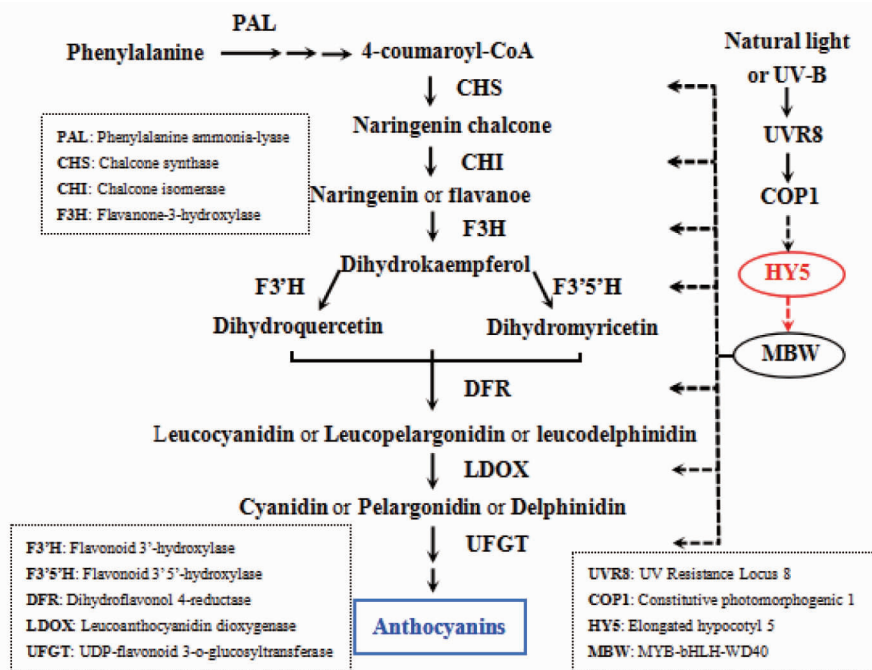


图2 花色苷生物合成途径及其调控概略图

Fig.2 The schematic diagram of biosynthesis pathway of anthocyanin and its regulation

涉及花色苷合成的结构基因有早期生物合成基因即上游基因,如 *CHS* (查尔酮合酶)、*CHI* (查尔酮异构酶) 和 *F3H* (黄烷酮-3-羟化酶) 等,还有晚期生物合成基因即下游基因,如 *F3'H* (类黄酮-3'-羟化酶)、*F3'5'H* (类黄酮-3',5'-羟化酶)、*DFR* (二氢黄酮醇还原酶)、*LDOX/ANS* (花白素双加氧酶或花色苷合成酶) 和 *UFGT* (类黄酮-O-糖基转移酶) 等。不同结构基因在花色苷积累中的作用强弱不同。如 *ANS* 和 *UFGT* 是红皮梨花色苷合成的决定基因,它们的表达差异导致东方梨和西洋梨果皮着色的不同^[11]; *CHS* 和 *UFGT* 是成熟期花色苷积累型红肉桃种质的关键基因^[12]; *LDOX* 和 *UFGT* 是调节红肉猕猴桃^[13-14] 和蓝莓^[15] 花色苷积累的关键基因;而 *DFR* 是血橙花色苷积累的重要基因^[16];遮光处理通过改变 *F3'H* 与 *F3'5'H* 的转录水平,降低了葡萄花色苷含量并改变了其组成^[17]。抑制结构基因表达可阻碍花色苷的积累。如 Liu 等^[13] 利用 VIGS (virus-induced gene silencing) 技术使 *UFGT* 沉默,发现红肉猕猴桃红色延迟且花色苷含量下降;应用 RNAi (RNA interfer-

ence) 技术干涉 *F3H* 和 *UFGT* 基因表达,检测到草莓花色苷水平大幅减少。

2.2 花色苷生物合成的调节基因 花色苷生物合成基因除了结构基因外,还有一类可调控花色苷合成的调节基因。调节基因是在转录水平上,对结构基因的表达进行调控,花色苷中的调节基因一般是转录因子。调控花色苷合成的转录因子主要分为3类:MYB 家族、bHLH 家族和 WD40 重复蛋白^[18]。但研究表明,调控结构基因的转录从来不是单个转录因子作用的结果,花色苷的合成通常会受1个大的转录因子复合体的调控^[19]。MYB、bHLH 和 WD40 蛋白相互作用形成一个大的转录复合体 MYB-bHLH-WD40 (MBW) (图2)。转录因子是一类 DNA 结合蛋白,能够与结构基因启动子中含有的能被识别的顺式作用元件发生特异性结合,单独或协同调节花色苷生物合成途径中1个或多个结构基因的表达,从而有效控制花色苷的合成^[20]。如 Yao 等^[21] 研究发现转录因子 *MYB114* 与 *bHLH3* 共同调节红皮梨花色苷的合成;类似地,MYB10.1、MBW 复合体和 MYBPA1 类型

的 MYB 转录因子分别参与了甜樱桃^[22]、血橙^[16]和蓝莓^[23]的花色素苷合成;MYB10 在光诱导草莓^[24]、红肉苹果^[25-26]花色素苷合成中担负着重要的调节作用;套袋处理能引起苹果表观遗传变化,使绿皮转变为红皮,主要与去袋后 MYBs 受光激活促进花色素苷积累有关^[27]。转录因子除了正向调控花色素苷积累外,还存在负向调控方式。如 MYB1、MYB4 和 MYB16 分别负向调控草莓^[28]、葡萄^[29]和苹果^[30]的花色素苷合成。转录因子的功能可以在烟草等模式植物中得到间接验证。如 MYB114 和 MYB10 共转化到烟草或草莓后可引起转基因植株花色素苷含量明显升高^[21];红皮桃 MYB10.1^[31]、苹果 MYB1 和 bHLH3^[32]分别转入烟草中表达后,发现烟草花色素苷积累明显升高。

2.3 光照调节花色素苷生物合成机制 花色素苷生物合成除受自身遗传背景的调控外,还受外界环境因子的影响。光照是影响果实花色素苷合成最重要的环境因子。一方面,光照可通过影响光合作用促进糖、苯丙氨酸等花色素苷前体物质的合成;另一方面,光照可通过光信号转导途径调控花色素苷生物合成的结构基因和相关转录因子的表达,进而促进花色素苷的积累^[8]。植物对光信号的响应是复杂而精细的,目前已知与花色素苷合成有关的光受体有感受红光/远红光的光敏色素、感受蓝光和 UV-A 的隐花色素和向光素、感受 UV-B 的 UVR8 受体(UV Resistance Locus 8)^[33]。将光信号与花色素苷合成直接联系起来的是光形态建成调控因子 HY5 和 COP1(Constitutive photomorphogenic 1)。在拟南芥和茄子上的相关研究显示,光照条件下,光受体与 COP1 相互作用,抑制 COP1 的负向调控功能,下游转录因子 HY5 就可以通过 MYB 激活花色素苷合成基因,从而促进花色素苷的积累(图 2);黑暗条件下,COP1 泛素化降解 HY5,抑制花色素苷的积累^[34-36];HY5 还可以通过抑制花色素苷负向调控因子 MYB2 表达,提高 MBW 复合体的稳定性,进而促进花色素苷后期合成基因表达,引起花色素苷积累^[37]。杨俊枫等^[38]发现 UV 可能通过诱导 PAL 和 UFGT 的转录激活促进北高丛蓝莓“北陆”果实花色素苷的积累。

在果树生产实践中,一方面可以通过套袋、叶幕管理、架遮阳网和地面遮阴等措施,适当降低光照强度,改变光质成分,防止果实日灼,使果实着色均匀;另一方面,可以通过铺反光膜和补光,适当延长光照时间,提高光照强度,增加花色素苷积累,促进果实着色。生产上经常采用果实套袋等栽培技术改进果实的着色,其依据是不同光质、光强及光照时间会对果实花色素苷的积累产生不同的影响。如冀晓昊等^[39]研究发现,不同颜色果袋对葡萄花色素苷积累产生差异,其调控路径可能是通过影响转录因子 HY5 的表达,进而调控转录因子 MYB1 和结构基因如 CHS、LDOX 和 UFGT 等的表达来实现的。类似地,不同红皮梨受光着色差异不仅与 MYB10、bHLH33 及 WD40 的不同调控方式有关,还与 HY5、COP1 等调控因子的参与有关^[40]。可见,光照对果实花色素苷合成的调控机制也是复杂的。

当然,除了光照,还有温度与激素等内外因子均会对蓝

莓果实花色素苷的合成与积累产生较大影响。内源激素主要是通过调节花色素苷合成途径中的结构基因或转录因子的表达^[41],或者通过诱导糖类物质的合成^[42]进而影响花色素苷的积累。花色素苷生物合成过程中所涉及的各种酶类活性受到温度的高低变化的影响,温度过高或过低都会抑制相关酶类活性进而抑制花色素苷的合成^[43-44]。

3 展望

目前,我国蓝莓产业及相关研究正处于上升时期,研究蓝莓花色素苷生物合成及其调控机制,有利于果实色泽育种及提高果实品质,是蓝莓产业化进程中很重要的应用基础研究课题。虽然果实花色素苷合成及调控机制在苹果、葡萄和梨等大宗水果中的研究相对较多,但在蓝莓这种富含花色素苷的特色浆果中的相关研究还相对滞后。栽培上蓝莓种类品种较多,不同种类品种蓝莓果实花色素苷生物合成中,哪些结构基因起到关键的调控作用;不同蓝莓种类品种间有何差异;进一步,关键结构基因的表达又受哪些关键调节基因(转录因子)的调控;光照等内外因子在调控蓝莓果实花色素苷的合成的内在机制也还需要进一步揭示,以及在栽培生产实际中,可采用哪些措施有利于蓝莓果实花色素苷的合成与积累,进而提高果实品质等等,都还需要进一步去探索与实践。

随着组学研究的不断深入,蓝莓花色素苷的合成以及调控机理将会逐渐清晰,这将有利于更好地开发利用花色素苷,推动蓝莓产业的可持续发展。

参考文献

- [1] CZANK C, CASSIDY A, ZHANG Q Z, et al. Human metabolism and elimination of the anthocyanin, cyanidin-3-glucoside; A ¹³C-tracer study [J]. American journal of clinical nutrition, 2013, 97(5): 995-1003.
- [2] XU W, ZHOU Q, YAO Y, et al. Inhibitory effect of Gardenblue blueberry (*Vaccinium ashei* Reade) anthocyanin extracts on lipopolysaccharide-stimulated inflammatory response in RAW 264.7 cells [J]. Journal of Zhejiang University-SCIENCE B, 2016, 17(6): 425-436.
- [3] ZHOU F, ZHAO H F, ZHANG B L, et al. Blueberry anthocyanin induces apoptosis in HepG-2 cells and the mechanism of the process [J]. European food research technology, 2017, 244(2): 301-311.
- [4] LI X N, LIU H Y, LV L Z, et al. Antioxidant activity of blueberry anthocyanin extracts and their protective effects against acrylamide-induced toxicity in HepG2 cells [J]. International journal of food science and technology, 2018, 53(1): 147-155.
- [5] 孙磊. 基于转录组测序对刺葡萄果皮花色素苷积累相关基因的表达分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2016.
- [6] TANAKA Y, SASAKI N, OHMIYA A. Biosynthesis of plant pigments: Anthocyanins, betalains and carotenoids [J]. The plant journal, 2008, 54(4): 733-749.
- [7] 李金星, 胡志和. 蓝莓花青素的研究进展 [J]. 核农学报, 2013, 27(6): 817-822.
- [8] JAAKOLA L. New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits [J]. Trends in plant science, 2013, 18(9): 477-483.
- [9] 贾赵东, 马佩勇, 边小峰, 等. 植物花青素合成代谢途径及其分子调控 [J]. 西北植物学报, 2014, 34(7): 1496-1506.
- [10] 宫斌, 薛静, 张晓东. 植物花青素合成途径中的调控基因研究进展 [J]. 生物技术进展, 2011, 1(6): 381-390.
- [11] YANG Y N, YAO G F, ZHENG D M, et al. Expression differences of anthocyanin biosynthesis genes reveal regulation patterns for red pear coloration [J]. Plant cell reports, 2015, 34(2): 189-198.
- [12] 丁体玉, 曹珂, 方伟超, 等. 红肉桃两类花色素苷积累模式与相关基因表达差异 [J]. 中国农业科学, 2017, 50(13): 2553-2563.
- [13] LIU Y F, ZHOU B, QI Y W, et al. Biochemical and functional characterization of AcUFGT3a, a galactosyltransferase involved in anthocyanin biosynthesis in the red-fleshed kiwifruit (*Actinidia chinensis*) [J]. Physiologia plantarum, 2018, 162(4): 409-426.

- [14] LI Y K, FANG J B, QI X J, et al. A key structural gene, *AaLDOX*, is involved in anthocyanin biosynthesis in all red-fleshed kiwifruit (*Actinidia arguta*) based on transcriptome analysis [J]. *Gene*, 2018, 648: 31–41.
- [15] GUPTA V, ESTRADA A D, BLAKLEY I, et al. RNA-Seq analysis and annotation of a draft blueberry genome assembly identifies candidate genes involved in fruit ripening, biosynthesis of bioactive compounds, and stage-specific alternative splicing [J]. *Giga science*, 2015, 4(1): 1–22.
- [16] WANG J H, LIU J J, CHEN K L, et al. Anthocyanin biosynthesis regulation in the fruit of *Citrus sinensis* cv. tarocco [J]. *plant molecular biology reporter*, 2016, 34(6): 1043–1055.
- [17] GUAN L, DAI Z W, WU B H, et al. Anthocyanin biosynthesis is differentially regulated by light in the skin and flesh of white-fleshed and teinturier grape berries [J]. *Planta*, 2016, 243(1): 23–41.
- [18] CZEMMEL S, HEPPEL S C, BOGS J. R2R3 MYB transcription factors: Key regulators of the flavonoid biosynthetic pathway in grapevine [J]. *Protoplasma*, 2012, 249(S2): 109–118.
- [19] KOES R, VERWEIJ W, QUATTROCCHIO F. Flavonoids: A colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways [J]. *Trends in plant science*, 2005, 10(5): 236–242.
- [20] 石晓芳. 甘薯花青素合成途径基因表达差异的研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- [21] YAO G F, MING M L, ALLAN A C, et al. Map-based cloning of the pear gene *MYB114* identifies an interaction with other transcription factors to coordinately regulate fruit anthocyanin biosynthesis [J]. *The plant journal*, 2017, 92(3): 437–451.
- [22] JIN W M, WANG H, LI M F, et al. The R2R3 MYB transcription factor *PawMYB10.1* involves in anthocyanin biosynthesis and determines fruit skin colour in sweet cherry (*Prunus avium* L.) [J]. *Plant biotechnology journal*, 2016, 14(11): 2120–2133.
- [23] PRIMETTA A K, KARPPINEN K, RIIHINEN K R, et al. Metabolic and molecular analyses of white mutant *Vaccinium* berries show down-regulation of MYBPA1-type R2R3 MYB regulatory factor [J]. *Planta*, 2015, 242(3): 631–643.
- [24] KADOMURA-ISHIKAWA Y, MIYAWAKI K, TAKAHASHI A, et al. Light and abscisic acid independently regulated *FaMYB10* in *Fragaria x ananassa* fruit [J]. *Planta*, 2015, 241(4): 953–965.
- [25] WANG X Q, WEI Z W, MA F W. The effects of fruit bagging on levels of phenolic compounds and expression by anthocyanin biosynthetic and regulatory genes in red-fleshed apples [J]. *Process biochemistry*, 2015, 50(11): 1774–1782.
- [26] WANG N, ZHANG Z Y, JIANG S H, et al. Synergistic effects of light and temperature on anthocyanin biosynthesis in callus cultures of red-fleshed apple (*Malus sieversii* f. *niedzwetzkyana*) [J]. *Plant cell, tissue and organ culture*, 2016, 127(1): 217–227.
- [27] BAI S L, TUAN P A, SAITO T, et al. Epigenetic regulation of *MdMYB1* is associated with paper bagging-induced red pigmentation of apples [J]. *Planta*, 2016, 244(3): 573–586.
- [28] KADOMURA-ISHIKAWA Y, MIYAWAKI K, TAKAHASHI A, et al. RNAi-mediated silencing and overexpression of the *FaMYB1* gene and its effect on anthocyanin accumulation in strawberry fruit [J]. *Biologia plantarum*, 2015, 59(4): 677–685.
- [29] PÉREZ-DÍAZ J R, PÉREZ-DÍAZ J, MADRID-ESPINOZA J, et al. New member of the R2R3-MYB transcription factors family in grapevine suppresses the anthocyanin accumulation in the flowers of transgenic tobacco [J]. *Plant molecular biology*, 2016, 90(1/2): 63–76.
- [30] XU H F, WANG N, LIU J X, et al. The molecular mechanism underlying anthocyanin metabolism in apple using the *MdMYB16* and *MdbHLH33* genes [J]. *Plant molecular biology*, 2017, 94(1/2): 149–165.
- [31] TUAN P A, BAI S L, YAEGAKI H, et al. The crucial role of *PpMYB10.1* in anthocyanin accumulation in peach and relationships between its allelic type and skin color phenotype [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 1–14.
- [32] XIE X B, ZHAO J, HAO Y J, et al. The ectopic expression of apple *MYB1* and *bHLH3* differentially activates anthocyanin biosynthesis in tobacco [J]. *Plant cell tissue organ culture*, 2017, 131(1): 183–194.
- [33] WU D, HU Q, YAN Z, et al. Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8 [J]. *Nature*, 2012, 484(7393): 214–219.
- [34] JIANG M M, REN L, LIAN H L, et al. Novel insight into the mechanism underlying light-controlled anthocyanin accumulation in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. *Plant science*, 2016, 249: 46–58.
- [35] LI J, REN L, GAO Z, et al. Combined transcriptomic and proteomic analysis constructs a new model for light-induced anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. *Plant cell and environment*, 2017, 40(12): 3069–3087.
- [36] GANGAPPA S N, BOTTO J F. The multifaceted roles of HY5 in plant growth and development [J]. *Molecular plant*, 2016, 9(10): 1353–1365.
- [37] WANG Y L, WANG Y Q, SONG Z Q, et al. Repression of *MYB12* by both microRNA858a and HY5 leads to the activation of anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis* [J]. *Molecular plant*, 2016c, 9(10): 1395–1405.
- [38] 杨俊枫, 史文君, 杨乐, 等. 紫外光对“北陆”越橘转色果花青苷积累、关键酶活性及其基因表达的影响 [J]. *园艺学报*, 2016, 43(4): 663–673.
- [39] 冀晓昊, 王海波, 张克坤, 等. 不同颜色果袋对葡萄花青苷合成的调控 [J]. *中国农业科学*, 2016, 49(22): 4460–4468.
- [40] ZHU Y F, SU J, YAO G F, et al. Different light-response patterns of coloration and related gene expression in red pears (*Pyrus* L.) [J]. *Scientia horticulturae*, 2018, 229: 240–251.
- [41] 孙彬妹. 茶树 MYB 转录因子 CsAN1 调控花青素的作用机制研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [42] 李艳芳, 聂佩显, 张鹤华, 等. 蓝莓果实花青苷积累与内源激素含量动态变化 [J]. *北京林业大学学报*, 2017, 39(2): 64–71.
- [43] REAY P F, LANCASTER J E. Accumulation of anthocyanins and quercetin glycosides in ‘Gala’ and ‘Royal Gala’ apple fruit skin with UV-B-visible irradiation: Modifying effects of fruit maturity, fruit side, and temperature [J]. *Scientia horticulturae*, 2001, 90(1/2): 57–68.
- [44] MORI K, SUGAYA S, GEMMA H. Decreased anthocyanin biosynthesis in grape berries grown under elevated night temperature condition [J]. *Scientia horticulturae*, 2005, 105(3): 319–330.

(上接第7页)

- [20] 刘庆, 陈利根, 舒帮荣, 等. 长株潭城市群土地生态安全动态评价研究 [J]. *长江流域资源与环境*, 2010, 19(10): 1192–1197.
- [21] 荣慧芳, 张乐勤, 严超. 基于熵权物元模型的皖江城市带土地生态安全评价 [J]. *水土保持研究*, 2015, 22(3): 230–235.
- [22] 李玲, 侯淑涛, 赵悦, 等. 基于 P-S-R 模型的河南省土地生态安全评价及预测 [J]. *水土保持研究*, 2014, 21(1): 188–192.
- [23] 王鹏, 祝福民, 邓育武, 等. 基于主成分分析的衡阳市土地生态安全评价 [J]. *经济地理*, 2015, 35(1): 168–172.
- [24] 王丽霞, 邹长新, 王燕, 等. 基于 GIS 识别生态保护红线边界的方法: 以北京市昌平区为例 [J]. *生态学报*, 2017, 37(18): 6176–6185.
- [25] 余健, 房莉, 仓定帮, 等. 熵权模糊物元模型在土地生态安全评价中的应用 [J]. *农业工程学报*, 2012, 28(5): 260–266.
- [26] 李恩宽, 梁川. 基于熵权的物元分析法在水环境质量评价中的应用 [J]. *云南水力发电*, 2005, 21(4): 6–7.
- [27] 余立斌. 基于熵权的物元分析法在底泥污染评价中的应用 [J]. *环境研究与监测*, 2017, 30(3): 52–55.
- [28] 曹静茹, 王楠楠, 秦浩. 基于熵权的模糊物元构建公路轴辐式网络: 以安徽省为例 [J]. *物流工程与管理*, 2017, 39(4): 87–90.
- [29] 陈维鹏, 敖志刚, 屠义强, 等. 基于熵权模糊物元分析法的导弹阵地指挥系统生存能力评估分析 [J]. *兵器装备工程学报*, 2016, 37(5): 89–92.
- [30] 蔡文. 物元模型及其应用 [M]. 北京: 科学技术文献出版社, 1994.
- [31] 涂小松, 濮励杰, 朱明. 基于可拓学和协调性分析的区域土地综合质量评价 [J]. *农业工程学报*, 2008, 24(11): 57–62.
- [32] 黄辉玲, 罗文斌, 吴次芳, 等. 基于物元分析的土地生态安全评价 [J]. *农业工程学报*, 2010, 26(3): 316–322.
- [33] 刘雯波, 郑华伟, 刘友兆. 基于物元模型的苏南地区土地生态安全评价 [J]. *水土保持通报*, 2013, 33(6): 175–180.
- [34] 李秀霞, 张希. 基于熵权法的城市化进程中土地生态安全研究 [J]. *干旱区资源与环境*, 2011, 25(9): 13–17.
- [35] 马红莉, 盖艾鸿. 基于熵权物元模型的青海省土地生态安全评价 [J]. *中国农学通报*, 2014, 30(2): 208–214.