果 树 学 报 2026,43(10):2761-2775
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20260020

西瓜种子萌发期耐热种质筛选与SV-GWAS分析

张艺滢[1,2],宋建飞[1],李楠楠[1],尚建立[1,2],周 丹[1],马双武[1],李 娜[1,2*]

([1]中国农业科学院郑州果树研究所,郑州 450009;[2]中国农业科学院国家南繁研究院,海南三亚 572024)

摘 要:【目的】热胁迫严重制约西瓜生产,本研究旨在探究种子萌发阶段耐热性的遗传基础。**【方法】**首先依据耐热表型极端材料(8R098与8R122)设立梯度温度,筛选评价萌发期耐热性的最佳温度;进而对90份西瓜核心种质进行高温发芽试验,通过发芽率、发芽势、发芽指数、相对发芽率和相对发芽势等指标构建评价体系,结合表型聚类筛选耐热萌发种质,并基于全基因组结构变异(SV)图谱开展全基因组关联分析(GWAS);最后通过功能注释与同源比对挖掘候选基因。**【结果】**相对发芽率等是评价萌发期耐热性的可靠指标,42 ℃为最佳筛选温度。表型聚类将种质划分为强耐热、中间型与热敏感三类,从中筛选出11份强耐热核心种质。GWAS共鉴定出55个显著关联SV位点,如SV5589、SV1590、SV7404和SV7775等。通过同源比对与文献验证,进一步获得4个高置信度耐热候选基因,分别编码HD-ZIP III转录因子、PPR蛋白、HSP20分子伴侣及DEAD-box RNA解旋酶,其同源基因均已被证实参与热胁迫响应。**【结论】**本研究建立了高效的西瓜萌发期耐热性评价体系,筛选出优异耐热种质,并鉴定出多个关键SV位点及4个功能明确的耐热候选基因。本研究结果为西瓜耐热性遗传改良提供了筛选方法、亲本材料与基因靶点,并为后续分子机制解析及标记辅助育种奠定了重要基础。

关键词:西瓜;种质资源;萌发期;耐高温;结构变异;候选基因

中图分类号:S651 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)10-2761-15

Screening of heat-tolerant germplasm and SV-GWAS analysis in watermelon at germination stage

Zhang Yiying[1,2], Song Jianfei[1], Li Nannan[1], Shang Jianli[1,2], Zhou Dan[1], Ma Shuangwu[1], Li Na[1,2*]

([1]Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, Henan, China; [2]National Nanfan Research Institute (Sanya), Chinese Academy of Agricultural Sciences, Sanya 572024, Hainan, China)

Abstract:【Objective】As global temperatures continue to rise, heat stress has become a primary environmental factor limiting sustainable crop production.. Seed germination, the initial stage of the plant life cycle, is highly sensitive to elevated temperatures. Its performance directly determines field emergence uniformity and early seedling establishment, ultimately impacting yield and quality. However, systematic research on heat tolerance at this critical stage remains insufficient, and the genetic loci regulating watermelon seed germination under heat stress are still unclear. This study aimed to establish an efficient evaluation and screening system for heat tolerance during watermelon germination, to identify superior heat-tolerant germplasm resources, and to pinpoint key genetic loci through Structural Variation-based Genome-Wide Association Study (SV-GWAS), thereby elucidating the genetic regulatory mechanisms of heat tolerance and providing a theoretical foundation and genetic resources for breeding heat-tolerant watermelon varieties.【Methods】Initially, to determine the optimal stress temperature for evaluating germination-stage heat tolerance, a temperature gradient using 33 ℃ as control and 42 ℃ and 45 ℃ as stress treatments was established. Based on the germination performance of a heat-tolerant line (8R098) and a heat-sensitive line (8R122) under these gradients and in accordance with existing lit-

收稿日期:2026-01-14 **接受日期:**2026-03-13

基金项目:国家园艺种质郑州西瓜、甜瓜分库运行服务(NHGRC2025-NH00-3);中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ASTIP-2025-ZFRI)

作者简介:张艺滢,女,在读硕士研究生,研究方向为西瓜耐热研究。E-mail:zhang-yiying@foxmail.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail:lina01@caas.cn

erature, 42 ℃ was selected as the standard stress temperature. Subsequently, 90 modern cultivated watermelon core accessions were selected; seeds from each accession were soaked in room-temperature distilled water for 24 h, then divided into a control group (5 seeds, 33 ℃) and a treatment group (15 seeds as 3 biological replicates, 42 ℃). Germination assays were conducted in an artificial climate chamber (16 h light/8 h dark, 70% relative humidity) using 90 mm Petri dishes lined with moist filter paper. Germination was defined as radicle emergence ≥1 mm. A multi-index evaluation system comprising Germination Percentage (GP), Germination Potential (GE), Germination Index (GI), Relative Germination Percentage (RGP), and Relative Germination Potential (RGE) was constructed. Correlation analysis and hierarchical clustering were performed for phenotypic evaluation and heat-tolerant germplasm screening. Finally, leveraging a previously constructed whole-genome SV map (30× sequencing depth) and the phenotypic data, a GWAS was conducted using the GAPIT package with four models (GLM, FarmCPU, BLINK, and MLMM), incorporating PCA and kinship matrices to control population structure. A stringent Bonferroni-corrected genome-wide significance threshold of $-\log_{10}(P) \geqslant 5$ was applied to systematically identify SV loci significantly associated with heat tolerance during watermelon seed germination.【Results】Experimental validation confirmed 42 ℃ as the optimal stress temperature. Correlation analysis revealed highly significant positive correlations ($r > 0.966$) among all evaluated indices, confirming their reliability for assessing germination-stage heat tolerance. Following data standardization, the optimal cluster number was determined to be three based on the silhouette coefficient and elbow method. K-means clustering clearly partitioned 88 accessions (two accessions with invalid RGP/RGE were excluded) into three phenotypically distinct groups: highly heat-tolerant (10 accessions), moderately heat-tolerant (10), and heat-sensitive (68), with extremely significant differences observed across all measured indicators among the groups. A comprehensive evaluation ultimately identified 11 elite heat-tolerant core accessions (8R001, 8R003, 8R005, 8R009, 8R015, 8R019, 8R097, 8R098, 8R099, 8R102, and 8R109). GWAS analysis identified a total of 55 SV loci significantly associated with heat tolerance at the genome-wide level, including 19 loci for GP, 20 for GE, 29 for GI, 10 for RGP, and 15 for RGE. The association signals were dispersed without major peaks, indicating that germination-stage heat tolerance was governed by multiple minor-effect loci. Notably, 55 high-confidence SV loci (e. g., SV5589, SV1590, SV7404, and SV7775) were reproducibly detected across multiple statistical models and traits, demonstrating robust and reliable associations. To further explore the functional relevance of these loci, we performed BLASTx annotation on all 55 significant SV loci. Among them, 12 loci yielded significant hits in the non-redundant protein database. Through BLASTp-based homology searches against Arabidopsis and rice protein databases combined with extensive literature validation, we successfully identified four high-confidence candidate genes located at or adjacent to four representative SV loci (SV1590, SV5589, SV7404, SV7775). These genes encode: (1) an HD-ZIP Ⅲ transcription factor (*Cla97C02G047220*) harboring SV1590 in its intron, which exhibits homology with Arabidopsis REVOLUTA (*REV, At5G60690*), a core component of the miR165/166-mediated heat tolerance pathway; (2) a PPR protein (*Cla97C08G153120*) with SV5589 located downstream, showing high homology to a rice PPR protein (*XP_015632183. 1*) closely related to the functionally validated heat tolerance gene *OsPPR8*; (3) an HSP20 chaperone (*Cla97C10G198670*) with SV7404 downstream, sharing homology with Arabidopsis *AT5G51440* (HSP23. 5-M), a member of the small heat shock protein family essential for thermotolerance; and (4) a DEAD-box RNA helicase (*Cla97C11G214970*) carrying SV7775 in its intron, displaying 68. 53% identity with Arabidopsis *RH20* (*AT1G35530*), whose family members *LOS4* and *STRS1*/*STRS2* have been experimentally demonstrated to participate in heat

stress responses. The orthologs of all four candidate genes in model plants have been repeatedly validated as functional regulators of heat tolerance, involving diverse mechanisms such as small RNA-mediated transcriptional reprogramming, mitochondrial RNA splicing, protein chaperone activity, and RNA metabolism.【Conclusion】This study successfully established a rapid, germination-stage-specific heat tolerance evaluation system using 42 ℃ as the optimal stress temperature and identified 11 promising heat-tolerant core accessions that can be directly utilized as elite parents in breeding programs. Through comprehensive SV-GWAS, we systematically dissected the polygenic genetic architecture underlying this trait and identified 55 significant SV loci. Most importantly, by integrating functional annotation, comparative genomics, and literature-based validation, we pinpointed four high-confidence candidate genes with well-documented roles in heat stress responses in model plants. These findings not only provide an efficient screening method and valuable germplasm resources for heat-tolerance breeding but also deliver prioritized gene targets for subsequent functional characterization and marker-assisted selection. The research outcomes lay a solid theoretical and material foundation for unraveling the molecular mechanisms of watermelon heat tolerance and for its genetic improvement through modern breeding strategies.

Key words: Watermelon; Germplasm resources; Germination stage; Heat tolerance; Structural variations; Candidate genes

西瓜（*Citrullus lanatus*）是全球范围内广泛种植的重要经济作物，在20~32 ℃的温度范围内生长最为适宜[1-3]。近年来，全球气温持续升高，热胁迫已成为制约作物安全生产的主要环境因子[4]。同时，随着市场对跨季节消费需求的增长，设施栽培等模式日益普遍，高温胁迫已成为限制其高产稳产的主要环境因子[5]，不仅会降低植株的光合效率、扰乱其代谢稳态，还可引发叶片萎蔫与坏死等症状[4,6]，最终造成作物产量与品质的显著下降[7]。种子萌发作为植物生命周期的起始阶段，对温度变化尤为敏感。高温胁迫常导致作物陷入热休眠或出现生长停滞，表现为发芽活力降低、萌发进程受阻[8]。此外，发芽阶段的热应激还会对种子质量、休眠、出苗及幼苗形态建成等多个环节产生不利影响[9-10]，严重损害种子活力与发芽能力[11]。因此，选育与推广耐热作物品种，是应对全球气候危机、保障农业可持续发展的迫切需求。

近年来，基因组学技术的进步为解析复杂农艺性状的遗传基础提供了有力工具。全基因组关联分析（GWAS）已成为定位重要性状遗传位点的核心方法之一[12]。结构变异（structural variation，SV）作为一类重要的基因组变异类型，通常指长度不小于50 bp的DNA序列差异[13]，涵盖缺失、插入、重复、倒位和易位等多种形式[14]，其形成机制多样，涉及非同源末端连接、非等位同源重组及转座元件插入等过程[15-16]。研究表明，SV在植物中调控重要性状[17-18]，如水稻中的雄性不育[19]、棉花中的植物结构[20]、番茄的果实形状[21]以及瓜类中的性别和果肉颜色[22-23]。然而，目前尚未见利用全基因组SV图谱对西瓜种子萌发期耐热性进行GWAS分析的系统研究。

鉴于此，本研究首先明确西瓜萌发期耐高温筛选的最佳温度，并基于该温度指标对90份西瓜资源的萌发期耐高温性进行鉴定，旨在建立一套高效的西瓜萌发期耐热性评价体系。通过对90份种质在高温下萌发的表型分析和聚类分析，筛选出优异耐高温种质。结合全基因组结构变异（SV）图谱进行关联分析，鉴定出多个与耐热性显著相关的SV位点，以期为西瓜耐热种质的快速筛选提供可靠方法，所获得的耐热材料与遗传位点为后续育种及基因功能解析奠定重要基础。

1　材料和方法

1.1　材料

本研究所用的西瓜材料来源于已发表的西瓜核心种质资源[23]中的122份现代栽培西瓜种质。为筛选具有原始耐热特性的种质，在保障发芽试验可操作的前提下，剔除了32份种子量不足或属于黏籽西瓜的材料，最终保留90份种质用于评价[23]（种质信

息参见原文表S5）。从每份材料中均匀选取20粒饱满、无病害的种子，开展系统的耐热性筛选。本研究所用种子均由国家西瓜甜瓜种质资源中期库（郑州）提供。

基于上述筛选结果，进一步选取在生长季表现出广泛热耐受性的材料8R098（华北地区黄肉地方种，DNA code：CR168）以及对高温敏感的材料8R122（华南地区小西瓜栽培种，DNA code：CR192），用于后续深度耐热评价与温度梯度试验。每份材料每个处理选取10粒大小、饱满度一致的健壮种子用于控制条件下的耐高温差异温度筛选试验。

1.2 西瓜耐高温差异温度的筛选

为筛选适用于西瓜萌发期耐热性鉴定的差异温度，以耐热性表现差异明显的两份材料为基础，设置了梯度高温处理，通过比较其萌发情况，以确定有效的胁迫温度条件。参考已在西瓜幼苗研究中得到验证的温度处理方案[24-25]，本研究以33 ℃为适宜萌发的对照温度，并设置42 ℃与45 ℃两个梯度作为高温胁迫条件，以建立萌发期的耐热性筛选体系。使用人工气候培养箱进行恒温催芽试验，每日调查并记录各处理种子的发芽数，持续6 d。每个处理均设3次生物学重复。

1.3 西瓜种质资源的表型评价

将每份种质的20粒种子在室温清水中浸泡24 h以促进萌发。随后，将种子分为两组：对照组（5粒种子）置于33 ℃条件下发芽；处理组（剩余15粒种子）均分为3个生物学重复（每重复5粒），置于42 ℃条件下进行发芽胁迫试验。所有发芽试验均在人工气候培养箱中进行，设置光周期为16 h光照/8 h黑暗，相对湿度维持在70%左右。所有种子均播种于铺有双层湿润滤纸的90 mm透明培养皿中。以胚根突破种皮且长度≥1 mm作为种子发芽的标准。在为期6 d的发芽期内，每24 h记录1次各培养皿的发芽种子数，并及时移除已发芽的种子，根据需要补充水分以维持滤纸湿润。

分别按照表1公式计算发芽率（germination percentage，GP）、发芽势（germination energy，GE）、发芽指数（germination index，GI）、相对发芽率（relative germination percentage，RGP）和相对发芽势（relative germination energy，RGE）。

1.4 西瓜耐高温种质资源的GWAS分析

前期研究完成了对西瓜自交系DR117的高质量基因组组装及变异分析[23]。该组装版本总长约371.8 Mb，scaffold N50为35.2 Mb，其11个super scaffolds已明确对应至11条染色体（对应关系详见原文图S1）[23]，连续性与完整性优于多个已发表的西瓜参考基因组。该研究共鉴定出11 620个SV（包括6023个缺失、795个重复、65个倒位和4737个易位，详见原文表S7[23]）。本研究直接采用这套已完整注释的全基因组SV数据集结合萌发期耐热性表型数据，利用GAPIT软件包进行全基因组关联分析[26-27]。分析采用GLM、FarmCPU、BLINK和MLMM 4种模型[28]，这些模型在计算过程中均已集成主成分分析（PCA）与亲缘关系矩阵，以有效控制群体结构造成的假阳性。为保障结果可靠性，本研究采用严格的Bonferroni校正法确定全基因组显著性阈值，设定为$-\log_{10}(P)\geqslant 5$。

表1 西瓜萌发期耐热性评价指标计算公式

Table 1 Calculation formula for heat tolerance evaluation index during watermelon germination period

指标 Parameter	计算公式 Calculation formula	说明 Explanation
发芽率 Germination percentage，GP/%	$(N_p/N_t)\times100$	N_p-发芽种子数，N_t-测试种子总数 N_p-number of germinated seeds，N_t-total number of seeds tested
发芽势 Germination energy，GE/%	$(n_3/N_t)\times100$	n_3-3 d发芽种子数，N_t-测试种子总数 n_3-number of seeds germinated on day 3，N_t-total number of seeds tested
发芽指数 Germination index，GI/%	$\sum n$	n-试验中每天的累计发芽率 n-cumulative germination percentage per day during the test
相对发芽率 Relative germination percentage，RGP	S_i/K_i	S_i-胁迫条件下的发芽率，K_i-非胁迫条件下的发芽率 S_i-germination percentage under stress conditions，K_i-germination percentage under non-stress conditions
相对发芽势 Relative germination energy，RGE	S_3/K_3	S_3-胁迫条件下第3天的发芽率，K_3-非胁迫条件下第3天的发芽率 S_3-germination percentage on day 3 under stress conditions，K_3-germination percentage on day 3 under non-stress conditions

2　结果与分析

2.1　西瓜耐高温差异温度的筛选

笔者通过对不同高温胁迫下西瓜种质发芽情况的比较，确定萌发期耐热性筛选的适宜条件。如图1所示，不同种质在不同温度下的发芽表现存在明显差异。其中，材料8R122在适宜温度（33 ℃）下发芽迅速且发芽率高，但在42 ℃和45 ℃高温胁迫下基本不能发芽，这一结果与其田间不耐热的表现一致。相比之下，材料8R098在高温胁迫下仍能保持一定的发芽能力，但其发芽表现受温度影响明显：在45 ℃下发芽率较低，且发芽过程在第4天即停止；而在42 ℃下发芽率较高，在6 d试验期内持续发芽，与8R122的表现形成鲜明对比。基于以上结果，本研究选择42 ℃处理6 d作为西瓜萌发期耐热性筛选的标准条件。

2.2　西瓜种质资源的耐热性表型评价

对选自代表性核心种质的90份西瓜材料进行高温萌发表型分析，该群体遗传背景清晰、多样性丰富[23]，为后续关联分析奠定了基础。表型分析显示，群体内存在广泛的遗传变异，为后续关联分析提供了条件。如图2和表2所示，极端材料间差异明显：耐热种质（如8R003、8R005等）在高温下各项指标（GP、GE、GI、RGP、RGE）均保持较高水平，而热敏感种质则普遍偏低，初步验证了筛选体系的有效性。进一步统计发现，近半数材料（42份，占46.7%）在高温下完全不能发芽，表现为极端敏感；31份（34.4%）材料的相对发芽率（RGP）低于0.5，属于中

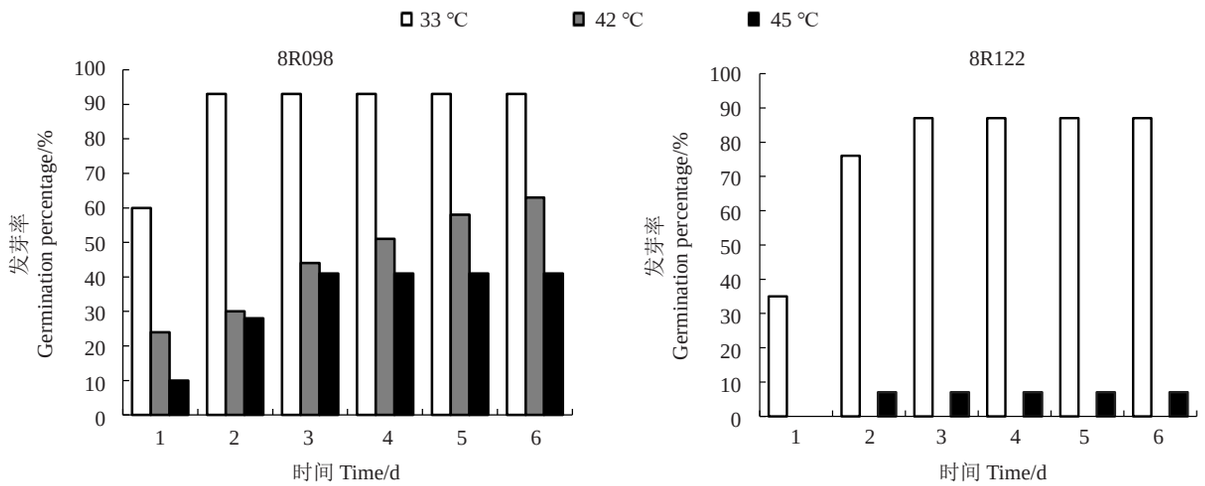

图1　8R098和8R122在不同温度处理下的发芽率

Fig. 1　Germination percentage of 8R098 and 8R122 under different temperature treatments

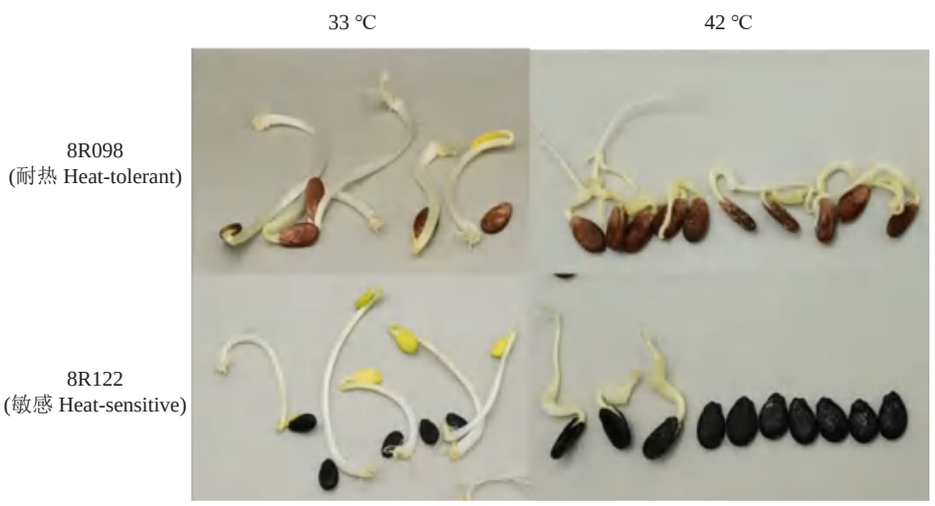

图2　8R098和8R122在33 ℃和42 ℃下第6天的发芽情况

Fig. 2　Germination conditions of 8R098 and 8R122 on the 6th day at 33 ℃ and 42 ℃

表 2 西瓜种质资源耐高温性状筛选结果

Table 2 Screening results of heat-tolerant watermelon germplasm resources

编号 ID	发芽率 GP/%	发芽势 GE/%	发芽指数 GI/%	相对发芽率 RGP	相对发芽势 RGE	编号 ID	发芽率 GP/%	发芽势 GE/%	发芽指数 GI/%	相对发芽率 RGP	相对发芽势 RGE
8R001	46.7	46.7	371.7	0.583	0.778	8R057	13.3	6.7	53.9	0.133	0.067
8R003	86.7	80.0	650.6	0.867	0.800	8R058	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R004	53.3	40.0	414.4	0.533	0.400	8R059	40.0	40.0	256.7	0.500	0.500
8R005	100.0	93.3	763.9	1.000	0.933	8R060	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R006	20.0	20.0	161.7	0.200	0.333	8R061	6.7	6.7	48.3	0.067	0.067
8R007	46.7	33.3	269.4	0.778	0.556	8R062	20.0	20.0	145.0	0.250	0.250
8R008	6.7	0.0	12.2	0.067	0.000	8R063	6.7	6.7	31.7	0.083	0.083
8R009	46.7	46.7	471.7	0.583	0.583	8R064	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R010	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R065	13.3	6.7	60.6	0.133	0.067
8R012	0.0	0.0	0.0	NA	NA	8R066	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R013	40.0	33.3	262.2	0.400	0.333	8R067	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R014	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R068	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R015	86.7	80.0	725.6	0.867	0.800	8R069	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R016	40.0	33.3	245.6	0.400	0.417	8R070	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R017	20.0	13.3	117.2	0.200	0.133	8R071	11.1	13.3	96.7	0.111	0.133
8R019	66.7	53.3	404.4	0.667	0.533	8R072	6.7	6.7	48.3	0.067	0.067
8R026	6.7	6.7	48.3	0.111	0.111	8R073	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R028	33.3	6.7	103.9	0.333	0.067	8R074	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R029	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R075	13.3	6.7	60.6	0.133	0.067
8R030	13.3	6.7	68.9	0.133	0.067	8R076	60.0	33.3	223.9	0.600	0.333
8R031	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R077	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R032	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R078	6.7	6.7	31.7	0.067	0.067
8R123	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R079	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R033	6.7	6.7	31.7	0.083	0.111	8R080	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R034	13.3	13.3	96.7	0.222	0.333	8R081	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R035	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R082	6.7	6.7	48.3	0.067	0.067
8R036	40.0	40.0	365.0	0.400	0.400	8R085	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R037	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R086	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R040	20.0	6.7	106.1	0.200	0.067	8R089	13.3	13.3	80.0	0.133	0.133
8R041	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R097	66.7	66.7	816.7	0.667	0.667
8R042	13.3	13.3	130.0	0.167	0.167	8R099	93.3	93.3	860.0	0.933	0.933
8R043	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R101	13.3	13.3	130.0	0.167	0.167
8R044	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R102	60.0	53.3	523.9	0.600	0.533
8R045	6.7	6.7	48.3	0.083	0.083	8R103	13.3	13.3	96.7	0.667	0.667
8R046	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R106	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R047	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R107	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R048	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R108	40.0	40.0	290.0	0.500	0.500
8R049	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R109	80.0	80.0	763.3	0.800	0.800
8R050	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R110	33.3	26.7	232.2	0.333	0.333
8R051	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R111	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R052	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R112	13.3	13.3	63.3	0.133	0.133
8R053	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R114	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R054	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000	8R116	0.0	0.0	0.0	0.000	0.000
8R055	6.7	6.7	48.3	0.067	0.067	8R119	33.3	33.3	241.7	NA	NA
8R056	13.3	13.3	96.7	0.333	0.333	8R120	26.7	20.0	123.9	0.267	0.200

等耐热；其余17份（18.9%）在高温下仍能维持较高发芽率，属于耐热类型。

2.2.1　不同耐热性评价指标间的相关性　相关性分析表明，本研究所采用的5个萌发期耐热性评价指标（GP，GE，GI，RGP，RGE）之间存在高度一致且极显著的正相关关系（所有配对比较的$r>0.966$，$P<0.001$）（图3）。其中，发芽率（GP）与发芽指数（GI）的相关性最高（$r=0.993$，$P<0.001$），相对发芽率（RGP）与GP同样保持了极显著的正相关性（$r=0.990$，$P<0.001$）。鉴于相对指标（如RGP）能有效消除种子基础活力的干扰，且与核心绝对指标高度一致，本研究后续将主要依据相对指标进行耐热种质的筛选与遗传分析。

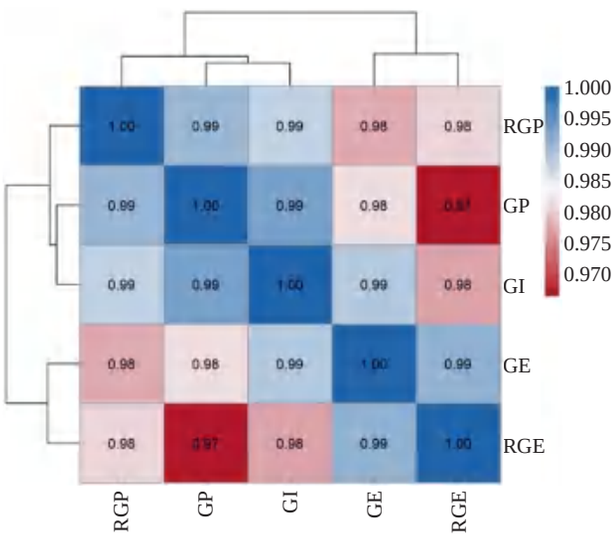

图3　萌发指数相关矩阵

Fig. 3　Correlation matrix of germination indices

2.2.2　西瓜种质的聚类分析及耐热种质筛选　为解析种质资源的耐热性整体结构，笔者进行了表型聚类分析。在分析前，两份因对照组发芽率为零而导致相对发芽率（RGP）与相对发芽势（RGE）无法计算的8R012和8R119被排除，以确保核心指标的有效性。因此，基于88份具有完整数据集的种质进行聚类分析。经数据标准化后，通过轮廓系数与肘部法确定最佳聚类数为3。K-means聚类结果清晰地将所有种质划分为3个具有显著表型差异的类群（图4）。

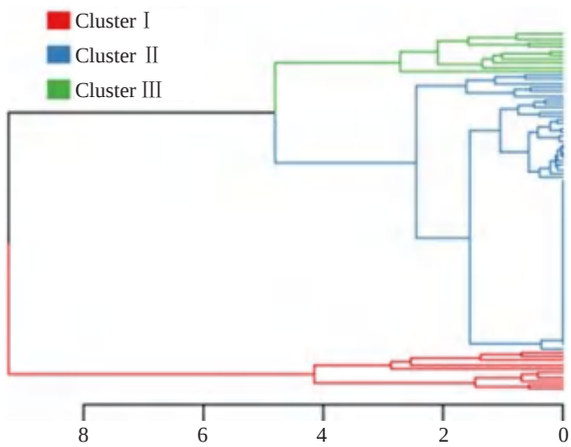

图4　88份西瓜种质资源萌发期耐热表型聚类分析

Fig. 4　Cluster analysis of 88 watermelon germplasm resources for heat resistance phenotypes at germination stage

表型聚类将88份种质划分为3个类群（表3）。其中，类群Ⅰ（强耐热型，10份）在42 ℃高温下的相对发芽率（RGP）均值高达0.76，相对发芽势（RGE）均值高达0.74，极显著高于其他类群（$P<0.001$），高温下发芽率高且整齐。类群Ⅲ（热敏感型，68份）的RGP均值仅为0.06，RGE均值仅为0.05，绝大部分材料在高温下无法发芽。类群Ⅱ（中间型，10份）表现为部分耐热（RGP=0.51，RGE=0.44），高温下部分发芽。

为探究耐热性是否与种质的系统发育背景相关，笔者对表型聚类结果与基于全基因组重测序的遗传分组[23]进行了关联分析。该研究将西瓜种质划分为4个具有不同地理起源倾向的组：Group 1（中国西北）、Group 2（美国）、Group 3（华北）和Group 4（华

表3　西瓜种质资源不同类群性状特征

Table 3　Characters of different groups of watermelon germplasm resources

类群 Cluster	份数 No.of accessions	GP_平均 GP_Mean/%	GE_平均 GE_Mean/%	GI_平均 GI_Mean	RGP_平均 RGP_Mean	RGE_平均 RGE_Mean
Ⅰ（强耐热）Ⅰ (Highly heattolerant)	10	0.73±0.19 A	0.69±0.18 A	6.35±1.78 A	0.76±0.16 A	0.74±0.15 A
Ⅱ（中间）Ⅱ (Intermediate)	10	0.41±0.12 B	0.33±0.08 B	2.66±0.85 B	0.51±0.14 B	0.44±0.11 B
Ⅲ（敏感）Ⅲ (Sensitive)	68	0.05±0.08 C	0.04±0.06 C	0.31±0.45 C	0.06±0.09 C	0.05±0.08 C

注：同行不同大写字母表示在0.01水平差异极显著。

Note: Different capital letters in the same row indicate extremely significant difference at 0.01 level.

南/日本）。交叉分析（表4）表明，西瓜萌发期耐热性的表型聚类与该遗传分组存在极显著的统计关联（χ^2= 40.104，df = 6，P = 4.35×10^{-7}）。在本研究选用的种质中，强耐热型材料（Cluster 1）显著富集于遗传分组Group 1中（占该表型类群的80.0%）。与之相反，热敏感型材料（Cluster 3）则主要来源于遗传分组Group 4（占该表型类群的61.8%）。中间耐热型材料（Cluster 2）的遗传来源则相对分散。标准化残差分析进一步揭示，Cluster 1与Group 1（残差=4.96）、Cluster 3与Group 4（残差=4.46）构成了对上述极显著关联的最主要贡献（绝对值＞2），表明这两对类别之间存在强烈的相互吸引关系。该结果证实，西瓜种子萌发期的耐热性并非随机分布，而是与特定的系统发育背景密切相关。

表4 西瓜耐热性表型聚类与遗传分组的关联

Table 4 Association between phenotypic clusters of heat tolerance and genetic groups in watermelon

类群 Cluster	组1 Group 1	组2 Group 2	组3 Group 3	组4 Group 4
Ⅰ（强耐热） Ⅰ (Highly heattolerant)	8 (80.0%)	2 (20.0%)	0 (0.0%)	0 (0.0%)
Ⅱ（中间） Ⅱ (Intermediate)	5 (50.0%)	3 (30.0%)	1 (10.0%)	1 (10.0%)
Ⅲ（敏感） Ⅲ (Sensitive)	5 (7.4%)	11 (16.2%)	10 (14.7%)	42 (61.8%)

基于表型聚类分析，本研究从88份核心种质中筛选出8R001、8R003、8R005、8R009、8R015、8R019、8R097、8R099、8R102和8R109共10份种质，并将其定义为“强耐热型”核心群体。同时，结合前期研究，耐热性已获验证的材料8R098亦被纳入。因此，本研究共鉴定出11份耐热核心种质。这一结果不仅验证了该种质群体在耐热遗传研究中具有较高价值，也为后续基因定位与分子育种提供了关键亲本材料。

2.3 与萌发期耐热性关联的SV位点

为解析西瓜萌发期耐热性的遗传基础，笔者利用全基因组结构变异（SV）图谱，分别针对GP、GE、GI、RGP、RGE 5个关键性状进行多模型（GLM、MLMM、FarmCPU、BLINK）全基因组关联分析。结果表明，所有性状均与多个SV位点存在显著关联，共鉴定出55个达到基因组显著水平的位点。其中，GP性状19个、GE性状20个、GI性状29个、RGP性状10个、RGE性状15个（图5，表5）。关联信号在全基因组范围内呈分散分布，未出现显著主效峰，表明西瓜萌发期耐热性由多个微效位点共同调控。

进一步分析发现，多个位点在多个性状及多种统计模型中均表现出稳定的关联信号，可靠性较高。其中，SV1590（Chr2）在3个性状及3种模型中均被一致检出；SV5589（Chr8）的关联信号尤为突出，在4个性状及全部4种模型中均达到显著水平。此外，SV7404（Chr10）在2个性状及1种模型中显著，SV7775（Chr11）在1个性状及2种模型中显著，同样表现出较好的重复性。

同时，本研究还鉴定出多个多效性位点。SV299（Chr1）在所有5个性状中均被检测到；SV999（Chr2）在GP、GE、RGP、RGE 4个性状中显著；SV3029（Chr1）在GP、GE、GI、RGP 4个性状中显著；SV5589（Chr8）在GP、GI、RGP、RGE 4个性状中显著；此外，SV145（Chr1）、SV805（Chr2）、SV1498（Chr2）、SV1590（Chr2）、SV2011（Chr3）、SV4889（Chr7）、SV6812（Chr10）和SV7792（Chr11）等位点也同时在3个及以上性状中出现。

综上所述，本研究系统鉴定了55个与西瓜萌发期耐热性显著关联的SV位点。其中，SV5589、SV1590等位点兼具多性状关联、多模型重复及多效性特征，统计证据最为充分；SV7404、SV7775等位点也表现出稳定的关联信号。

2.4 候选耐热基因的鉴定与功能注释

为从显著关联位点中挖掘具有生物学功能的耐热候选基因，本研究对55个显著SV位点进行BLASTx比对，获得12个具有蛋白注释的位点；进而通过BLASTp鉴定其在模式植物中的同源基因，并结合文献检索筛选同源基因已被试验证实参与热胁迫响应的位点，最终获得4个兼具统计可靠性与功能证据的高置信度候选位点（表6）。

SV1590（Chr2：34927962）位于HD-ZIP家族转录因子基因Cla97C02G047220内含子。该西瓜蛋白与拟南芥REVOLUTA（*REV*，*At5G60690*）高度同源（Identity = 100%，Query Cover = 79.45%，E-value = 0）。

SV5589（Chr8：21 398 131）位于PPR蛋白基因Cla97C08G153120下游。BLASTp比对显示，该西瓜PPR蛋白与水稻OsPPR8同源蛋白（*XP_015632183.1*，*At4g21300*）高度同源（Identity = 38%，E-value = 1e-116，Query Cover = 92%）。

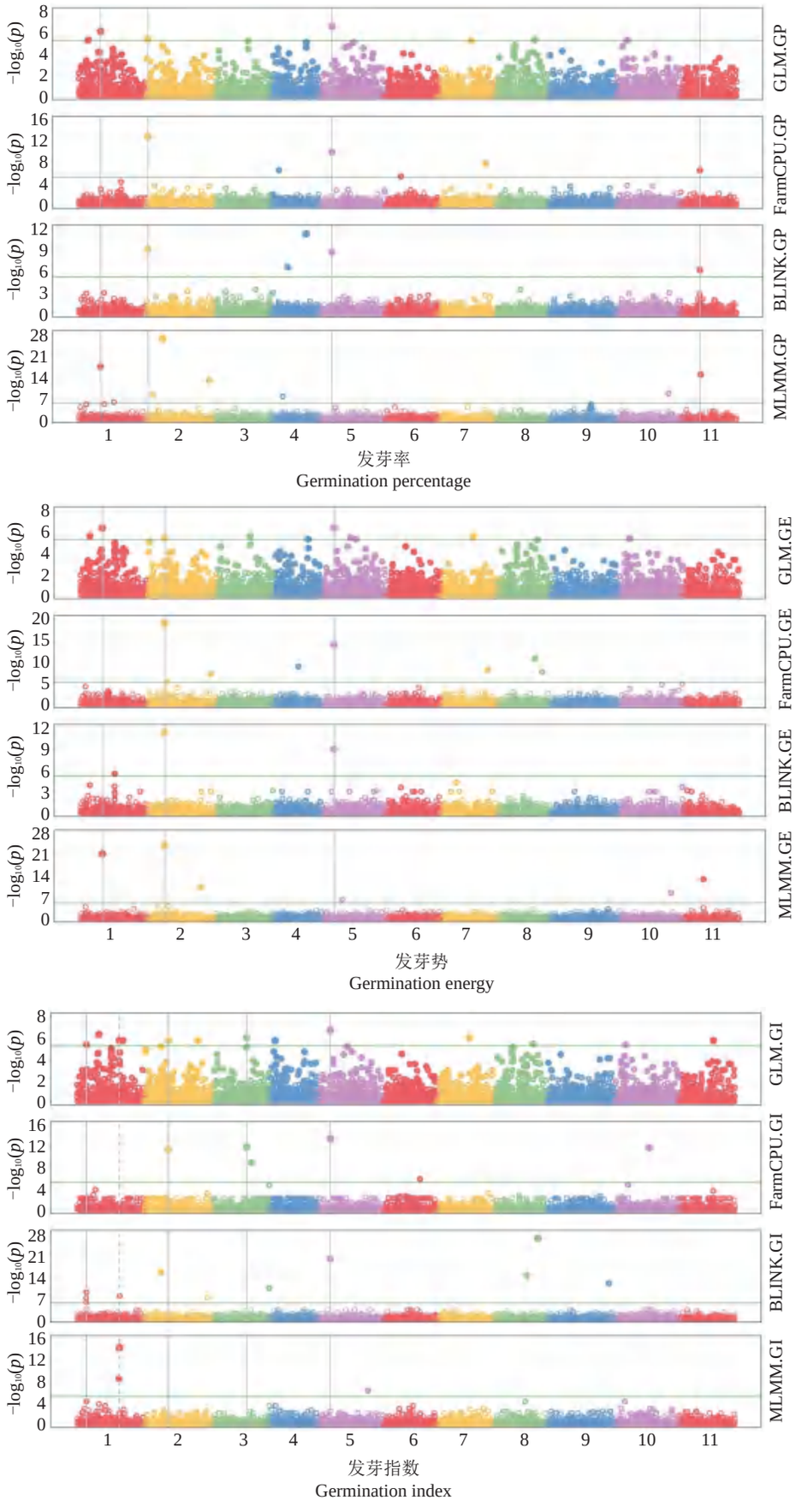

图 5　基于 SV 的全基因组关联分析曼哈顿图

Fig. 5　Manhattan plot of the GWAS based on SVs

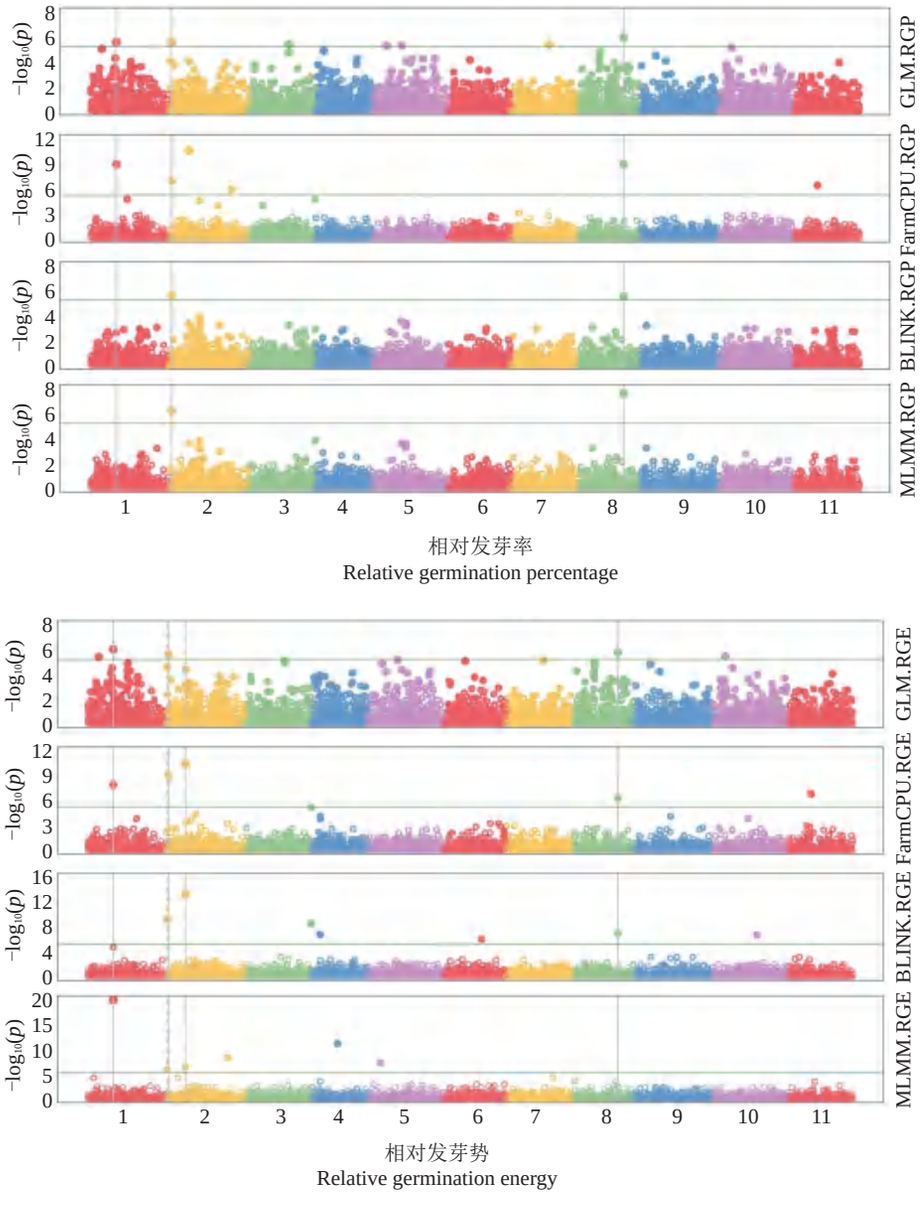

图 5 （续） Fig. 5 (Continued)

表 5 与西瓜萌发期耐热性相关的候选 SV 位点

Table 5 Candidate SV loci associated with heat tolerance during watermelon seed germination

SV	Chr	位置 Position/bp	性状 Trait	检测模型 Detected_model	*P* 值 *P*-value	MAF	$-\log_{10}(P)$
SV137	1	4 999 345	GI	BLINK	1.34E-07	NA	6.873
SV138	1	5 007 340	GI	BLINK	2.93E-06	NA	5.533
SV145	1	5 234 484	GP, GE, GI, RGE	GLM, BLINK	2.67E-06	0.238	5.574
SV148	1	5 264 203	GI	BLINK	1.97E-09	NA	8.706
SV299	1	12 076 527	GP, GE, GI, RGP, RGE	GLM, FarmCPU, MLMM	5.68E-22	0.149	21.246
SV486	1	18 922 401	GE	BLINK	2.79E-06	NA	5.554
SV495	1	19 467 660	GP	MLMM	2.26E-06	0.018	5.645
SV560	1	23 037 773	GI	MLMM	3.05E-09	0.06	8.516

注：SV. 结构变异; Chr. 染色体; MAF. 最小等位基因频率。

Note: SV. Structural variant; Chr. Chromosome; MAF. Minor allele frequency.

表 5 （续） Table 5 (Continued)

SV	Chr	位置 Position/bp	性状 Trait	检测模型 Detected_model	*P* 值 *P*-value	MAF	$-\log_{10}(P)$
SV572	1	23 309 676	GI	GLM	1.89E-06	0.024	5.724
SV575	1	23 410 306	GI	MLMM	3.78E-15	0.113	14.422
SV576	1	23 461 825	GI	BLINK	2.77E-08	NA	7.558
SV617	1	25 250 231	GI	GLM	1.89E-06	0.012	5.724
SV797	2	704 485	RGE	BLINK	6.24E-10	NA	9.205
SV798	2	768 867	RGE	MLMM	1.32E-06	0.11	5.881
SV805	2	1 282 536	GP, RGP, RGE	GLM, FarmCPU, BLINK, MLMM	1.61E-13	0.28	12.793
SV866	2	4 016 962	GP	MLMM	8.30E-09	0.024	8.081
SV999	2	9 420 618	GP, GE, RGP, RGE	GLM, FarmCPU, BLINK, MLMM	6.29E-25	0.012	24.202
SV1086	2	13 526 017	GI	GLM, FarmCPU	4.10E-12	0.012	11.387
SV1498	2	29 298 770	GE, RGP, RGE	FarmCPU, MLMM	3.77E-11	0.018	10.424
SV1514	2	29 755 435	GI	GLM	1.89E-06	0.012	5.724
SV1590	2	34 927 962	GP, GE, GI	FarmCPU, BLINK, MLMM	1.88E-13	0.006	12.727
SV2011	3	18 840 008	GE, GI, RGP	GLM, FarmCPU	1.47E-12	0.054	11.832
SV2065	3	21 346 929	GI	FarmCPU	1.17E-09	0.012	8.932
SV2275	3	31 359 921	GI.RGE	BLINK	7.58E-11	NA	10.121
SV2344	4	3 088 729	GI	GLM	1.89E-06	0.012	5.724
SV2375	4	4 207 187	RGE	BLINK	1.78E-07	NA	6.750
SV2377	4	4 294 909	GP	FarmCPU	3.03E-07	0.018	6.519
SV2435	4	6 468 737	GP	MLMM	3.63E-08	0.065	7.440
SV2506	4	8 953 779	GP	BLINK	2.71E-07	NA	6.566
SV2595	4	12 255 286	RGE	MLMM	7.19E-12	0.012	11.143
SV2638	4	13 834 950	GE	FarmCPU	1.40E-09	0.012	8.853
SV2756	4	19 333 101	GP, GE	GLM, BLINK	5.51E-06	0.018	5.259
SV3009	5	6 259 275	RGE	MLMM	5.51E-08	0.043	7.259
SV3029	5	6 985 670	GP, GE, GI, RGP	GLM, FarmCPU, BLINK	3.29E-14	0.083	13.483
SV3121	5	11 513 525	GE	MLMM	4.72E-07	0.036	6.327
SV3183	5	14 264 295	RGP	GLM	5.15E-06	0.171	5.288
SV3234	5	16 245 941	GE	GLM	3.91E-06	0.012	5.408
SV3292	5	18 849 477	GE	GLM	5.51E-06	0.018	5.259
SV3502	5	27 730 645	GI	MLMM	5.02E-07	0.036	6.299
SV3785	6	8 926 173	GP	FarmCPU	4.33E-06	0.024	5.364
SV4091	6	17 959 990	RGE	BLINK	1.04E-06	NA	5.982
SV4147	6	20 382 348	GI	FarmCPU	1.33E-06	0.012	5.875
SV4889	7	18 049 278	GE, GI, RGP	GLM	9.60E-07	0.054	6.018
SV5070	7	26 012 752	GP, GE	FarmCPU	8.55E-09	0.03	8.068
SV5531	8	18 092 910	GI, GE	BLINK, FarmCPU	2.37E-11	0.089	10.626
SV5589	8	21 398 131	GP, GI, RGP, RGE	GLM, FarmCPU, BLINK, MLMM	1.17E-09	0.183	8.933
SV5647	8	24 030 895	GE, GI	FarmCPU, BLINK	2.79E-08	0.042	7.555
SV6572	9	34 296 462	GI	BLINK	2.14E-12	NA	11.670
SV6812	10	5 635 119	GP, GE, GI, RGE	GLM	3.65E-06	0.22	5.437
SV7200	10	18 768 079	GI	FarmCPU	1.89E-12	0.113	11.724
SV7240	10	20 778 090	RGE	BLINK	2.17E-07	NA	6.664
SV7404	10	28 492 451	GP, GE	MLMM	3.32E-09	0.042	8.478
SV7775	11	10 591 019	GP	FarmCPU, BLINK	3.13E-07	0.357	6.504
SV7792	11	11 058 917	GP, GE, RGP, RGE	FarmCPU, MLMM	1.95E-15	0.036	14.711
SV7957	11	19 056 337	GI	GLM	1.89E-06	0.012	5.724

表6 西瓜萌发期耐热性候选基因信息

Table 6 Information of candidate genes for heat tolerance during watermelon germination

基因信息 Gene information	SV位点 SV loci			
	SV1590	SV5589	SV7404	SV7775
染色体位置 Chromosomal location	Chr2:34 927 962	Chr8:21 398 131	Chr10:28 492 451	Chr11:10 591 019
西瓜基因ID Watermelon gene ID	Cla97C02G047220	Cla97C08G153120	Cla97C10G198670	Cla97C11G214970
基因注释 Gene annotation	HD-ZIP Ⅲ转录因子 HD-ZIP Ⅲ transcription factor	PPR蛋白 PPR protein	HSP20分子伴侣 HSP20 molecular chaperone	DEAD-box RNA解旋酶 DEAD-box RNA helicase
SV位置 SV location	内含子 Intron	下游 Downstream	下游 Downstream	内含子 Intron
同源基因（物种） Homologous gene (species)	REV（拟南芥） REV (*Arabidopsis*)	PPR蛋白（水稻） PPR protein (rice)	AT5G51440（拟南芥） AT5G51440 (*Arabidopsis*)	RH20（拟南芥） RH20 (*Arabidopsis*)

SV7404（Chr10：28492451）位于HSP20分子伴侣基因Cla97C10G198670下游。该西瓜HSP20蛋白与拟南芥HSP23.5-M（*AT5G51440*）高度同源（Identity = 71.81%，E-value = 3E-73，Query Cover = 81%）。

SV7775（Chr11：10591019）位于DEAD-box RNA解旋酶基因Cla97C11G214970内含子。其与拟南芥DEAD-box RNA解旋酶*RH20*（*AtRH20*，*AT1G35530*）高度同源（Identity = 68.53%，E-value = 0，Query Cover = 91%）。

综上所述，本研究通过“显著位点筛选→功能注释→同源比对→耐热文献验证”的递进策略，成功鉴定出4个与西瓜萌发期耐热性密切相关的高置信度候选基因，为后续耐热基因功能验证及分子育种提供了明确的优先靶标。

3 讨 论

种子萌发作为植物生命周期的起始阶段，其成功与否直接决定作物生长情况，而高温是抑制种子萌发、限制农业生产的主要非生物胁迫之一[29-31]。本研究以42 ℃高温胁迫下的相对发芽率（RGP）和相对发芽势（RGE）作为核心指标，构建了一套适用于西瓜萌发期的耐热性评价体系，并结合全基因组结构变异（SV）图谱开展关联分析，为解析该性状的遗传基础及耐热种质筛选提供了新依据。

西瓜萌发期耐高温性的筛选和鉴定需明确合适的处理温度，温度过高无法区分不同种质间的耐热表型差异。我国夏季炎热，室外温度普遍超过35 ℃，温室大棚内温度往往超过40 ℃。邢乃林等[25]利用42 ℃处理研究了嫁接对西瓜苗期耐高温性的影响。笔者也发现，与45 ℃相比，以42 ℃为处理条件，能更精准地区分耐热性存在差异的西瓜种质资源，因此，笔者选择42 ℃作为筛选西瓜萌发期耐高温资源的处理温度。本研究建立的以42 ℃高温结合RGP、RGE等为核心指标的评价体系，能够稳定区分西瓜种质的耐热等级，相较于依赖幼苗表型周期长、操作复杂的传统鉴定方法[24-25, 32]，该萌发期筛选方案具备快速、低成本的显著优势，适用于西瓜耐热种质资源的大规模初步筛选。

利用该体系，笔者从90份核心种质中成功鉴定出11份高耐热种质（如8R003、8R098等）。这些种质在42 ℃高温下的相对发芽率（RGP）均值高达0.75以上，且其耐热性并非随机分布，而是呈现出清晰的系统发育背景依赖性。分析发现，极端耐热材料显著富集于来源于中国西北地区的种质类群中，而绝大多数热敏感材料则集中于代表中国南方及日本地区的现代栽培品种。这种“耐热性-特定古老种源”的紧密关联模式提示，在现代育种以高产优质为导向的驯化过程中，源于特定地域的耐热性遗传基础可能被无意中削弱或丢失。因此，本研究筛选出的11份高耐热种质不仅可直接用作培育耐热品种的亲本，也为后续定位克隆关键耐热基因、挖掘优良等位变异提供了优异的遗传材料。

非生物胁迫下的种子发芽通常被认为是由多基因控制的数量性状[33-34]。本研究基于SV图谱的GWAS分析进一步支持了这一观点：关联信号呈分散分布，未出现主效峰，表明西瓜萌发期耐热性由多个微效位点共同调控。通过GLM、FarmCPU、BLINK和MLMM多模型交叉验证，笔者共鉴定出55个达到基因组显著水平的SV位点（$-\log_{10}P \geq 5$），其中SV5589、SV1590、SV7404和SV7775等位点在多个性状及多种统计模型中均表现出稳定重复的关联信号，构成了后续功能注释与候选基因挖掘的高置信度靶标集。

为进一步解析这些位点的潜在生物学功能，笔者对全部显著位点进行了系统的功能注释与同源基

因挖掘。通过BLASTx比对获得12个具有蛋白注释的位点，进而结合模式植物同源比对与耐热文献筛选，最终鉴定出4个已被试验证实在热胁迫响应中发挥关键作用的同源基因（Cla97C02G047220、Cla97C08G153120、Cla97C10G198670和Cla97C11G214970）。这些候选基因分别编码HD-ZIP Ⅲ转录因子、PPR蛋白、HSP20分子伴侣及DEAD-box RNA解旋酶，其功能机制涉及小RNA通路、线粒体RNA剪接、蛋白质稳态维持及RNA代谢等多个生物学过程，充分体现了西瓜萌发期耐热性遗传基础的复杂性。

SV1590位于HD-ZIP Ⅲ家族转录因子（Cla97C02G047220）基因内含子，其拟南芥同源基因REVOLUTA（*REV*）是miR165/166介导耐热调控通路的核心成员。近期研究证实，miR165/166-*REV*模块通过调控热激转录因子HSFA1的转录重编程赋予拟南芥耐热性[35]。该发现提示，西瓜中这一高度同源的HD-ZIP Ⅲ基因可能通过保守的小RNA调控机制参与萌发期耐热性。SV5589位于PPR蛋白（Cla97C08G153120）基因下游，其水稻同源基因*OsPPR8*已被证实通过参与线粒体nad2内含子剪接、维持热胁迫下ATP合成来赋予耐热性[36]。尽管西瓜*PPR*基因与*OsPPR8*分属不同分支，但PPR家族在RNA代谢调控中的分子机制高度保守[37-38]，因此该西瓜*PPR*基因极可能通过类似的线粒体RNA加工途径影响耐热性。SV7404位于HSP20分子伴侣（Cla97C10G198670）基因下游，其拟南芥同源基因*AT5G51440*（HSP23.5-M）属于热胁迫响应的核心蛋白家族。HSP20/sHSP家族作为分子伴侣，在高温下维持蛋白质天然构象、防止不可逆变性聚集的功能在植物中高度保守，西瓜及葫芦科作物中已有证据表明，该家族成员响应热胁迫并增强耐热性[39-40]。SV7775位于DEAD-box RNA解旋酶（Cla97C11G214970）基因内含子，该家族在热胁迫响应中的功能已被反复验证：拟南芥*LOS4*功能缺失导致热超敏感[41]；*STRS1*/*STRS2*作为热胁迫负调控因子，其突变体耐热性显著增强[42]。跨物种研究同样证实，黄瓜*CsDEAD24*、水稻*OsRH58*及番茄*SlDEAH1*等DEAD-box家族基因均受高温胁迫诱导表达[43-45]。基于该家族的功能保守性，西瓜DEAD-box RNA解旋酶基因同样是耐热性的强候选功能基因。

上述4个候选基因及其关联SV位点的发现具有双重意义：一方面，它们为西瓜萌发期耐热性的分子机制解析提供了明确的功能切入点；另一方面，这些位点可开发为分子标记，用于耐热种质的早期筛选与标记辅助选择育种。值得注意的是，仍有大量显著位点（43个）因位于非编码区或序列保守性较低而未能获得功能注释，其中可能包含非编码RNA、顺式调控元件等新型耐热调控位点，值得后续通过表观基因组学与功能基因组学手段进一步挖掘。

综上所述，本研究不仅建立了一套高效、可靠的西瓜萌发期耐热性评价体系，筛选出一批可直接用于育种的优异耐热种质，还通过整合SV-GWAS与同源基因功能迁移策略，成功鉴定出4个具有明确耐热功能证据的高置信度候选基因。这些成果为西瓜耐热性的遗传改良提供了材料基础、技术手段与基因靶标，也表明利用SV进行萌发期耐热性遗传解析具备可行性[46]。后续研究将聚焦于候选基因的功能验证、优异等位变异基因的发掘及其在育种中的应用。

4　结　论

本研究构建了西瓜萌发期耐热性评价体系，明确42 ℃为最佳筛选温度，并筛选出11份优异耐热种质。基于SV-GWAS解析了该性状的微效多基因遗传基础，进一步通过功能注释与同源比对，鉴定出4个高置信度耐热候选基因，分别编码HD-ZIP Ⅲ转录因子、PPR蛋白、HSP20分子伴侣及DEAD-box RNA解旋酶。本研究结果为西瓜耐热性遗传改良提供了高效的筛选方法、宝贵的亲本材料及关键基因靶点。

参考文献 References：

[1] Fierascu R C，Sieniawska E，Ortan A，Fierascu I，Xiao J B. Fruits by-products - a source of valuable active principles. A short review[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology，2020，8：319.

[2] Guo S G，Zhang J G，Sun H H，Salse J，Lucas W J，Zhang H Y，Zheng Y，Mao L Y，Ren Y，Wang Z W，Min J M，Guo X S，Murat F，Ham B K，Zhang Z L，Gao S，Huang M Y，Xu Y M，Zhong S L，Bombarely A，Mueller L A，Zhao H，He H J，Zhang Y，Zhang Z H，Huang S W，Tan T，Pang E L，Lin K，Hu Q，Kuang H H，Ni P X，Wang B，Liu J G，Kou Q H，Hou W J，Zou X H，Jiang J，Gong G Y，Klee K，Schoof H，Huang Y，Hu X S，Dong S S，Liang D Q，Wang J，Wu K，Xia Y，Zhao X，Zheng Z Q，Xing M，Liang X M，Huang B Q，Lv T，Wang J Y，Yin Y，Yi H P，Li R Q，Wu M Z，Levi A，Zhang X P，Giovannoni J J，Wang J，Li

Y F，Fei Z J，Xu Y. The draft genome of watermelon (*Citrullus lanatus*) and resequencing of 20 diverse accessions[J]. Nature Genetics，2013，45(1)：51-58.

[3] 张倩倩，许勇，田守蔚，姜临建，崔霞霞，张洁，郭绍贵，李茂营，张海英，任毅，宫国义，宗梅，刘凡，陈其军 . 利用 CRISPR/Cas9 介导的单碱基编辑技术创制抗除草剂西瓜新种质[J]. 中国瓜菜，2019，32(8)：219-220.
Zhang Qianqian，Xu Yong，Tian Shouwei，Jiang Linjian，Cui Xiaxia，Zhang Jie，Guo Shaogui，Li Maoying，Zhang Haiying，Ren Yi，Gong Guoyi，Zong Mei，Liu Fan，Chen Qijun. Engineering herbicide- resistant watermelon variety through CRISPR/Cas9-mediated base-editing[J]. China Cucurbits and Vegetables，2019，32(8)：219-220.

[4] Zheng Y L，Cai Z Y，Wang Z，Maruza T M，Zhang G P. The genetics and breeding of heat stress tolerance in wheat：Advances and prospects[J]. Plants，2025，14(2)：148.

[5] 韦志扬，张力，陆杰思，李文信，洪日新，柳唐镜，李桂芬，覃斯华，黄金艳 . 高温胁迫下不同皮色西瓜耐热性评价研究[J]. 南方农业学报，2014，45(4)：565-569.
Wei Zhiyang，Zhang Li，Lu Jiesi，Li Wenxin，Hong Rixin，Liu Tangjing，Li Guifen，Qin Sihua，Huang Jinyan. Evaluation on heat tolerance of watermelon varieties with different peel colors under high temperature stress[J]. Journal of Southern Agriculture，2014，45(4)：565-569.

[6] Mathew A，Vemulapalli P，Mohammad L A，Bagudam R，Kadirimangalam S R，Vemula A，Raghavendra M，Pasupuleti J. Evaluation of groundnut (*Arachis hypogaea*) genetic variability for high-temperature tolerance in controlled and field conditions[J]. Agricultural Research，2025，14(4)：881-894.

[7] Lesk C，Anderson W，Rigden A，Coast O，Jägermeyr J，Mcdermid S，Davis K F，Konar M. Compound heat and moisture extreme impacts on global crop yields under climate change[J]. Nature Reviews Earth & Environment，2022，3(12)：872-889.

[8] Reed R C，Bradford K J，Khanday I. Seed germination and vigor：Ensuring crop sustainability in a changing climate[J]. Heredity，2022，128(6)：450-459.

[9] Finkelstein R，Reeves W，Ariizumi T，Steber C. Molecular aspects of seed dormancy[J]. Annual Review of Plant Biology，2008，59：387-415.

[10] Brunel-Muguet S，D'Hooghe P，Bataillé M P，Larré C，Kim T H，Trouverie J，Avice J C，Etienne P，Dürr C. Heat stress during seed filling interferes with sulfur restriction on grain composition and seed germination in oilseed rape (*Brassica napus* L.)[J]. Frontiers in Plant Science，2015，6：1236.

[11] Fahad S，Bajwa A A，Nazir U，Anjum S A，Farooq A，Zohaib A，Sadia S，Nasim W，Adkins S，Saud S，Ihsan M Z，Alharby H，Wu C，Wang D P，Huang J L. Crop production under drought and heat stress：Plant responses and management options[J]. Frontiers in Plant Science，2017，8：1147.

[12] 朱婉婷，李江峰，詹倩如，耍振阳，朱迎春，郭艳霞，骆翔 . 新疆甜瓜种质资源遗传多样性及果肉硬度性状 GWAS 分析[J]. 果树学报，2025，42(5)：979-992.
Zhu Wanting，Li Jiangfeng，Zhan Qianru，Shua Zhenyang，Zhu Yingchun，Guo Yanxia，Luo Xiang. Genetic diversity and GWAS analysis of flesh hardness trait in Xinjiang melon germplasm resources[J]. Journal of Fruit Science，2025，42(5)：979-992.

[13] Ho S S，Urban A E，Mills R E. Structural variation in the sequencing era[J]. Nature Reviews Genetics，2020，21(3)：171-189.

[14] Alkan C，Coe B P，Eichler E E. Genome structural variation discovery and genotyping[J]. Nature Reviews Genetics，2011，12(5)：363-376.

[15] Carvalho C M B，Lupski J R. Mechanisms underlying structural variant formation in genomic disorders[J]. Nature Reviews Genetics，2016，17(4)：224-238.

[16] Hastings P J，Lupski J R，Rosenberg S M，Ira G. Mechanisms of change in gene copy number[J]. Nature Reviews Genetics，2009，10(8)：551-564.

[17] Trickett A J，Butlin R K. Recombination suppressors and the evolution of new species[J]. Heredity，1994，73(4)：339-345.

[18] Jin S K，Han Z G，Hu Y，Si Z F，Dai F，He L，Cheng Y，Li Y Q，Zhao T，Fang L，Zhang T Z. Structural variation (SV)-based pangenome and GWAS reveal the impacts of SVs on the speciation and diversification of allotetraploid cottons[J]. Molecular Plant，2023，16(4)：678-693.

[19] Xu N，Xu H，Xu Z J，Li F C，Xu Q. Introgression of a complex genomic structural variation causes hybrid male sterility in GJ rice (*Oryza sativa* L.) subspecies[J]. International Journal of Molecular Sciences，2022，23(21)：12804.

[20] Ji G X，Liang C Z，Cai Y F，Pan Z E，Meng Z G，Li Y Y，Jia Y H，Miao Y C，Pei X X，Gong W F，Wang X Y，Gao Q，Peng Z，Wang L R，Sun J L，Geng X L，Wang P P，Chen B J，Wang P L，Zhu T，He S P，Zhang R，Du X M. A copy number variant at the HPDA-D12 locus confers compact plant architecture in cotton[J]. The New Phytologist，2021，229(4)：2091-2103.

[21] Xiao H，Jiang N，Schaffner E，Stockinger E J，Van Der Knaap E. A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit[J]. Science，2008，319(5869)：1527-1530.

[22] Martin A，Troadec C，Boualem A，Rajab M，Fernandez R，Morin H，Pitrat M，Dogimont C，Bendahmane A. A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon[J]. Nature，2009，461(7267)：1135-1138.

[23] Li N，Xing S L，Sun G F，Shang J L，Yao J L，Li N N，Zhou D，Wang Y，Lu Y，Bi J P，Wang J M，Lu H F，Ma S W. Multi-omics analyses unveil dual genetic loci governing four distinct watermelon flesh color phenotypes[J]. Molecular Horticulture，2025，5(1)：46.

[24] 张梁葛，石文昕，李爱，张卫华，林萍，薛佳 . 不同耐热型西瓜幼苗对高温胁迫的生理响应[J]. 华北农学报，2024，39(5)：117-127.
Zhang Liangge，Shi Wenxin，Li Ai，Zhang Weihua，Lin Ping，Xue Jia. Physiological response of different heat-tolerant watermelon seedlings to high temperature stress[J]. Acta Agriculturae

Boreali-Sinica，2024，39(5)：117-127.

[25] 邢乃林，严蕾艳，王迎儿，黄芸萍，王毓洪 . 本砧嫁接对西瓜苗期高温耐性的影响[J]. 果树学报，2025，42(10)：2373-2381.
Xing Nailin，Yan Leiyan，Wang Yinger，Huang Yunping，Wang Yuhong. Effect of wild watermelon rootstock grafting on high temperature tolerance of watermelon seedlings[J]. Journal of Fruit Science，2025，42(10)：2373-2381.

[26] Wang J B，Zhang Z W. GAPIT version 3：Boosting power and accuracy for genomic association and prediction[J]. Genomics，Proteomics & Bioinformatics，2021，19(4)：629-640.

[27] Lemay M A，Malle S. A practical guide to using structural variants for genome-wide association studies[M]//Torkamaneh D，Belzile F. Genome-Wide Association Studies. New York，NY：Springer US，2022：161-172.

[28] Lipka A E，Tian F，Wang Q S，Peiffer J，Li M，Bradbury P J，Gore M A，Buckler E S，Zhang Z W. GAPIT：Genome association and prediction integrated tool[J]. Bioinformatics，2012，28(18)：2397-2399.

[29] Karkute S G，Ansari W A，Singh A K，Singh P M，Rai N，Bahadur A，Singh J. Characterization of high-temperature stress-tolerant tomato (*Solanum lycopersicum* L.) genotypes by biochemical analysis and expression profiling of heat-responsive genes[J]. 3 Biotech，2021，11(2)：45.

[30] Song H，Huang Y P，Gu B Q. QTL-Seq identifies quantitative trait loci of relative electrical conductivity associated with heat tolerance in bottle gourd (*Lagenaria siceraria*)[J]. PLoS One，2020，15(11)：e0227663.

[31] Guan X Y，Ramaswamy H，Zhang B H，Lin B Y，Hou L X，Wang S J. Influence of moisture content，temperature and heating rate on germination rate of watermelon seeds[J]. Scientia Horticulturae，2020，272：109528.

[32] 张力，李桂芬，李文信，覃斯华，黄金艳，何毅，洪日新 . 高温胁迫对不同西瓜幼苗生长和生理特性的影响及综合评价[J]. 中国瓜菜，2015，28(4)：13-17.
Zhang Li，Li Guifen，Li Wenxin，Qin Sihua，Huang Jinyan，He Yi，Hong Rixin. Effect of high temperature stress on the growth and physiological property of different watermelon seedlings and their comprehensive assessment[J]. China Cucurbits and Vegetables，2015，28(4)：13-17.

[33] Thabet S G，Moursi Y S，Karam M A，Graner A，Alqudah A M. Genetic basis of drought tolerance during seed germination in barley[J]. PLoS One，2018，13(11)：e0206682.

[34] Wang Z F，Wang J F，Bao Y M，Wu Y Y，Zhang H S. Quantitative trait loci controlling rice seed germination under salt stress[J]. Euphytica，2011，178(3)：297-307.

[35] Li J，Cao Y M，Zhang J X，Zhu C J，Tang G L，Yan J. The miR165/166-PHABULOSA module promotes thermotolerance by transcriptionally and posttranslationally regulating HSFA1[J]. The Plant Cell，2023，35(8)：2952-2971.

[36] Yuan H，Zeng J R，Xu Z Y，Yuan M，Zhou X R，Liu Y，Yan X L，Diao X，Gong S，Yang F M，Hu X L，Zhong Y T，Huang L Y，Wang H，Chen W L，Tu B，Li T，Xiong J W，Zhong Z H，Wang Y P，Ma B T，Li S G，Qin P. OsPPR8，a pentatricopeptide repeat protein，regulates splicing of mitochondrial *nad2* intron 3 to affect grain quality and high-temperature tolerance in rice[J]. The Plant Journal，2025，122(5)：e70246.

[37] Zhou Z K，Sun J，Wen M Y，Liu A Z，Yu A M. Genome-wide analysis of pentatricopeptide repeat genes in castor and their potential functions in seed development[J]. Industrial Crops and Products，2025，230：121104.

[38] Wang W Q，Wu Y R，Messing J. Genome-wide analysis of pentatricopeptide-repeat proteins of an aquatic plant[J]. Planta，2016，244(4)：893-899.

[39] Wang X A，Zheng Y J，Chen B R，Zhi C C，Qiao L J，Liu C，Pan Y P，Cheng Z H. Genome-wide identification of small heat shock protein (HSP20) homologs in three cucurbit species and the expression profiles of CsHSP20s under several abiotic stresses[J]. International Journal of Biological Macromolecules，2021，190：827-836.

[40] He Y J，Fan M，Sun Y Y，Li L L. Genome-wide analysis of watermelon HSP20s and their expression profiles and subcellular locations under stresses[J]. International Journal of Molecular Sciences，2018，20(1)：12.

[41] Gong Z Z，Dong C H，Lee H，Zhu J H，Xiong L M，Gong D M，Stevenson B，Zhu J K. A DEAD box RNA helicase is essential for mRNA export and important for development and stress responses in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell，2005，17(1)：256-267.

[42] Kant P，Kant S，Gordon M，Shaked R，Barak S. *STRESS RESPONSE SUPPRESSOR1* and *STRESS RESPONSE SUPPRESSOR2*，two dead-box RNA helicases that attenuate *Arabidopsis* responses to multiple abiotic stresses[J]. Plant Physiology，2007，145(3)：814-830.

[43] 许瑞瑞，高明刚，李明，季洪亮，于洪兰 . 黄瓜 RNA 解旋酶基因家族的生物信息学鉴定和表达分析[J]. 上海交通大学学报（农业科学版），2018，36(3)：86-96.
Xu Ruirui，Gao Minggang，Li Ming，Ji Hongliang，Yu Honglan. Bioinformatics and expression analysis of RNA helicase genes family in cucumber[J]. Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)，2018，36(3)：86-96.

[44] 张建苓，陈国平，朱明库，涂昀，胡功铃，胡宗利 . 番茄 DEAD-box RNA 解旋酶基因 *SlDEAH1* 的克隆及表达分析[J]. 植物研究，2014，34(1)：44-52.
Zhang Jianling，Chen Guoping，Zhu Mingku，Tu Yun，Hu Gongling，Hu Zongli. Cloning and expression analysis of a DEAD-box RNA helicases gene，*SlDEAH1* in *Solanum lycopersicum*[J]. Bulletin of Botanical Research，2014，34(1)：44-52.

[45] Nawaz G，Kang H. Rice OsRH58，a chloroplast DEAD-box RNA helicase，improves salt or drought stress tolerance in *Arabidopsis* by affecting chloroplast translation[J]. BMC Plant Biology，2019，19(1)：17.

[46] Liang Y M，Liu H J，Yan J B，Tian F. Natural variation in crops：Realized understanding，continuing promise[J]. Annual Review of Plant Biology，2021，72：357-385.