

植物花青素生物合成与调控研究进展

梁立军^{1,2,3} 杨祎辰⁴ 王二欢⁴ 邢丙聪^{1,3} 梁宗锁^{1,5*}

(1.中国科学院 教育部 水土保持与生态环境研究中心 陕西杨凌 712100; 2.浙江农林大学风景园林与建筑学院 浙江杭州 311300; 3.中国科学院大学 北京 100049; 4.步长制药有限公司 陕西西安 712100; 5.浙江理工大学生命科技学院 浙江杭州 310018)

摘要 花青素是植物体内非常重要的一类次生代谢物,有很强的药理活性。花青素在医药保健、药用植物开发等方面具有重要的研究价值和潜力。目前研究者基本探明了花青素生物合成途径和分子调控机制,但还没有完全掌握花青素合成的整个网络体系,还需要继续加强对花青素生物合成与调控的研究。因此,对植物花青素生物合成途径、反应酶、结构基因、调控基因及转录因子进行综述,旨在为花青素类植物品种改良和开发提供理论支持。

关键词 花青素; 生物合成; 调控

中图分类号 Q943 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2018)21-0018-07

Research Progress on Biosynthesis and Regulation of Plant Anthocyanin

LIANG Li-jun^{1,2,3}, YANG Yi-chen⁴, WANG Er-huan⁴ et al (1. Research Centre of Soil and Water Conservation & Eco-environment, Chinese Academy of Sciences and Education Ministry, Yangling, Shaanxi 712100; 2. College of Landscape Architecture Zhejiang Agriculture & Forestry University, Hangzhou, Zhejiang 311300; 3. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; 4. Buchang Pharmaceuticals Co., Ltd., Xi'an, Shaanxi 712100)

Abstract Plant anthocyanin was a group of important second plant metabolites with potent pharmacological activity. Anthocyanin has important research value and application potential in health care and development of medicinal plants etc. The basic anthocyanin biosynthesis pathways and molecular regulation mechanism were found out by researchers, but the system of whole anthocyanin synthesis network was not grasped fully at present. The study of anthocyanin biosynthesis and regulation should be strengthened continually. The biosynthesis and regulation of plant anthocyanin including biosynthesis pathway, enzyme, structure genes, regulation genes and transcript factors was reviewed in order to provide theoretical support for the improvement and development of plant which was rich in anthocyanin.

Key words Anthocyanin; Biosynthesis; Regulation

植物的叶、花、果实、种子、茎干表皮等器官或组织呈现出来的色彩是由于植物体中存在不同的色素物质决定的,这些色素物质主要包括类黄酮、类胡萝卜素、甜菜素和叶绿素等,其中花青素是类黄酮色素中最丰富的一类,属于水溶性色素,大量地存在于植物的液泡中,决定大部分植物的颜色。植物体内的花青素常与各种单糖结合形成糖苷,也

称为花青素苷。植物中主要存在6种常见的花青素苷:天竺葵素(pelargonidin)、矢车菊素(cyanidin)、飞燕草素(delphinidin)、芍药素(peonidin)、矮牵牛素(petunidin)和锦葵素(malvidin),其中芍药素是由矢车菊素甲基化形成的,矮牵牛素和锦葵素是由飞燕草素再不同程度的甲基化形成的^[1](图1)。

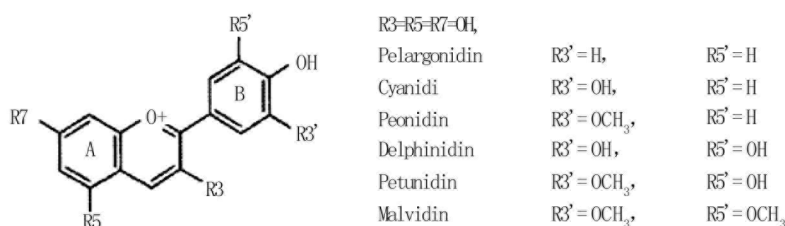


图1 花青素苷的结构及植物中6种常见的花青素苷^[1]

Fig.1 Structure of anthocyanins and six major anthocyanins in plant

1 花青素的生物合成途径

植物花青素是黄酮类化合物的一个亚类,其生物合成途径的研究较为成熟。花青素是在细胞质中进行,从苯丙氨酸开始,经过一系列酶促反应合成,再经过不同的糖基、甲基、酰基等转移酶的修饰后被转运储存在液泡中^[2]。花青素生物合成途径可以分为3个阶段(图2):第一阶段为苯丙氨酸(Phenylalanine)和乙酸(Acetic acid)经过一系列转化合成花

青素的直接前体 p-香豆酰辅酶 A(p-coumaroyl-CoA) 和丙二酰辅酶 A(Malonyl-CoA); 第二阶段为类黄酮代谢,是从 p-香豆酰辅酶 A 和丙二酰辅酶 A 开始,直到形成二氢黄酮醇; 第三阶段为花青素的生成,即二氢黄酮醇经过二氢黄酮醇 4-还原酶(dihydroflavonol-4-reductase, DFR) 催化生成无色花色素,再经过花色素合成与转化等酶的催化形成有色的花色素^[3]。

在第一阶段中,苯丙氨酸经过苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL) 脱氨形成肉桂酸(trans-cinnamic acid),肉桂酸被肉桂酸 4-羟化酶(cinnamic acid 4-hydroxylase, C₄H) 羟化生成 p-香豆酸(p-coumaric acid, 4-香豆酸),

基金项目 国家科技部科技支撑项目(2015BAC01B03)。

作者简介 梁立军(1972—),男,陕西西安人,副教授,硕士,从事植物资源开发与利用研究。* 通讯作者,教授,博士,从事植物资源开发与利用研究。

收稿日期 2018-04-08

p-香豆酸在 4-香豆酸辅酶 A 连接酶(4-coumaric acid: CoA ligase *ACL*) 催化下生成 *p*-香豆酰辅酶 A; 乙酸在乙酰辅酶 A 连接酶(acetyl-CoA ligase, *ACL*) 和乙酰辅酶 A 羧化酶(acetyl-CoA carboxylase, *ACC*) 的作用下生成丙二酰辅酶 A^[2,4-5]。

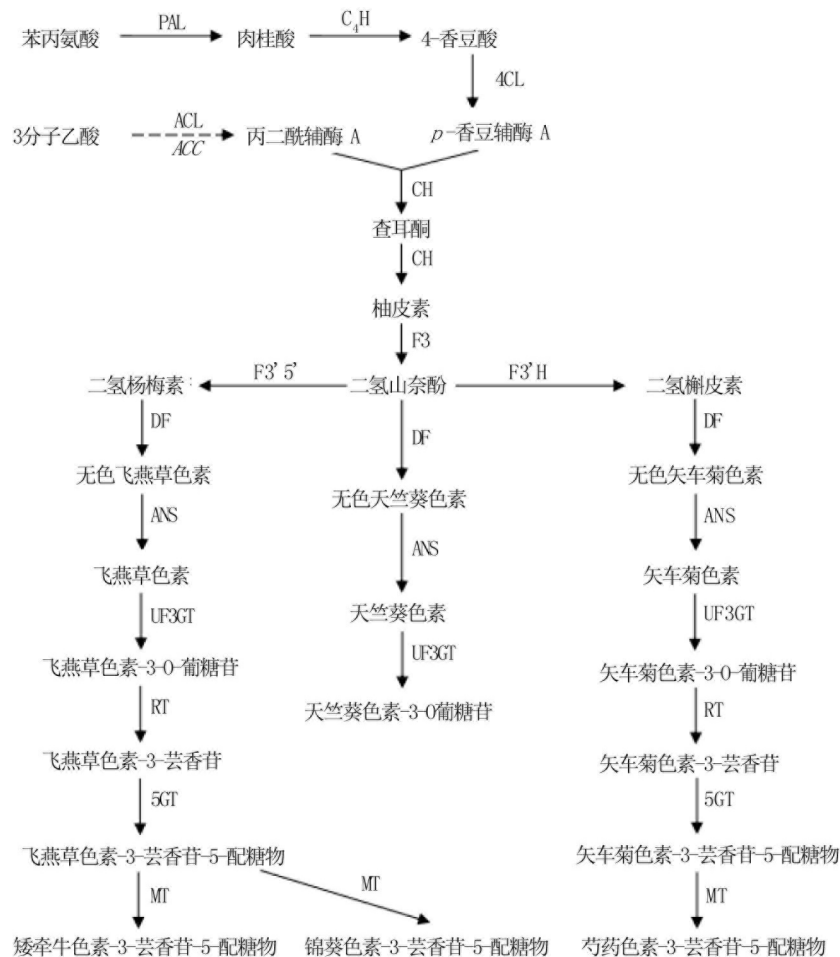


图 2 花青素生物合成途径^[2]

Fig.2 The biosynthetic pathway of anthocyanin

在第二阶段中,查耳酮合成酶(chalcone synthase, *CHS*)为类黄酮合成途径中的第 1 个关键酶,以 4-香豆酰辅酶 A 与丙二酰辅酶 A 为底物催化生成查耳酮(Chalcone)。查耳酮由查耳酮异构酶(chalcone isomerase, *CHI*)催化形成柚皮素(Naringenin)。柚皮素由黄烷酮 3-羟化酶(flavanone 3-hydroxylase, *F3H*)催化生成各类花青素苷的必要前体物质二氢山萘酚(Dihydrokaempferol, *DHK*)。类黄酮 3'-羟化酶(flavonoid 3'-hydroxylase, *F3'H*)和类黄酮 3',5'-羟化酶(*F3'5'H*)在 *DHK* 的不同位点进行羟基化,分别形成二氢槲皮素(Dihydroquercetin, *DHQ*)和二氢杨梅素(Dihydromyricetin, *DHM*)^[2,4]。

在第三阶段中, *DHK*、*DHQ* 和 *DHM* 经过二氢黄酮醇 4-还原酶(dihydroflavonol-4-reductase, *DFR*)还原形成无色的花色苷元,即无色的天竺葵苷元、矢车菊苷元和飞燕草苷元。它们在花青素苷合成酶(anthocyanidin synthase, *ANS*)的催化下分别生成天竺葵苷元、矢车菊苷元和飞燕草苷元,最后经过尿苷二磷酸-葡萄糖:类黄酮-3-O-葡萄糖基转移酶(UDP-glucose: flavonoid-3-O-glucosyltransferase, *UF3GT* 或 *3GT*)、类黄酮 5-O-糖基转移酶(flavonoid-5-O-glucosyl-

transferase *5GT*)、鼠李唐基转移酶(UDP rhamnose: anthocyanidin-3-glucoside-rhamnosyltransferase, *3RT*)、酰基转移酶(acyltransferase *AT*)和甲基转移酶(methyltransferase, *MT*)等酶的转化,生成更稳定的花青素苷^[2,4,6]。最后,花青素经过谷胱甘肽 S-转移酶(Glutathione S-transferase, *GST*)转运到液泡储存^[6]。

2 花青素的生物合成关键结构基因

根据花青素生物合成的途径,第一阶段是与其他次生代谢共有的反应,第二、三阶段是花青素代谢的前期和后期 2 个部分,对于花青素生物合成至关重要。在花青素生物合成过程中,至少需要 15 种结构基因的协同作用,所涉及的基因可以分为 2 类:一类是前期合成基因,如 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H* 和 *F3'5'H* 的相关基因;另一类是后期合成基因,如 *DFR*、*ANS*、*UF3GT*、*MT* 和 *RT* 等相关基因^[2]。

2.1 查耳酮合成酶(*CHS*)基因 *CHS* 催化合成查耳酮,为花青素的生物合成提供基本骨架,该酶是一类多基因家族编码的酶^[7-8]。目前,已经在葡萄^[9]等植物中得到该类基因,该基因具有一定的保守性。降低 *CHS* 基因的表达水平,会导致植物花色变淡^[10]。因此,调控植物体内 *CHS* 基因的表达水

平会对花青素的合成产生影响。

2.2 查耳酮异构酶(CHI)基因 CHI催化查耳酮的异构化反应,生成黄酮酮,将黄色的查耳酮转变成无色的黄酮酮,这也是一种多基因家族编码的酶。CHI基因已经从多种植物中分离出来^[11-14],CHI基因被分为Type I和Type II 2类。其中,Type I的CHI只能催化6'-羟基查耳酮生成5-羟基黄酮酮;Type II的CHI除了催化6'-羟基查耳酮生成5-羟基黄酮酮外,还可以催化6'-脱氧查耳酮生成5-脱氧黄酮酮^[15]。

2.3 黄酮酮3-羟化酶(F3H)基因 F3H催化黄酮酮C环上的羟基化反应生成二氢黄酮醇,是花青素生物合成途径中前期阶段的关键酶。F3H属于氧化戊二酸依赖型加氧酶家族,是一种非血红素铁酶,依赖于Fe²⁺、分子氧、抗坏血酸和2-酮戊二酸而起作用^[16-21]。多数植物的F3H基因由2个外显子组成,编码350~380个氨基酸^[22]。

2.4 类黄酮3'-羟化酶(F3'H)基因和类黄酮3'5'-羟化酶(F3'5'H)基因 F3'H和F3'5'H可以催化黄酮酮或黄酮醇B环上的羟基化反应,分别生成二氢槲皮黄酮和二氢杨梅黄酮,这2种酶都属于细胞色素P450超家族,它们在序列上具有较高的同源性^[23-25]。利用F3'H催化的底物DHK生成天竺葵素,最终形成粉色花^[26]。而F3'5'H的催化产物是蓝紫色的锦葵色素合成的关键前体,因此,F3'5'H在蓝紫色花朵或果等器官的形成中起重要作用^[27]。

2.5 二氢黄酮醇还原酶(DFR)基因 DFR催化DHK、DHQ、DHM生成的无色花青素,属于花青素生物合成途径后期反应的直接前体,DFR属于还原性辅酶II(NADPH)依赖性的还原酶家族^[9,28-29]。DFR的催化作用在不同植物中对底物具有一定的特异性,如大花蕙兰的DFR不能有效地还原DHK而生成天竺葵素^[30],矮牵牛的DFR上存在一段26个氨基酸残基,该序列决定了DFR对底物的特异性^[31]。DFR基因特异性在花中表达,与花的着色过程密切相关^[32]。

2.6 花青素合成酶(ANS)基因 ANS是一种2-酮戊二酸依赖性酶,属于戊二酸依赖型加氧酶家族^[33],是植物花青素生物合成途径中的一个关键酶。ANS基因的结构相对比较保守,一般含有2个外显子和1个内含子^[9,33-34]。ANS基因的表达直接影响植物花青素的积累,降低ANS的表达水平,会导致花青素合成水平明显下降,产生白色花朵^[35]。而过表达ANS可以增加花青素的积累^[36]。

2.7 其他结构基因 经过ANS催化生成不稳定的花青素,还需要迅速经历一些修饰反应,主要包括糖基化、甲基化和酰基化反应。这些反应主要包括葡萄糖基转移酶(glucosyltransferase,GT)、鼠李糖基转移酶(rhamnosyltransferase,RT)、O-甲基转移酶(O-methyltransferase,OMT)、酰基转移酶(acyltransferase,AT)等结构类基因,与其他花青素合成基因协同在植物发育期调控花青素的代谢。

UDP-葡萄糖:类黄酮-3-O-葡萄糖基转移酶(3GT)是将UDP-葡萄糖上的葡萄糖基转移到花青素分子的C3羟基上^[37-41]形成花青素3-葡萄糖苷,促进植物花或果实着色。在花青素3-葡萄糖苷形成后,还需要经过鼠李糖基转移酶

(3RT)进一步修饰而生成花青素3-芸香苷^[42]。花青素甲基转移酶(MT)参与修饰花青素的结构,比如促使花青素C环第3位置上或第3,5位置的甲基化,可以增加植物色彩的多样性^[43]。花青素酰基转移酶(AT)能够把特异的有机酸转移到花青素骨架上,从而提高花青素的水溶性和稳定性^[44-45]。

3 花青素生物合成的相关转录调控

在花青素生物合成过程中,调控基因编码的转录因子通过特异蛋白(包括DNA蛋白、相互作用的蛋白-蛋白等)激活或者抑制结构基因的时空表达而影响花青素生物合成的强度和模式。目前研究表明,参与花青素调节的转录因子类型包括MYB、MYC、bHLH、bZIP、WD40、WRKY、MADS-box等^[46]。大多数植物是通过MYB、bHLH、WD40调控花青素的生物合成,不同转录因子调控花青素合成的基因也不尽相同(表1)。

3.1 花青素生物合成的相关转录因子

3.1.1 MYB转录因子。MYB(myeloblastosis)转录因子是植物中重要的一类转录因子,属于DNA结合蛋白,具有高度保守的DNA结合域——MYB结合域,每个MYB结合域一般含有3个高度保守的色氨酸残基,这些保守的色氨酸残基和间隔序列维持了MYB蛋白结构域“螺旋-转角-螺旋”的构型。参与调控花青素生物合成相关的MYB转录因子包括R2R3-MYB和R3-MYB2类^[47]。

花青素生物合成中的MYB蛋白相关基因最早在玉米中发现,并克隆出第1个调节花青素合成的编码MYB蛋白的C1基因,该基因调控着糊粉层花青素的生物合成;另外一个编码MYB蛋白的基因Pl在玉米其他组织中调节花青素合成。C1与Pl高度同源,因此Pl被看作是C1的拷贝基因^[72]。在矮牵牛中发现了编码MYB蛋白的基因包括:AN2、PH4和AN4。AN2只在花瓣边缘表达^[54],PH4在花瓣表皮中表达,AN4编码花粉囊中的MYB蛋白^[73]。

拟南芥中与花青素合成相关的编码R2R3-MYB蛋白基因包括PAP1和PAP2,编码R3-MYB蛋白基因为MYB2。PAP1和PAP2与玉米的C1序列的相似性,PAP1和PAP2可能与C1为相同家族成员^[74]。MYB2被认为是花青素合成途径上的一个抑制子,其抑制机制可能是由于它和这一途径上的bHLH转录因子竞争而与TTG1、PAP1/PAP2形成络合物,这个络合物与DFR启动子结合而抑制DFR基因的转录,所以造成花青素合成受阻^[75]。苹果中转录因子属于R2R3-MYB型,编码转录蛋白的基因有MdmMYB1和MdmMYBA。MdmMYB1在拟南芥和葡萄培养细胞中异源表达可以诱导花青素的超表达^[76],MdmMYBA从苹果果皮中分离得到,其表达具有组织和品种特异性,MdmMYBA蛋白特异结合于花青素合酶的启动子^[69]。

3.1.2 bHLH转录因子。bHLH(basic helix-loop-helix,碱性螺旋-环-螺旋)转录因子是植物中第二大转录因子超家族,仅次于MYB转录因子。在bHLH转录因子的蛋白结构中,含有保守的bHLH基序,每个bHLH基序约由60个氨基酸残基组成,含有2个亚功能区,即位于N末端的碱性氨基酸DNA结

合区和 C 末端的 HLH 区。植物 bHLH 转录因子参与调控多种 生理途径 其中调控花青素合成是其重要功能之一。

表 1 不同植物花青素合成过程中转录因子 MYB、bHLH 和 WD40 调控的结构基因

Table 1 Structural genes regulated by transcript factors MYB bHLH and WD40 in different plants of anthocyanin biosynthesis

序号 No.	物种 Species	MYB	bHLH	WD40	调控类型 Regulation type	受调控的结构基因 Regulated structure genes	参考文献 Reference
1	玉米	C1	R1 ,Lc	PAC1	激活	<i>CHS CHI F3H</i>	[48-49]
		PL1	B1 , AN1	PAC1	激活	<i>DFR LDOX UFGT</i>	[50]
		C1 , PL1	IN1		抑制	<i>DFR , UFGT</i>	[51]
		Zm38			抑制	<i>DFR , UFGT</i>	[52]
2	矮牵牛	AN2 ,AN4	AN1 ,JAF13	AN11	激活	<i>DFR ANS UFGT</i>	[53-54]
		PhMYB27	AN1 ,JAF13	AN11	抑制	<i>DFR ANS UFGT</i>	[53]
3	拟南芥	TT2	TT8	TTG1	激活	<i>DFR , BAN</i>	[55]
		PAP1	GL3 ,EGL3	TTG1	激活	<i>PAL CHS DFR GST</i>	[56]
		PAP2	GL3 ,EGL3	TTG1	激活	<i>PAL CHS DFR GST</i>	[57]
		MYB113 , YB114	GL3 ,EGL3 , TT8	TTG1	激活	<i>F3H DFR UFGT GST</i>	[58]
4	葡萄	MYB4			抑制	<i>CAH</i>	[59]
		VvMYBPA1			激活	<i>LAR ANR</i>	[60]
		VvMYBA1			激活	<i>UFGT</i>	[61]
		VvMYBA1 , VvMYBPA1	VvMYC1 , VvMYCA1	VvWDR1 , VvWDR2	激活	<i>CHI ANR UFGT</i>	[62]
5	金鱼草	Rosea1	Delila , mutabilis		激活	<i>F3H DFR ANS UFGT</i>	[63]
		Rosea2			激活	<i>CHI F3' H</i>	[64]
		VENOSA			激活	<i>CHI F3H F3' H ANS UFGT</i>	[65]
		AmMYB305 , mMYB340			激活	<i>PAL CHI F3' H</i>	[65]
6	紫苏	FaMYB1	MYC-F3GLM MYC-RP	PFWD	激活		[66]
7	苹果	MdMYB10	MdbHLH3 , MdbHLH33		激活	<i>CHS CHI F3H DFR LDOX UFGT</i>	[67-68]
		MdMYB			激活	<i>ANS</i>	[69]
8	圆叶牵牛	MYB1	bHLH2	WDR1	激活	<i>CHS CHI F3H DFR LDOX UFGT</i>	[70]
9	龙胆	GtMYB3	GtbHLH1		激活	<i>F3' 5' H 5AT</i>	[71]

玉米基因组中编码 bHLH 的基因主要包括 R1、B1、LC 和 IN1 等。R1 蛋白可能通过形成二聚体 (bHLH 结构域和 ACT 结构域) 发挥调控花青素合成的功能。B1 基因调节多个组织中花青素的合成,但很少影响糊粉层和幼苗的颜色;LC 基因调节叶中脉、叶舌、叶缘和果皮等组织的着色^[49]。IN1 基因能够编码与 R1 高度同源的 bHLH 转录因子,IN1 基因转录产物可与 R1/B1 结合,阻止二聚体形成以及 R1/B1 与 DNA 结合,还能与 C1/PL1 的 R2R3-MYB 结构域结合,阻止它们发挥功能,从而抑制花青素合成^[77]。拟南芥中参与调控花青素合成的 bHLH 蛋白都聚集于 bHLH 家族第三亚组 (subgroup III),有 TT8、GL3、EGL3 和 MYC1^[78-79]。主要通过参与形成 MBW (MYB-bHLH-WD40) 复合物调节花青素合成^[57]。矮牵牛中调节花青素合成的 bHLH 蛋白有 2 个: AN1 和 JAF13。AN1 基因与结构基因 *DFR* 同源,可直接调节 *DFR* 的表达。花药中 AN1 的表达依赖于 AN4 (R2R3-MYB),在 AN4 功能缺失的叶片和花药中 AN2 (R2R3-MYB) 能够重新激活 AN1 的表达,表明 AN2 和 AN4 均是 AN1 表达的激活因子^[53,80]。JAF13 基因与 AN2 一起在叶片中瞬时表达能够激活 *DFR* 启动子,却不影响 *CHS* 和 *F3H* 等早期基因的表达^[81]。龙胆是一种观花植物,花色碧蓝鲜艳,它的 bHLH 转录因子 GtbHLH1 与矮牵牛 AN1 蛋白高度同源, *GtbHLH1* 基

因表达模式与花青素合成结构基因表达模式一致^[71]。金鱼草的编码 bHLH 基因 *DELILA*^[63-64] 具有较强的组织特异性,主要在花冠、萼片、子叶和茎中起作用^[16]。

3.1.3 WD40 转录因子。WD40 蛋白是一类大的蛋白家族,这类蛋白结构高度保守,一般含有 4~16 个串联重复的 WD 基元。WD 基元存在于真核生物的 1%~2% 蛋白质中^[82],是一个高度保守的核心区域,每个 WD 基元含有大约由 40 个氨基酸残基组成的保守序列,该序列以 N 末端 11~24 个残基处 GH 二肽 (Gly-His, GH) 开始, C 末端以 WD 结尾 (Trp-Asp, WD)^[83]。

在矮牵牛中,WD40 转录因子 AN11 会对结构基因 *DFR* 的表达量产生影响,从而调控花的色素积累^[84]。在模式植物拟南芥中,TTG1 蛋白是 WD40 转录因子,与矮牵牛 AN11 具有高度的同源性^[85],TTG1 影响 *DFR* 的功能,诱导 *DFR* 的表达^[86]。在玉米中 *pac1* 编码 WD40 蛋白,在 *pac1* 缺失突变体中,*pac1* 的缺失导致 a1、bz1 和 c2 等花色素苷结构基因的表达下调,在种子的糊粉层没有花青素的积累^[48,87-88]。在紫苏叶子中也发现花青素合成相关的 WD40 型 PFWD 蛋白,它含 4 个 WD 重复序列,氨基酸序列与 AN11 和 TTG1 较为相似,也相当保守,推测 PFWD 可能通过与 MYC 家族蛋白共同作用,可从细胞质中转移到细胞核上,在花青素合成等信号

转录途径中起着信号传递的作用^[66]。

3.2 转录因子与结构基因的作用形式

3.2.1 转录因子单独或协同调控结构基因。转录因子单独调节花青素的生物合成,例如番茄中的转录因子 ANT1 调节果实中花青素的积累,金龟草 AmMYB305 的调控不依赖于 bHLH 类转录因子就可激活合成途径结构基因的表达^[67-89]。转录因子可以通过协作方式调控花青素的生物合成,例如拟南芥锌指蛋白 TT1 与同源域蛋白 ANL2 共同调控花青素的积累^[90]。拟南芥 TT2 基因编码的 MYB 蛋白依赖 bHLH 型转录因子 TT8 的作用,共同控制 DFR 基因的表达^[55]。

3.2.2 转录因子在不同位点上调控结构基因。在不同种类的植物中,转录因子调节花青素生物合成的作用位点不同。如转录因子在金鱼草中调控 F3H 与下游 DFR、ANS、3GT 等基因的表达,却在矮牵牛中是调控下游 DFR、ANS、3GT、GST 等基因的表达,而在玉米中又是调控 CHS 与下游 DFR、3GT 等基因的表达^[2]。在过表达 PAP1 或 PAP2 基因的拟南芥植株中 PAL、CHS 和 DFR 的表达水平均有所提高,但 DFR 基因的表达提高程度强于 PAL 和 CHS 基因的提高程度。转录因子 EGL3 和 GL3 主要调控花青素合成途径晚期基因 DFR、LDOX 和 UF3GT 的表达^[91]。TTG1 调控 DFR、LDOX 基因的表达,但不影响 CHS、CHI 和 F3H 基因的表达^[34,91]。一些不依赖于 WD40 蛋白的 MYB 类转录因子则调控花青素合成途径早期基因 PAL、CHS、CHI、F3H 和 F3'H 的表达^[58]。

4 展望

尽管前人已经通过研究明确了花青素生物合成途径,但是花青素的合成代谢过程非常复杂,还没有完全掌握。近年来,通过突变体和转基因等技术,对花青素代谢及分子调控进行更加深入的探索,陆续分离、鉴定和克隆了花青素相关结构基因和调控基因,然而还并没有完全掌握花青素合成的整个网络体系。因此,还需要借助现代转基因技术、测序技术、RNA 干扰技术、生物信息分析技术和组学(基因组学、转录组学、蛋白组学等)技术等,进一步对花青素生物合成与调控机制进行研究,着力解决植物花青素合成中调控机制和体系、花青素代谢与其他代谢的关系与影响机制、生物环境和非生物环境对花青素合成的影响、花青素的修饰与转运等问题,为花青素类植物品种改良和开发提供理论支持。

参考文献

- [1] GROTEWOLD E. The genetics and biochemistry of floral pigments [J]. Annual review of plant biology, 2006, 57: 761-780.
- [2] HOLTON T A, CORNISH E C. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis [J]. Plant cell, 1995, 7(7): 1071-1083.
- [3] 周惠, 文锦芬, 邓明华, 等. 植物花青素生物合成相关基因研究进展 [J]. 辣椒杂志, 2011(4): 1-7.
- [4] TANAKA Y, SASAKI N, OHMIYA A. Biosynthesis of plant pigments: Anthocyanins, betalains and carotenoids [J]. Plant J, 2008, 54(4): 733-749.
- [5] SAITO K, YONEKURA-SAKAKIBARA K, NAKABAYASHI R, et al. The flavonoid biosynthetic pathway in *Arabidopsis*: Structural and genetic diversity [J]. Plant physiology and biochemistry, 2013, 72: 21-34.
- [6] AL SANE K O, HESHAM A E L. Biochemical and genetic evidences of anthocyanin biosynthesis and accumulation in a selected tomato mutant [J]. Rendiconti lincci, 2015, 26(3): 293-306.
- [7] DURBIN M L, MCCAIG B, CLEGG M T. Molecular evolution of the chalcone synthase multigene family in the morning glory genome [J]. Plant Mol Biol, 2000, 42(1): 79-92.
- [8] KOES R E, SPELT C E, VAN DEN ELZEN P J M, et al. Cloning and molecular characterization of the chalcone synthase multigene family of *Petunia hybrida* [J]. Gene, 1989, 81(2): 245-257.
- [9] SPARVOLI F, MARTIN C, SCIENZA A, et al. Cloning and molecular analysis of structural genes involved in flavonoid and stilbene biosynthesis in grape (*Vitis vinifera* L.) [J]. Plant Mol Biol, 1994, 24(5): 743-755.
- [10] VAN DER KROL A R, MUR L A, DE LANGE P, et al. Inhibition of flower pigmentation by antisense CHS genes: Promoter and minimal sequence requirements for the antisense effect [J]. Plant Mol Biol, 1990, 14(4): 457-466.
- [11] MEHDY M C, LAMB C J. Chalcone isomerase cDNA cloning and mRNA induction by fungal elicitor wounding and infection [J]. The EMBO Journal, 1987, 6(6): 1527-1533.
- [12] VAN TUNEN A J, KOES R E, SPELT C E, et al. Cloning of the two chalcone flavanone isomerase genes from *Petunia hybrida*: Coordinate light-regulated and differential expression of flavonoid genes [J]. The EMBO Journal, 1988, 7(5): 1257-1263.
- [13] ICHINOSE Y, KAWAMATA S, YAMADA T, et al. MOLE: molecular cloning of chalcone synthase cDNAs from *Pisum sativum* [J]. Plant Mol Biol, 1992, 18(5): 1009-1012.
- [14] MCKHANN H I, HIRSCH A M. Isolation of chalcone synthase and chalcone isomerase cDNAs from alfalfa (*Medicago sativa* L.): Highest transcript levels occur in young roots and root tips [J]. Plant Mol Biol, 1994, 24(5): 767-777.
- [15] SHIMADA N, AOKI T, SATO S, et al. A cluster of genes encodes the two types of chalcone isomerase involved in the biosynthesis of general flavonoids and legume-specific 5-deoxy(iso) flavonoids in *Lotus japonicus* [J]. Plant Physiology, 2003, 131(3): 941-951.
- [16] MARTIN C, PRESCOTT A, MACKAY S, et al. Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus* [J]. The plant journal, 1991, 1(1): 37-49.
- [17] BRITSCH L, RUHNAU-BRICH B, FORKMANN G. Molecular cloning, sequence analysis and in vitro expression of flavanone 3 beta-hydroxylase from *Petunia hybrida* [J]. Journal of biological chemistry, 1992, 267(8): 5380-5387.
- [18] PELLETIER M K, SHIRLEY B W. Analysis of flavanone 3-hydroxylase in *Arabidopsis* seedlings: Coordinate regulation with chalcone synthase and chalcone isomerase [J]. Plant Physiology, 1996, 111(1): 339-345.
- [19] GONG Z, YAMAZAKI M, SUGIYAMA M, et al. Cloning and molecular analysis of structural genes involved in anthocyanin biosynthesis and expressed in a forma-specific manner in *Perilla frutescens* [J]. Plant Mol Biol, 1997, 35: 915-927.
- [20] CHARRIER B, CORONADO C, KONDOROSI A, et al. Molecular characterization and expression of alfalfa (*Medicago sativa* L.) flavanone-3-hydroxylase and dihydroflavonol-4-reductase encoding genes [J]. Plant Mol Biol, 1995, 29(4): 773-786.
- [21] JIANG F, WANG J Y, JIA H F, et al. RNAi-mediated silencing of the flavanone 3-hydroxylase gene and its effect on flavonoid biosynthesis in strawberry fruit [J]. Journal of plant growth regulation, 2013, 32(1): 182-190.
- [22] ZUKER A, TZFIRA T, BEN-MEIR H, et al. Modification of flower color and fragrance by antisense suppression of the flavanone 3-hydroxylase gene [J]. Molecular breeding, 2002, 9(1): 33-41.
- [23] BRUGLIERA F, BARRI-REWELL G, HOLTON T A, et al. Isolation and characterization of a flavonoid 3'-hydroxylase cDNA clone corresponding to the Ht1 locus of *Petunia hybrida* [J]. Plant journal, 1999, 19(4): 441-451.
- [24] SCHOENBOHM C, MARTENS S, EDER C, et al. Identification of the *Arabidopsis thaliana* flavonoid 3'-hydroxylase gene and functional expression of the encoded P450 enzyme [J]. Biological chemistry, 2000, 381(8): 749-753.
- [25] KITADA C, GONG Z, TANAKA Y, et al. Differential expression of two cytochrome P450s involved in the biosynthesis of flavones and anthocyanins in chemo-varietal forms of *Perilla frutescens* [J]. Plant Cell Physiology, 2001, 42(12): 1338-1344.
- [26] 李义龙, 肇涛澜, 陈立超, 等. 花色苷生物合成及花色的调控 [J]. 生命科学, 2008, 20(1): 147-152.
- [27] DE VETTEN N, TER HORST J, VAN SCHAİK H P, et al. A cytochrome b5 is required for full activity of flavonoid 3', 5'-hydroxylase, a cytochrome P450 involved in the formation of blue flower colors [J]. Plant bio-

- ology ,1999 96(2) : 778-783.
- [28] O'REILLY C ,SHEPHERD N S ,PEREIRA A *et al.* Molecular cloning of the a1 locus of *Zea mays* using the transposable elements *En* and *Mu1* [J]. *The EMBO Journal* ,1985 4(4) : 877-882.
- [29] BELD M ,MARTIN C ,HUIJTS H *et al.* Flavonoid synthesis in *Petunia hybrida*: Partial characterization of dihydroflavonol-4-reductase genes [J]. *Plant Mol Biol* ,1989 13(5) : 491-502.
- [30] JOHNSON E T ,YI H K ,SHIN B C *et al.* Cymbidium hybrida dihydroflavonol 4-reductase does not efficiently reduce dihydrokaempferol to produce orange pelargonidin-type anthocyanins [J]. *Plant journal* ,1999 19(1) : 81-85.
- [31] JOHNSON E T ,RYU S ,YI H K *et al.* Alteration of a single amino acid changes the substrate specificity of dihydroflavonol 4-reductase [J]. *Plant journal* 2001 25(3) : 325-333.
- [32] NAKATSUKA A ,JZUMI Y ,YAMAGISHI M. Spatial and temporal expression of chalcone synthase and dihydroflavonol 4-reductase genes in the Asiatic hybrid lily [J]. *Plant Science* 2003 165(4) : 759-767.
- [33] SAITO K ,KOBAYASHI M ,GONG Z *et al.* Direct evidence for anthocyanidin synthase as a 2-oxoglutarate dependent oxygenase: Molecular cloning and functional expression of cDNA from a red form of *Perilla frutescens* [J]. *The plant journal* ,1999 17(2) : 181-189.
- [34] PELLETIER M K ,MURRELL J R ,SHIRLEY B W. Characterization of flavonol synthase and leucoanthocyanidin dioxygenase genes in *Arabidopsis*. Further evidence for differential regulation of "early" and "late" genes [J]. *Plant Physiol* ,1997 113(4) : 1437-1445.
- [35] NAKAMURA N ,FUKUCHI-MIZUTANI M ,MIYAZAKI K *et al.* RNAi suppression of the anthocyanidin synthase gene in *Torenia hybrida* yields white flowers with higher frequency and better stability than antisense and sense suppression [J]. *Plant biotechnology* 2006 23: 13-17.
- [36] REDDY A M ,REDDY V S ,SCHEFFLER B E *et al.* Novel transgenic rice overexpressing anthocyanidin synthase accumulates a mixture of flavonoids leading to an increased antioxidant potential [J]. *Metabolic engineering* 2007 9(1) : 95-111.
- [37] DOONER H K ,WECKE E ,ADAMS S *et al.* A molecular genetic analysis of insertions in the bronze locus in maize [J]. *Mol Gen Genet* ,1985 200: 240-246.
- [38] MARTIN C ,PRESCOTT A ,MACKAY S *et al.* Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum* [J]. *The Plant journal* ,1991 1(1) : 37-49.
- [39] FORD C M ,BOSS P K ,HOJ P B. Cloning and characterization of *Vitis vinifera* UDP-glucose: Flavonoid 3-O-glucosyltransferase, a homologue of the enzyme encoded by the maize Bronze-1 locus that may primarily serve to glucosylate anthocyanidins in vivo [J]. *Journal of biological chemistry* , 1998 273(15) : 9224-9233.
- [40] HU C Y ,GONG Y F ,JIN S *et al.* Molecular analysis of a UDP-glucose: Flavonoid 3-O-glucosyltransferase (UFGT) gene from purple potato (*Solanum tuberosum*) [J]. *Molecular biology reports* 2011 38(1) : 561-567.
- [41] WEN X C ,HAN J ,LENG X P *et al.* Cloning and expression of UDP-glucose: Flavonoid 3-O-glucosyltransferase gene in peach flowers [J]. *Genetics and molecular research* 2014 13(4) : 10067-10075.
- [42] BRUGLIERA F ,HOLTON T A ,STEVENSON T W *et al.* Isolation and characterization of a cDNA clone corresponding to the Rt locus of *Petunia hybrida* [J]. *Plant journal* ,1994 5(1) : 81-92.
- [43] JONSSON L M V ,DE VLAMING P ,WIERING H *et al.* Genetic control of anthocyanin-O-methyltransferase activity in flowers of *Petunia hybrida* [J]. *Theor Appl Genet* ,1983 66(3/4) : 349-355.
- [44] FUJIWARA H ,TANAKA Y ,YONEKURA-SAKAKIBARA K *et al.* cDNA cloning, gene expression and subcellular localization of anthocyanin 5-aromatic acyltransferase from *Gentiana triflora* [J]. *Plant journal* ,1998 16(4) : 421-431.
- [45] NAKATSUKA T ,NISHIHARA M ,MISHIBA K *et al.* Temporal expression of flavonoid biosynthesis-related genes regulates flower pigmentation in gentian plants [J]. *Plant science* 2005 168(5) : 1309-1318.
- [46] 宁张 胡宗利 陈绪清 等. 植物花青素代谢途径分析及调控模型建立 [J]. *中国生物工程杂志* 2008 28(1) : 97-105.
- [47] LIN-WANG K ,BOLITHO K ,GRAFTON K *et al.* An R2R3 MYB transcription factor associated with regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway in Rosaceae [J]. *Plant biology* 2010 10: 50.
- [48] CAREY C C ,STRAHLE J T ,SELINGER D A *et al.* Mutations in the pale aleurone color1 regulatory gene of the *Zea mays* anthocyanin pathway have distinct phenotypes relative to the functionally similar *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* gene in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant cell* ,2004 16(2) : 450-464.
- [49] LUDWIG S R ,HABERA L F ,DELLAPORTA S L *et al.* Lc-pa a member of the maize R gene family responsible for tissue-specific anthocyanin production encodes a protein similar to transcriptional activators [J]. *Proc Natl Acad Sci USA* ,1989 86(18) : 7092-7096.
- [50] HERNANDEZ J M ,HEINE G F ,IRANI N G *et al.* Different mechanisms participate in the R-dependent activity of the R2R3 MYB transcription factor C1 [J]. *Journal of biological chemistry* ,2004 279(46) : 48205-48213.
- [51] SINGER T ,GIERL A ,PETERSON P A. Three new dominant C1 suppressor alleles in *Zea mays* [J]. *Genetical research* ,1998 71(2) : 127-132.
- [52] FRANKEN P ,SCHRELL S ,PETERSON P A *et al.* Molecular analysis of protein domain function encoded by the myb-homologous maize genes C1, Zm1 and Zm38 [J]. *Plant journal* ,1994 6(1) : 21-30.
- [53] SPELT C ,QUATTROCCHIO F ,MOL J N M *et al.* anthocyanin1 of petunia encodes a basic helix-loop-helix protein that directly activates transcription of structural anthocyanin genes [J]. *The plant cell* ,2000 12: 1619-1631.
- [54] QUATTROCCHIO F ,WING J ,VAN DER WOUDE K *et al.* Molecular analysis of the anthocyanin2 gene of petunia and its role in the evolution of flower color [J]. *Plant cell* ,1999 11(8) : 1433-1444.
- [55] NESI N ,DEBEAUJON I ,JOND C *et al.* The TT8 gene encodes a basic helix-loop-helix domain protein required for expression of DFR and BAN genes in *Arabidopsis* siliques [J]. *Plant cell* 2000 12(10) : 1863-1878.
- [56] BAUDRY A ,HEIM M A ,DUBREUCQ B *et al.* TT2, TT8 and TTG1 synergistically specify the expression of BANYULS and proanthocyanidin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant journal* 2004 39(3) : 366-380.
- [57] ZIMMERMANN I M ,HEIM M A ,WEISSHAAR B *et al.* Comprehensive identification of *Arabidopsis thaliana* MYB transcription factors interacting with R/B-like BHLH proteins [J]. *Plant journal* 2004 40(1) : 22-34.
- [58] STRACKE R ,ISHIHARA H ,BARSCH G H A *et al.* Differential regulation of closely related R2R3-MYB transcription factors controls flavonol accumulation in different parts of the *Arabidopsis thaliana* seedling [J]. *Plant journal* 2007 50(4) : 660-677.
- [59] JIN H L ,COMINELLI E ,BAILEY P *et al.* Transcriptional repression by AtMYB4 controls production of UV-protecting sunscreens in *Arabidopsis* [J]. *EMBO Journal* 2000 19(22) : 6150-6161.
- [60] BOGS J ,JAFFE F W ,TAKOS A M *et al.* The grapevine transcription factor VvMYBPA1 regulates proanthocyanidin synthesis during fruit development [J]. *Plant Physiol* 2007 143(3) : 1347-1361.
- [61] WALKER A R ,LEE E ,BOGS J *et al.* White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes [J]. *Plant J* ,2007 49(5) : 772-785.
- [62] HICHI I ,HEPPEL S C ,PILLET J *et al.* The basic helix-loop-helix transcription factor MYC1 is involved in the regulation of the flavonoid biosynthesis pathway in grapevine [J]. *Mol Plant* 2010 3(3) : 509-523.
- [63] DAVIES K M ,SCHWINN K E. Transcriptional regulation of secondary metabolism [J]. *Functional plant biology* 2003 30(9) : 913-925.
- [64] MARTIN C ,PRESCOTT A ,MACKAY S *et al.* Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus* [J]. *The plant journal* ,1991 1(1) : 37-49.
- [65] SCHWINN K ,VENAIL J ,SHANG Y *et al.* A small family of MYB-regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the genus *Antirrhinum* [J]. *Plant cell* 2006 18(4) : 831-851.
- [66] YAMAZAKI M ,MAKITA Y ,SPRINGOB K *et al.* Regulatory mechanisms for anthocyanin biosynthesis in chemotypes of *Perilla frutescens* var. *crispa* [J]. *Biochemical engineering journal* 2003 14(3) : 191-197.
- [67] MATHEWS H ,CLENDENNEN S K ,CALDWELL C G *et al.* Activation tagging in tomato identifies a transcriptional regulator of anthocyanin biosynthesis, modification, and transport [J]. *Plant Cell* ,2003 15(8) : 1689-1703.
- [68] ESPELEY R V ,HELLENS R P ,PUTTERILL J *et al.* Red colouration in apple fruit is due to the activity of the MYB transcription factor MdMYB10 [J]. *Plant journal* 2007 49(3) : 414-427.
- [69] BAN Y ,HONDA C ,HATSUYAMA Y *et al.* Isolation and functional analysis of a MYB transcription factor gene that is a key regulator for the development of red coloration in apple skin [J]. *Plant and cell physiology* , 2007 48(7) : 958-970.
- [70] PARK K I ,MORITA Y ,ISHIKAWA N *et al.* A bHLH regulatory gene controls pigmentation of both flower and seed and seed trichome forma-

- tion in the common morning glory [J]. Plant and cell physiology 2007 48: 66.
- [71] NAKATSUKA T, HARUTA K S, PITAKSUTHEEPONG C, et al. Identification and characterization of R2R3-MYB and bHLH transcription factors regulating anthocyanin biosynthesis in gentian flowers [J]. Plant Cell Physiol 2008 49(12): 1818-1829.
- [72] CONE K C, BURR F A, BURR B. Molecular analysis of the maize anthocyanin regulatory locus C1 [J]. Proc Natl Acad Sci USA 1986 83(24): 9631-9635.
- [73] WALKER A R, DAVISON P A, BOLOGNESI-WINFIELD A C, et al. The TRANSPARENT TESTA GLABRA1 locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein [J]. The plant cell 1999 11: 1337-1349.
- [74] BOREVITZ J O, XIA Y, BLOUNT J, et al. Activation tagging identifies a conserved MYB regulator of phenylpropanoid biosynthesis [J]. The plant cell 2000 12: 2383-2393.
- [75] MATSUI K, JMEMURA Y, OHME-TAKAGI M. AtMYB12, a protein with a single MYB domain acts as a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. Plant journal 2008 55(6): 954-967.
- [76] TAKOS A M, JAFFE F W, JACOB S R, et al. Light-induced expression of a MYB gene regulates anthocyanin biosynthesis in red apples [J]. Plant Physiol 2006 142(3): 1216-1232.
- [77] BURR F A, BURR B, BLEWITT B E S M, et al. The maize repressor-like gene intensifier1 shares homology with the r1/b1 multigene family of transcription factors and exhibits missplicing [J]. The plant cell 1996 8(8): 1249-1259.
- [78] BAILEY P C, MARTIN C, TOLEDO-ORTIZ G, et al. Update on the basic helix-loop-helix transcription factor gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. The plant cell 2003 15(11): 2497-2501.
- [79] HEIM M A, JAKOBY M, WERBER M, et al. The basic helix-loop-helix transcription factor family in plants: A genome-wide study of protein structure and functional diversity [J]. Mol Biol Evol 2003 20(5): 735-747.
- [80] GERATS A G M, HUIJTS H, VRIJLANDT E, et al. Molecular characterization of a nonautonomous transposable element (dTph1) of petunia [J]. The plant cell 1990 2: 1121-1128.
- [81] ALBERT N W, LEWIS D H, ZHANG H, et al. Members of an R2R3-MYB transcription factor family in *Petunia* are developmentally and environmentally regulated to control complex floral and vegetative pigmentation patterning [J]. Plant J 2011 65(5): 771-784.
- [82] MADRONA A Y, WILSON D K. The structure of Ski8p, a protein regulating mRNA degradation: Implications for WD protein structure [J]. Protein Sci 2004 13(6): 1557-1565.
- [83] NEER E J, SCHMIDT C J, NAMBUDRIPAD R, et al. The ancient regulatory-protein family of WD-repeat proteins [J]. Nature 1994 371(6495): 297-300.
- [84] DE VETTEN N, QUATTROCCHIO F, MOL J, et al. The an11 locus controlling flower pigmentation in *petunia* encodes a novel WD-repeat protein conserved in yeast plants and animals [J]. Genes & development 1997 11: 1422-1434.
- [85] SPRINGOB K, NAKAJIMA J I, YAMAZAKI M, et al. Recent advances in the biosynthesis and accumulation of anthocyanins [J]. Natural product reports 2003 20(3): 288-303.
- [86] HELLER W, FORKMANN G, BRITSCH L, et al. Enzymatic reduction of (+)-dihydroflavonols to flavan-3,4-cis-diols with flower extracts from *Matthiola incana* and its role in anthocyanin biosynthesis [J]. Planta 1985 165: 284-287.
- [87] LUDWIG S R, HABERA L F, DELLAPORTA S L, et al. *Lc a* member of the maize R gene family responsible for tissue-specific anthocyanin production encodes a protein similar to transcriptional activators [J]. Proc Natl Acad Sci USA 1989 86(18): 7092-7096.
- [88] SELINGER D A, CHANDLER V L. A mutation in the pale aleurone color1 gene identifies a novel regulator of the maize anthocyanin pathway [J]. The plant cell 1999 11: 5-14.
- [89] MOYANO E, MARTÍNEZ-GARCÍA J F, MARTÍN C. Apparent redundancy in myb gene function provides gearing for the control of flavonoid biosynthesis in antirrhinum flowers [J]. The plant cell 1996 8: 1519-1532.
- [90] KUBO H, PEETERS A J M, AARTS M G M, et al. ANTHOCYANINLESS2, a homeobox gene affecting anthocyanin distribution and root development in *Arabidopsis* [J]. The plant cell 1999 11: 1217-1226.
- [91] ZHANG F, GONZALEZ A, ZHAO M Z, et al. A network of redundant bHLH proteins functions in all TTG1-dependent pathways of *Arabidopsis* [J]. Development 2003 130(20): 4859-4869.

(上接第 11 页)

参考文献

- [1] 许彦曦, 陈凤, 濮励杰. 城市空间扩展与城市土地利用扩展的研究进展 [J]. 经济地理 2007 27(2): 296-301.
- [2] 傅伯杰, 陈利顶, 王军, 等. 土地利用结构与生态过程 [J]. 第四季研究, 2003 23(3): 247-255.
- [3] 于兴修, 杨桂山. 中国土地利用/覆被变化研究的现状与问题 [J]. 地理科学进展 2002 21(1): 51-57.
- [4] 李秀彬. 全球环境变化研究的核心领域——土地利用/土地覆被变化的国际研究动向 [J]. 地理学报 1996 51(6): 553-558.
- [5] 刘纪远, 刘明亮, 庄大方, 等. 中国近期土地利用变化的空间格局分析 [J]. 中国科学(D 辑) 2002 32(12): 1031-1040.
- [6] 刘纪远, 张增祥, 徐新良, 等. 21 世纪初中国土地利用变化的空间格局与驱动力分析 [J]. 地理学报 2009 64(12): 1411-1420.
- [7] 刘纪远, 匡文慧, 张增祥, 等. 20 世纪 80 年代末以来中国土地利用变化的基本特征与空间格局 [J]. 地理学报 2014 69(1): 3-14.
- [8] 高志强, 刘纪远, 庄大方. 基于遥感和 GIS 的中国土地利用/土地覆盖的现状研究 [J]. 遥感学报 1999 3(2): 134-139.
- [9] 王思远, 张增祥, 赵晓丽, 等. GIS 支持下不同生态背景的土地利用空间特征分析 [J]. 地理科学进展 2001 20(4): 324-330.
- [10] 摆万奇, 赵士洞. 土地利用变化驱动力系统分析 [J]. 资源科学 2001 23(3): 39-41.
- [11] 朱会义, 何书金, 张明. 环渤海地区土地利用变化的驱动力分析 [J]. 地理研究 2001 20(6): 669-678.
- [12] 于兴修, 杨桂山, 李恒鹏. 典型流域土地利用/覆被变化及其景观生态效应: 以浙江省西苕溪流域为例 [J]. 自然资源学报 2003 18(1): 13-19.
- [13] 蒙吉军, 吴秀芹, 李正国. 黑河流域 LUCC (1988-2000) 的生态环境效应研究 [J]. 水土保持研究, 2005 12(4): 17-21.
- [14] 杜习乐, 吕昌河, 王海荣. 土地利用/覆被变化(LUCC)的环境效应研究进展 [J]. 土壤 2011 43(3): 350-360.
- [15] 陈佑启, VERBURG P H, 徐斌. 中国土地利用变化及其影响的空间建模分析 [J]. 地理科学进展 2000 19(2): 116-127.
- [16] 朱会义, 李秀彬. 关于区域土地利用变化指数模型方法的讨论 [J]. 地理学报 2003 58(5): 643-650.
- [17] 张永民, 赵士洞, VERBURG P H. CLUE-S 模型及其在奈曼旗土地利用时空动态变化模拟中的应用 [J]. 自然资源学报 2003 18(3): 310-318.
- [18] 李元. 中国土地资源 [M]. 北京: 中国大地出版社 2000.
- [19] LIN G C S, HO S P S. China's land resources and land-use change: Insights from the 1996 land survey [J]. Land use policy, 2003 20(2): 87-107.
- [20] 《云南土地资源》编写组. 云南土地资源 [M]. 北京: 中国科学技术出版社 2014.
- [21] 谭永忠, 何巨, 岳文泽, 等. 全国第二次土地调查前后中国耕地面积变化的空间格局 [J]. 自然资源学报 2017 32(2): 186-197.
- [22] 李忠锋, 王一谋, 冯毓荪, 等. 基于 RS 与 GIS 的榆林地区土地利用变化分析 [J]. 水土保持学报 2003 17(2): 97-99.
- [23] 谭永忠, 吴次芳. 区域土地利用结构的信息熵分异规律研究 [J]. 自然资源学报 2003 18(1): 112-117.
- [24] 赵京, 杨钢桥. 基于信息熵的土地利用结构演变分析: 以湖北省为例 [J]. 湖北农业科学 2010 49(4): 1016-1019.
- [25] 张培学, 姚慧, 郑新奇. 基于信息熵的济南市城乡用地结构及分布动态研究 [J]. 国土资源科技管理 2006 23(2): 74-78.
- [26] 王秀兰, 包玉海. 土地利用动态变化研究方法探讨 [J]. 地理科学进展, 1999 18(1): 81-87.