

## 茄子耐热性状鉴定及分子机制研究进展

刘晓慧<sup>1,2,3</sup>, 尚静<sup>1,2,3</sup>, 朱宗文<sup>1,2</sup>, 张爱冬<sup>1,2</sup>, 吴雪霞<sup>1,2</sup>, 顾大国<sup>4\*</sup> (1.上海市农业科学院园艺研究所, 上海 201403; 2.上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201403; 3.上海海洋大学, 上海 201306; 4.上海星辉蔬菜有限公司, 上海 201419)

**摘要** 高温已成为茄子夏季栽培的主要限制因子之一。高温胁迫导致茄子植株的生长受到抑制, 果实产量和品质下降。鉴定、筛选茄子耐热种质资源, 开展茄子耐热性育种是解决茄子耐热性的根本途径, 利用分子标记辅助选择, 可极大地提高选择效率、加速育种进程。概述了茄子耐热性生理生化研究、耐热性鉴定方法与指标和耐热分子机制的研究进展, 以期为日后进一步开展茄子耐热性研究以及茄子耐热新品种的分子选育提供参考和理论依据。

**关键词** 茄子; 耐热; 鉴定指标; 分子机制

中图分类号 S641.1 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2021)06-0035-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.06.010



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

### Advances of Research on Heat-tolerant Identification Index, Molecular Mechanisms of Eggplant

LIU Xiao-hui<sup>1,2,3</sup>, SHANG Jing<sup>1,2,3</sup>, ZHU Zong-wen<sup>1,2</sup> et al (1. Horticultural Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403; 2. Shanghai Key Laboratory of Protected Horticultural Technology, Shanghai 201403; 3. Shanghai Ocean University, Shanghai 201306)

**Abstract** High temperature stress has become a main limiting factor for production of eggplant (*Solanum melongena* L.) in summer. The plant growth were inhibited, the yield and the quality of eggplant were decreased under high temperature. Identifying, screening heat-tolerant germplasm resources and breeding of heat-tolerant eggplant varieties was the fundamental way to solve heat resistance of eggplant. Molecular marker assisted breeding could improve the selection efficiency and hence accelerate the breeding process. We reviewed the physiological responses, identification indexes of the heat stress and the heat-tolerant molecular mechanisms. It was expected to provide references and theoretical basis for further research on the heat resistance of eggplant and the molecular breeding of new varieties of eggplant.

**Key words** Eggplant; Heat tolerance; Identification index; Molecular mechanisms

茄子(*Solanum melongena* L.)是茄科茄属的重要蔬菜作物,富含膳食矿物质、维生素和花青素,具有高氧自由基吸收能力和低热量值,因而受到人民群众的喜爱,世界各地都有种植,中国是世界第一茄子生产及消费大国<sup>[1]</sup>。22~30℃最适宜茄子的生长发育,属喜温蔬菜作物,超过35℃的连续高温就会抑制茄子的生长,主要表现为开花期缩短、花粉活力弱、花器发育不完整,授粉受精不正常,坐果率低,落花落果增加,果实畸形木栓化加重,致使其产量下降,品质降低,甚至导致其果实完全丧失商品价值<sup>[2-3]</sup>。随着夏季温度日益升高,茄子受高温胁迫伤害严重,鉴定和筛选茄子耐热种质资源、选育耐热茄子新品种是解决茄子品种高温热害的最根本和最有效的途径。

目前,研究者们大多基于传统的植物育种方法开展对茄子耐热新品种的选育工作,既费时耗力,又不能同时达到产量、质量与耐热三者相统一,然而关于种质遗传规律、耐热相关基因挖掘及耐热分子标记QTL定位等方面的研究还较少,缺乏系统深入的研究。因此,开展茄子耐热性状鉴定的研究,发现茄子耐热评价指标,进而开展茄子耐热基因定位及相关性状的QTL定位分析将有利于茄子耐热种质资源的筛选,同时对于加强茄子耐热分子育种有重要的现实意义。鉴于此,笔者综述了茄子耐热性生理生化分析、耐热性鉴定方法与指标和耐热分子机制的研究进展,以期今后进一步开

展茄子耐热性研究以及茄子耐热新品种的分子选育工作提供参考和理论依据。

#### 1 高温胁迫对茄子生理生化的影响

**1.1 高温胁迫对茄子幼苗细胞膜系统的影响** 高温胁迫处理导致的细胞膜伤害与质膜透性的增加是植物体高温受损害的本质之一<sup>[4]</sup>。研究表明,高温使得茄子幼苗的相对膜渗透性显著增大,并且不耐热品种的增加幅度要大于耐热品种,表明不耐热茄子品种的幼苗叶片细胞膜受到的高温胁迫伤害更大<sup>[5-7]</sup>。高温胁迫诱导茄子幼苗的丙二醛(MDA)含量、O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量显著提高,细胞膜系统受伤害严重<sup>[8-12]</sup>。也有研究人员报道,43/38℃(昼/夜)高温处理下的茄子幼苗热害指数升高,电解质渗透率、MDA含量均显著增加<sup>[6,13]</sup>。有研究表明,不论是耐热还是不耐热茄子品种,经过高温胁迫处理后都会出现叶肉细胞质壁分离、叶绿体膨大变型、淀粉颗粒显著减少、相对电解质渗透率显著增加等现象,并且相对于不耐热品种来说,耐热茄子品种的出现时间较迟,相对电解质渗透率升高幅度较低<sup>[14-15]</sup>。

**1.2 高温胁迫对茄子幼苗光合特性的影响** 徐春香<sup>[7]</sup>根据半致死温度从9个茄子品种中筛选出不耐热品种“黑色绿库茄”和耐热品种“早收王一号”,在41/36℃(昼/夜)高温胁迫处理下,茄子幼苗的PS II光化学淬灭系数(qP)、光合电子传递量子效率(ΦPS II)和非循环电子传递速率(ETR)、叶绿素a和b含量、叶绿素总量以及总类胡萝卜素(Caro)含量都显著下降,并且不耐热品种的下跌幅度要大于耐热品种,表明高温胁迫导致茄子幼苗叶片光合作用下降,不耐热茄子品种“黑色绿库茄”的光能分配比例较低。同样,张雅等<sup>[11-12]</sup>

**基金项目** 国家大宗蔬菜体系(CARS-25);上海市农业科学院卓越团队建设项目(农科创2017(B06))。

**作者简介** 刘晓慧(1996—),女,山西临汾人,硕士研究生,研究方向:茄子育种。\*通信作者,农艺师,从事蔬菜种植研究。

**收稿日期** 2020-07-01

对不同耐热性茄子品种的研究表明,茄子幼苗的光系统 II 的原初光量子效率( $F_v/F_m$ )、光系统 II 的潜在活性( $F_v/F_o$ )、 $\Phi PS II$ 、 $qP$ 、ETR 及天线色素光能转化效率( $F'_v/F'_m$ )等指标在高温胁迫处理下均显著降低,且不耐热品种的降低幅度高于耐热品种,表明高温胁迫后耐热品种具有较高的光系统 II 活性,这与王梅等<sup>[16]</sup>的研究结果高度一致。吴雪霞等<sup>[8-10]</sup>通过多项研究表明高温胁迫处理会导致茄子幼苗的总叶绿素含量、叶绿素 a 和 b 含量显著下降;与对照相比,处理组的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(RuBisCO)活性和净光合速率( $P_n$ )均显著降低,气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )均显著增加。张志忠等<sup>[2]</sup>的研究结果显示,高温胁迫下茄子幼苗根系活力下降,呼吸速率加快,导致蒸腾速率和光合色素降解加快,分解代谢增强,能量消耗增加,严重影响茄子幼苗的生长发育,同时耐热品种呼吸速率增幅较小,胁迫解除后回降较快;常态下具有较高的蒸腾速率,有利于体温的降低。

**1.3 高温胁迫对茄子保护酶活性和渗透调节物质含量的影响** 植物在逆境胁迫中,体内的活性氧(ROS)会过量积累进而产生伤害,植物体内存在酶促(SOD, POD 和 CAT)和非酶促(AsA-GSH 循环系统)2类 ROS 自由基清除系统,在清除 ROS 自由基、维持膜结构和功能完整性方面起着重要作用<sup>[17-18]</sup>。高温胁迫处理下,茄子幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性均显著降低,胁迫解除之后,酶活性均有所回升,并且相对于耐热品种来说,不耐热品种的酶活性下降幅度大,回升幅度小<sup>[7,11-12]</sup>。吴雪霞等<sup>[8-10]</sup>报道显示,高温胁迫处理下茄子幼苗的 SOD、POD、CAT 和 APX 活性均显著提高,抗氧化物质(AsA、GSH)含量逐渐上升,AsA/DHA、GSH/GSSG 比值降低,脯氨酸(Pro)和可溶性蛋白含量显著增加,这与李艳艳等<sup>[14-15]</sup>的结论相符。范飞等<sup>[19]</sup>报道显示,在高温胁迫下,各品种的茄子幼苗 Pro 含量均显著增加,而可溶性蛋白含量均呈现显著下降的趋势,其中耐热品种茄子幼苗 Pro 含量增加最明显,而可溶性蛋白含量下降幅度最小。另外,经测定,耐热茄子品种“杭茄一号”的保护酶(SOD、POD、CAT)活性在高温胁迫处理下较为稳定,而其余品种的保护酶活性均显著下降。

## 2 茄子耐热鉴定指标的筛选

鉴定、筛选茄子耐热种质资源,选育耐热茄子新品种是解决茄子品种高温热害的最根本和最有效的途径,而可靠、快速、准确的耐热鉴定方法体系的建立以及能够实际的反应不同耐热品种对高温胁迫做出反应的耐热性鉴定指标的选用是耐热性鉴定的前提和根本。因此,选择快速可靠的茄子耐热性指标以构建全面准确、方便快捷的茄子耐热性评估方法体系,对阐明茄子耐热性分子机制、鉴定不同茄子品种的耐热性强弱以选育耐热性强的茄子新品种具有重要意义。

目前,对茄子的耐热性鉴定一般包括 2 个时期:苗期和田间自然高温时期。通过对 6 份茄子材料苗期和田间自然高温时期的鉴定,李植良等<sup>[20]</sup>发现苗期和田间自然高温时

期,通过热害指数和细胞膜电导率都可以有效区分不同品种茄子幼苗的耐热性强弱,因此热害指数和细胞膜电导率都可作为茄子耐热性快速鉴定的首选指标。另外,有很多研究人员经常把可溶性糖、可溶性蛋白、丙二醛含量、叶绿素含量以及各种抗氧化酶的活性等指标作为茄子苗期耐热性评价依据<sup>[20-22]</sup>。热害指数、细胞膜电导率在一定程度上可以有效地反映茄子幼苗的耐热性强弱,因此可以作为鉴定茄子幼苗耐热性的指标;可溶性糖含量与上述 2 个指标呈显著相关关系,因此可以作为耐热性的辅助鉴定指标;相反叶片叶绿素相对含量、Pro 含量和 MDA 含量与上述各指标的相关性较小,不适用于茄子耐热性的鉴定<sup>[23]</sup>。Faiz 等<sup>[24]</sup>通过测定苗期形态(叶片/植株数、叶面积、根冠长度、植物生物量)、生理(光合速率、气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率、叶绿素含量)和生化(超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶)特征,作为评价所选茄子基因型的耐热性指标。有研究也表明,蒸腾速率的变化量和根系活力等可作为茄子耐热性的苗期筛选指标<sup>[25]</sup>。

田间自然高温时期对于茄子的耐热性鉴定主要侧重于茄子的生殖生长阶段,即其开花和坐果的表现。不同作物耐热性鉴定指标也不尽相同,通常被用于田间耐热性品种选育鉴定的有田间的坐果率和花粉活力<sup>[26]</sup>、根系活力和结球率<sup>[27]</sup>等指标。李植良等<sup>[20]</sup>试验结果表明,正常花率、坐果率和商品果率 3 个测定指标中,只有商品果率能够明显区分不同茄子品种间的耐热性差异,而另外 2 个指标只能用于区分少数耐热性差的极端品种。因此,商品果率应作为茄子田间耐热性鉴定的首选指标。但是有研究表明,不适宜把花粉活力作为茄子耐热性的鉴定指标,因为在高温胁迫处理下,耐热性不同的茄子品种间不同花柱类型花的比例、花粉活力与其产量高低均无显著相关,但同一品种一般表现为长花柱类型花的花粉活力高于中短花柱类型<sup>[28]</sup>。

田间自然高温鉴定具有直观准确的特点,更加符合实际的生产栽培情况,但其缺点在于鉴定周期长、工作烦琐、工作量大,难以满足便捷快速的需要。因此,为了更好地实现对茄子耐热品种的快速、精准、便捷的鉴定,应该将茄子幼苗室内鉴定同田间高温鉴定相结合,综合判断茄子的耐热性,同时对 2 种鉴定方法的结果进行相关性和可靠性分析,从而更好地筛选出可靠、简便的茄子耐热性鉴定指标,以构建可靠、快速、准确的耐热鉴定方法体系。

## 3 茄子耐热相关分子标记的研究

**3.1 茄子耐热基因的研究** Santhiya 等<sup>[29]</sup>在夏季(3—7月)和秋季(7—11月)2个生长期对 62 个茄子品种的生长和产量性状进行评价,初步确定了具有优良耐热性的瓜哈拉茶多亚型、DBL-21 型和 DBL-08 型基因,为育种提供了新的耐热性基因来源。杨洋等<sup>[30]</sup>依据与耐热相关的 EST 序列,设计了 32 对 SSR 引物。通过转录组分析 42 °C 高温胁迫 6 h 的茄子热敏感品种和耐热品种的热激蛋白(Hsps)和热激转录因子(Hsfs)的基因表达,鉴定了 5 种茄子耐热相关基因(*SmHsf1b*、*Sm17.9B-sHsp*、*Sm26.4-sHsp*、*SmcpHsc70-2* 和

*SmHsp90-7.2*),这些基因在不耐热/耐热茄子品种中的表达规律相类似,但是在持续高温处理下,耐热品种中的表达量要显著高于不耐热品种。另外,研究还发现 Hsps 和 Hsfs 基因家族表达模式类似,大多数家族成员参与了茄子苗期对高温的响应<sup>[31]</sup>。Li 等<sup>[32]</sup>利用 cDNA-AFLP 和 Q-PCR 研究了茄子幼苗在 43 °C 高温下分别处理 0、6、12 h 后的差异基因表达,成功对 24 个转录衍生片段(TDFs)进行了分离、克隆和测序。通过 BLAST 比对发现,15 个热应激反应转录产物与编码小分子休克蛋白、抗病蛋白、应激相关蛋白、光合作用相关酶、蛋白生物合成等的转录产物具有相似性。Wu 等<sup>[33-34]</sup>利用转录组对商品成熟期的茄子果实进行 38 与 45 °C 的高温处理,在 2 种不同高温环境下分别处理 3 和 6 h,之后取茄子的果皮进行转录组测序和生物信息学分析,结果表明不同处理之间的共同发生差异表达的基因有 770 个,共发现了 16 个与花青素的生物合成相关的基因,同时对查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)家族关键花青素生物合成基因家族的表达谱显示, *PAL*、*4CL* 和 *AN11* 基因主要在 5 个组织中表达。*CHI*、*F3'5'h*、*DFR*、*3GT* 和 *bHLH1* 基因在花和果皮中表达。在高温胁迫下,52 个关键基因表达水平降低。相比之下,38 °C 处理 3 h 后,8 个类似于 *SmCHS4* 的关键基因的表达模式被上调。对推测的 CHS 蛋白进化关系、顺式调控元件和调控网络的比较分析表明,SmCHS 基因家族具有保守的基因结构和功能多样性。通过转录组测序,Lv 等<sup>[35]</sup>发现在高温条件下,茄子开花后第 10 天下调基因数量多于上调基因,差异表达基因数量多于花后第 15、20 天;花青素合成途径中的关键基因 *CHI*、*3GT*、*F3'5'h*、*DFR2*、*ANS*、*F3H* 以及大部分 *ERF*、*WRKY*、*bHLH*、*MYB* 转录因子在开花后第 10 天均下调。结果表明,在茄子果皮着色前期,高温通过转录因子的调控抑制了花青素生物合成途径中关键基因的表达,导致总花青素含量显著降低,这可能会降低茄子果皮的色泽。

**3.2 茄子耐热 QTL 定位的研究** 樊绍翥等<sup>[36]</sup>分别对耐热性不同的 6 份茄子的 F<sub>2</sub> 代材料进行了热害指数正态性检验、质膜透性正态性检验、游离脯氨酸含量正态性检验和超氧化物歧化酶活性正态性检验,结果表明 F<sub>2</sub> 代材料的主要耐热性状均呈现连续性变异,并且符合正态分布。该结果证明了茄子的耐热性属于数量性状,所以可以采用数量性状遗传学方法对茄子耐热性进行遗传分析。数量性状位点(QTL)定位是指控制数量性状的基因在基因组中的位置,这是 1 种鉴定耐热性相关基因的有效途径,近年来对于水稻<sup>[37-38]</sup>、小麦<sup>[39-40]</sup>耐热性鉴定的 QTL 定位研究较广泛。另外,Wen 等<sup>[41]</sup>将常规 QTL 定位、QTL-seq 分析和 RNA-seq 技术相结合,在 5 种主要 QTL 内检测到番茄 4 个耐热相关候选基因(*SlCathB2*、*SIGST*、*SIUBC5* 和 *SLARG1*),研究结果对 *HSR* 基因的精细定位、鉴定和耐热性改良育种具有重要的应用价值。但是,关于茄子耐热 QTL 定位的研究,目前还鲜有报道。

目前上海市农业科学院选择耐热差异显著的耐热和热敏亲本构建 F<sub>2</sub> 群体,从 F<sub>2</sub> 群体中选取目标性状表型极端的单株,构建 2 个 DNA 池,分析耐热池和热敏池之间的 SNP 变

异,计算每个 SNP 位点的 SNP-index 值,根据 SNP-index 分布预测 QTLs 区间。在预测的 QTLs 的基因组区段内设计 P<sub>1</sub> 和 P<sub>2</sub> 有多态性的 SNP、Indel 分子标记,将标记在 F<sub>2</sub> 分离群体中单株扩增,调查群体单株的耐热表型,构建遗传图谱,初步定位与茄子耐热 QTLs 紧密连锁的分子标记。

#### 4 问题与展望

近年来,随着数量遗传学和分子生物学的结合发展,为各种粮食、果蔬作物的育种开辟了新的方向,通过分子标记和 QTL 定位能够有效鉴定植物耐热性相关基因。选择准确的耐热性评价指标是进行分子标记和 QTL 定位的基础。因此,快速准确地发现高效有力的耐热鉴定指标并且开发出高通量精准的鉴定技术,两者的相互结合应用对于未来植物作物的耐热性研究至关重要。当前科研人员采用的耐热性鉴定指标有很多,选用的耐热材料也多种多样,因此各自定位的 QTL 数量、位置都有不同。但是,目前 QTL 定位存在效应值低的严重缺陷,其中有很多并不能用于植物作物育种上的分子标记。所以,为了抵抗日益增加的环境高温胁迫伤害,对于茄子耐热的分子标记和 QTL 定位研究还需进一步加强,尽早筛选到茄子主效 QTL,同时结合高通量测序技术开发出紧密连锁的分子标记,构建连锁分子标记体系,对于耐热性强的茄子新品种培育至关重要。

目前,各学者仍然是把茄子的外部形态、经济性状指标和生理生化检测指标等作为筛选耐热性强的茄子品种的主要评价依据,而对于分子标记和 QTL 定位辅助育种新技术应用几乎是处于零起步阶段,茄子耐热相关基因的分离、鉴定、分析,分子标记的开发以及对茄子耐热的分子机制阐述等均处于起步阶段。因而,接下来的研究应当重点落实在加快分离筛选热响应基因,并探究其结构和功能,同时从 DNA、RNA 和蛋白质水平以及基因组 DNA 甲基化等水平上进一步阐明茄子的耐热机理。应利用现代分子标记和 QTL 定位辅助育种手段来进一步加快构建我国茄子种质中的耐热基因及其连锁分子标记体系,进而发展高效有力的耐热育种及种质改良技术,以推动茄子设施专用优良品种的选育。

#### 参考文献

- [1] 刘富中,连勇,陈钰辉,等.长茄新品种长杂 8 号的选育[J].中国蔬菜,2016(12):53-55.
- [2] 张志忠,吴菁华,黄碧琦,等.茄子耐热性苗期筛选指标的研究[J].中国蔬菜,2004(2):4-7.
- [3] 连勇,刘富中,田时炳,等.“十二五”我国茄子遗传育种研究进展[J].中国蔬菜,2017(2):14-22.
- [4] MARTINEAU J R, SPECHT J E, WILLIAMS J H, et al. Temperature tolerance in soybeans. I. Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability[J]. Crop science, 1979, 19(1):75-78.
- [5] 李涛,李植良,夏碧波,等.茄子创新资源的耐热及抗青枯病评价研究[J].中国农学通报,2017,33(36):72-77.
- [6] 孙保娟,黎振兴,罗少波,等.持续高温胁迫对茄子幼苗几个主要生理指标的影响[J].热带作物学报,2010,31(9):1528-1534.
- [7] 徐春香.高温胁迫对茄子幼苗光能分配及抗氧化活性的影响[D].杭州:浙江农林大学,2013.
- [8] 吴雪霞,查丁石,朱宗文,等.外源 24-表油菜素内酯对高温胁迫下茄子幼苗生长和抗氧化系统的影响[J].植物生理学报,2013,49(9):929-934.
- [9] WU X X, YAO X F, CHEN J L, et al. Brassinosteroids protect photosynthesis and antioxidant system of eggplant seedlings from high-temperature stress[J]. Acta physiologiae plantarum, 2014, 36(2):251-261.
- [10] 吴雪霞,张圣美,张爱冬,等.外源褪黑素对高温胁迫下茄子幼苗光合

- 和生理特性的影响[J].植物生理学报,2019,55(1):49-60.
- [11] 张雅,何勇,朱祝军.不同茄子品种幼苗耐热性研究[J].中国蔬菜,2009(24):30-35.
- [12] 张雅,傅娟妃.高温胁迫对茄子幼苗抗氧化系统和叶绿素荧光参数的影响[J].浙江农业科学,2010,51(2):246-250.
- [13] 贾开志,陈贵林.高温胁迫下不同茄子品种幼苗耐热性研究[J].生态学杂志,2005,24(4):398-401.
- [14] 李艳艳,王俊青,李植良,等.高温胁迫对不同耐热性茄子叶肉细胞超微结构的影响[J].江苏农业科学,2018,46(18):138-140.
- [15] 李艳艳,王俊青,李植良,等.短期高温胁迫对茄子主要生理指标及叶片解剖结构的影响[J].热带作物学报,2016,37(9):1774-1780.
- [16] 王梅,高志奎,黄瑞虹,等.茄子光系统II的热胁迫特性[J].应用生态学报,2007,18(1):63-68.
- [17] FAN H F, DU C X, XU Y L, et al. Exogenous nitric oxide improves chilling tolerance of Chinese cabbage seedlings by affecting antioxidant enzymes in leaves[J]. Horticulture, environment, and biotechnology, 2014, 55(3): 159-165.
- [18] GADELHA C G, MIRANDA R D S, ALENCAR N L M, et al. Exogenous nitric oxide improves salt tolerance during establishment of *Jatropha curcas* seedlings by ameliorating oxidative damage and toxic ion accumulation[J]. Journal of plant physiology, 2017, 212: 69-79.
- [19] 范飞,李绍鹏,高新生,等.不同茄子品种幼苗耐热性比较研究[J].北方园艺,2013(15):15-19.
- [20] 李植良,孙保娟,罗少波,等.高温胁迫下华南茄子的耐热性表现及其鉴定指标的筛选[J].植物遗传资源学报,2009,10(2):244-248.
- [21] 李威,肖照鸥,吕玲玲.高温胁迫下茄子耐热性表现及耐热指标的筛选[J].热带作物学报,2015,36(6):1142-1146.
- [22] 孙保娟,李植良,黎振兴,等.茄子耐热性苗期鉴定研究[J].广东农业科学,2007,34(2):27-29.
- [23] 张冉,贾利,方凌,等.茄子耐热性苗期指标的筛选及耐热种质鉴定[J].长江蔬菜,2017(12):36-40.
- [24] FAIZ H, AYYUB C M, KHAN R W, et al. Morphological, physiological and biochemical responses of eggplant (*Solanum melongena* L.) seedling to heat stress[J]. Pakistan journal of agricultural sciences, 2020, 57(2): 371-380.
- [25] 张志忠.茄子耐热机理及苗期抗热性筛选指标的研究[D].福州:福建农林大学,2001.
- [26] 尹贤贵,罗庆熙,王文强,等.番茄耐热性鉴定方法研究[J].西南农业学报,2001,14(2):62-65.
- [27] 庞强强,蔡兴来,孙晓东,等.不同速生白菜苗期耐热性室内鉴定及耐热指标筛选[J/OL].基因组学与应用生物学,2020-01-21[2020-04-03].http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1369.Q.20200120.1742.006.html.
- [28] 张志忠,黄碧琦.23个茄子品种抗热性鉴定及其抗热机理的初步研究[J].热带作物学报,2011,32(1):61-65.
- [29] SANTHIYA S, SAHA P, TOMAR B S, et al. Heat stress tolerance study in eggplant based on morphological and yield traits[J]. Indian journal of horticulture, 2019, 76(4): 691-700.
- [30] 杨洋,田时炳,王永清,等.茄子耐热相关 EST-SSR 分子标记的研究[J].西南农业学报,2012,25(5):1798-1804.
- [31] 庞强强.茄子 *HSFs* 和 *HSPs* 基因鉴定及其在高温下的表达模式分析[D].广州:华南农业大学,2016.
- [32] LI Y Y, LI Z L, LI Z X, et al. Effects of heat stress on gene expression in eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings[J]. African journal of biotechnology, 2011, 10(79): 18078-18084.
- [33] ZHANG S M, ZHANG A D, WU X X, et al. Transcriptome analysis revealed expression of genes related to anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.) under high-temperature stress[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 1-13.
- [34] WU X X, ZHANG S M, LIU X H, et al. Chalcone synthase (CHS) family members analysis from eggplant (*Solanum melongena* L.) in the flavonoid biosynthetic pathway and expression patterns in response to heat stress[J]. PLoS One, 2020, 15(4): 1-18.
- [35] LV LL, FENG X F, LI W, et al. High temperature reduces peel color in eggplant (*Solanum melongena*) as revealed by RNA-seq analysis[J]. Genome, 2019, 62(7): 503-512.
- [36] 樊绍翥,谷晓华,安凤霞.茄子耐热性性状正态性遗传测验分析[J].北方园艺,2013(17):37-39.
- [37] LI M M, LI X, YU L Q, et al. Identification of QTLs associated with heat tolerance at the heading and flowering stage in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Euphytica, 2018, 214(4): 1-11.
- [38] TERAO T, HIROSE T. Temperature-dependent QTLs in indica alleles for improving grain quality in rice: Increased prominence of QTLs responsible for reduced chalkiness under high-temperature conditions[J]. Molecular breeding, 2018, 38(5): 1-20.
- [39] FENG J Y, WANG M N, SEE D R, et al. Characterization of novel gene *Yr79* and four additional quantitative trait loci for all-stage and high-temperature adult-plant resistance to stripe rust in spring wheat PI 182103[J]. Phytopathology, 2018, 108(6): 737-747.
- [40] LIU L, WANG M N, FENG J Y, et al. Combination of all-stage and high-temperature adult-plant resistance QTL confers high-level, durable resistance to stripe rust in winter wheat cultivar Madsen[J]. Theoretical and applied genetics, 2018, 131(9): 1835-1849.
- [41] WEN J Q, JIANG F L, WENG Y Q, et al. Identification of heat-tolerance QTLs and high-temperature stress-responsive genes through conventional QTL mapping, QTL-seq and RNA-seq in tomato[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 1-17.

(上接第34页)

- [76] YANG H, XU W, ZHOU Z, et al. Curcumin attenuates urinary excretion of albumin in type II diabetic patients with enhancing nuclear factor erythroid-derived 2-like 2 (Nrf2) system and repressing inflammatory signaling efficacies[J]. Exp Clin Endocrinol Diabetes, 2015, 123(6): 360-367.
- [77] MRUDULA T, SURYANARAYANA P, SRINIVAS P N B S, et al. Effect of curcumin on hyperglycemia-induced vascular endothelial growth factor expression in streptozotocin-induced diabetic rat retina[J]. Biochem Biophys Res Commun, 2007, 361(2): 528-532.
- [78] CECILIA O M, JOSÉ ALBERTO C G, JOSÉ N P, et al. Oxidative stress as the main target in diabetic retinopathy pathophysiology[J]. J Diabetes Res, 2019, 2019: 1-21.
- [79] RADOMSKA-LE ŚNIEWSKA D M, OSIECKA-IWAN A, HYC A, et al. Therapeutic potential of curcumin in eye diseases[J]. Central-Eur J Immunol, 2019, 44(2): 181-189.
- [80] YANG F, YU J Q, KE F, et al. Curcumin alleviates diabetic retinopathy in experimental diabetic rats[J]. Ophthalmic Res, 2018, 60(1): 43-54.
- [81] PEDDADA K V, BROWN A, VERMA V, et al. Therapeutic potential of curcumin in major retinal pathologies[J]. Int Ophthalmol, 2019, 39(3): 725-734.
- [82] GUPTA S K, KUMAR B, NAG T C, et al. Curcumin prevents experimental diabetic retinopathy in rats through its hypoglycemic, antioxidant, and anti-inflammatory mechanisms[J]. J Ocular Pharmacol Ther, 2011, 27(2): 123-130.
- [83] STEIGERWALT R, NEBBIOSO M, APPENDINO G, et al. Meriva® , a lecithinized curcumin delivery system, in diabetic microangiopathy and retinopathy[J]. Panminerva Med, 2012, 54: 11-16.
- [84] ALDEBASI Y H, ALY S M, RAHMANI A H. Therapeutic implications of curcumin in the prevention of diabetic retinopathy via modulation of anti-oxidant activity and genetic pathways[J]. Int J Physiol, Pathophysiol Pharmacol, 2013, 5(4): 194-202.
- [85] 陈小红,王云鹏,陈梅珠.VEGF在糖尿病性视网膜病变发病机制中的作用及抗VEGF治疗新进展[J].眼科新进展,2015,35(7):692-696.
- [86] LI J, WANG P P, YANG J, et al. Curcumin attenuates retinal vascular leakage by inhibiting calcium/calmodulin-dependent protein kinase II activity in streptozotocin-induced diabetes[J]. Cell Physiol Biochem, 2016, 39(3): 1196-1208.
- [87] ABDEL-MAGEID A D, ABOU-SALEM M E S, SALAAM N M H A, et al. The potential effect of garlic extract and curcumin nanoparticles against complication accompanied with experimentally induced diabetes in rats[J]. Phytomedicine, 2018, 43: 126-134.
- [88] 籍胤玺,金毅,金文波.姜黄素对糖尿病大鼠的心脏保护作用[J].临床心血管病杂志,2017,33(3):271-274.
- [89] YU W, WU J L, CAI F, et al. Curcumin alleviates diabetic cardiomyopathy in experimental diabetic rats[J]. PLoS One, 2012, 7(12): 1-11.
- [90] YU W, ZHA W L, KE Z Q, et al. Curcumin protects neonatal rat cardiomyocytes against high glucose-induced apoptosis via PI3K/Akt signalling pathway[J]. J Diabetes Res, 2016, 2016: 1-11.
- [91] 余薇.姜黄素对2型糖尿病心肌病的保护作用及机制研究[D].武汉:华中科技大学,2013.
- [92] BOARESCU P M, BOARESCU I, BOC SAN I C, et al. Antioxidant and anti-inflammatory effects of curcumin nanoparticles on drug-induced acute myocardial infarction in diabetic rats[J]. Antioxidants, 2019, 8(10): 1-18.
- [93] 徐秋玲,金秀东,张绪东,等.姜黄素对糖尿病大鼠心肌 NF-κB 的影响和机制研究[J].辽宁中医杂志,2013,40(12):2603-2605.
- [94] SOETIKNO V, SARI F R, SUKUMARAN V, et al. Curcumin prevents diabetic cardiomyopathy in streptozotocin-induced diabetic rats: Possible involvement of PKC-MAPK signaling pathway[J]. Eur J Pharm Sci, 2012, 47(3): 604-614.