

引用格式: 董建浩, 陈良朋, 赵燕昊, 等. 染色体臂置换系 CASL3AL 早抽穗候选基因分析[J]. 浙江农林大学学报, 2026, 43(2): 310-319. DONG Jianhao, CHEN Liangpeng, ZHAO Yanhao, et al. Candidate genes for early heading date in chromosome arm substitution line CASL3AL[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2026, 43(2): 310-319.

染色体臂置换系 CASL3AL 早抽穗候选基因分析

董建浩¹, 陈良朋¹, 赵燕昊², 向琼瑶¹, 胡鑫¹

(1. 浙江农林大学 现代农学院 浙江省农产品品质改良技术研究重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 桐庐县农业技术推广中心, 浙江 杭州 311500)

摘要: 【目的】小麦 *Triticum aestivum* 的抽穗期是决定产量和品质的关键农艺性状。‘中国春’ *T. aestivum* ‘Chinese Spring’ (CS)-野生二粒小麦 *T. turgidum* var. *dicoccoides* 染色体臂置换系 CASL3AL 在多环境种植下均表现为早抽穗, 通过转录组探究其幼穗发育关键时期的调控基因。【方法】以野生二粒小麦染色体臂置换系 CASL3AL×CS 的重组自交系 (RILs) 为材料, 筛选出稳定的早熟株系 1017-7-167-1、1017-10-311-15-5, 以及晚熟亲本 CS。分别采集单穗期 (W1.5) 和二穗期 (W2.5) 的主茎叶片, 进行转录组测序 (RNA-Seq)。【结果】2 个早熟株系的纯合单核苷酸多态性 (SNP) 位点均主要富集在 3A 染色体区段。差异表达分析显示: 1017-7-167-1 在单穗期和双穗期分别鉴定到 4 172 和 169 个差异表达基因 (DEGs), 1017-10-311-15-5 分别为 1 065 和 172 个。基因本体 (GO) 富集分析表明: DEGs 主要参与昼夜节律、花器官发育等过程。根据 SNP 富集结果和表达量差异, 在 3A 染色体 SNP 富集区域筛选到了 2 个候选基因: *TraesCS3A02G432900*、*TraesCS3A02G139300*。【结论】筛选了野生二粒小麦促进普通小麦早抽穗的候选基因, 为小麦生育期改良提供理论依据。图 9 表 1 参 32

关键词: 野生二粒小麦; 染色体臂置换系; 抽穗期; 转录组测序; 单核苷酸多态性; 小麦生育期改良

中图分类号: S311 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2026)02-0310-10

Candidate genes for early heading date in chromosome arm substitution line CASL3AL

DONG Jianhao¹, CHEN Liangpeng¹, ZHAO Yanhao², XIANG Qiongyao¹, HU Xin¹

(1. Zhejiang Key Laboratory of Agricultural Product Quality Improvement Technology, College of Advanced Agricultural Sciences, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. Tonglu County Agricultural Technology Extension Center, Hangzhou 311500, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] Heading date of *Triticum aestivum* is a key agronomic trait determining yield and quality. *T. aestivum* ‘Chinese Spring’ (CS)-*T. turgidum* var. *dicoccoides* chromosome arm substitution line CASL3AL exhibits early heading under multi-environment cultivation. This study investigates the regulatory genes during critical stages of young spike development through transcriptome analysis. [Method] This study utilized recombinant inbred lines (RILs) derived from the cross between the wild emmer wheat chromosome arm substitution line CASL3AL and CS as materials, screening stable early-maturing lines (1017-7-167-1 and 1017-10-311-15-5) and the late-maturing parent CS. Main stem leaves at the single ridge stage (W1.5) and double ridge stage (W2.5) were collected for transcriptome sequencing (RNA-Seq). [Result] The homozygous single nucleotide polymorphism (SNP) loci of 2 early-maturing lines were predominantly enriched in

收稿日期: 2025-04-19; 修回日期: 2025-12-01

基金项目: 浙江省农业 (早粮新品种选育) 新品种选育重大科技专项 (2021C02064-3-4)

作者简介: 董建浩 (ORCID: 0009-0000-6825-4072), 从事小麦遗传育种研究。E-mail: 1750968388@qq.com。通信作者: 胡鑫 (ORCID: 0000-0001-7888-8511), 副教授, 博士, 从事小麦遗传育种研究。E-mail: huxin98@foxmail.com

chromosome 3A. Differential expression analysis revealed: 4 172 differentially expressed genes (DEGs) were identified at single ridge stage and 169 at double ridge stage in line 1017-7-167-1, while 1 065 and 172 DEGs were detected in line 1017-10-311-15-5 at corresponding stages. Gene ontology (GO) enrichment analysis indicated these DEGs were primarily involved in biological processes such as circadian rhythm and floral organ development. Based on SNP enrichment results and expression differences, 2 candidate genes (*TraesCS3A02G432900* and *TraesCS3A02G139300*) were identified within the SNP-enriched region of chromosome 3A. [Conclusion] This study identified candidate genes from wild emmer wheat that promote early heading in common wheat, providing a theoretical foundation for wheat growth period improvement. [Ch, 9 fig. 1 tab. 32 ref.]

Key words: *Triticum turgidum* var. *dicoccoides*; chromosome arm substitution line; heading date; RNA-Seq; single nucleotide polymorphism (SNP); wheat growth period improvement

小麦 *Triticum aestivum* 作为全球三大粮食作物之一, 其种植面积约占全球可耕地面积的 22%, 为超过 35% 的世界人口提供主食来源, 对保障全球粮食安全具有战略意义^[1]。抽穗期是小麦从营养生长转变到生殖生长的关键转折点, 其适时性直接影响植株的光能利用效率、籽粒灌浆进程及最终产量形成, 同时决定作物对特定生态区的适应性^[2]。解析抽穗期的遗传调控机制, 不仅可为不同地区制定最佳播期提供理论依据, 通过培育早熟品种实现与水稻 *Oryza sativa*、玉米 *Zea mays* 等作物的合理轮作, 优化土地资源配, 更对提升种植效益和农业可持续发展具有重要意义^[3]。

作为复杂数量性状, 小麦抽穗期主要受光周期^[4]、春化^[5]、自身早熟性^[6] 三大遗传通路的协同调控, 已有研究通过连锁作图与关联分析, 在小麦各同源群染色体上定位到了多个控制抽穗期的主效数量性状位点 (QTL), 并通过功能基因组学手段验证了关键调控因子的生物学功能^[7-9]。六倍体普通小麦 ($2n=6x=42$, AABBDD), 在其进化过程中发生了 2 次异源多倍化事件^[10], 其四倍体祖先野生二粒小麦 *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* ($2n=4x=28$, AABB) 因具有抗旱、抗病、耐盐碱、品质高等优良性状, 是小麦遗传改良的“天然基因库”^[11]。之前诸多研究都对野生二粒小麦的相关基因进行了挖掘和功能验证, 并用于小麦遗传改良^[12-15]。以色列魏茨曼科学研究所 FELDMAN 教授团队利用染色体端体介导的同源重组技术和细胞学鉴定等方式, 创制了一套普通小麦-野生二粒小麦染色体臂置换系 (chromosome arm substitution lines, CASLs), 其中 CASL3AL 携带来自野生二粒小麦的 3AL 染色体臂片段, 为“中国春” *T. turgidum* ‘Chinese Spring’ (CS) 遗传背景下解析外源染色体片段功能提供了独特材料^[16]。

前期研究发现 CASL3AL 在多元种植环境条件下均表现出稳定的早熟特性^[17]。为深入挖掘野生二粒小麦促进普通小麦早抽穗的候选基因, 本研究从 CASL3AL×CS 构建的重组自交系 (RILs) 中筛选出 2 个携带 3AL 染色体片段的纯合早熟株系 1017-7-167-1 和 1017-10-311-15-5, 在幼穗发育的关键节点单棱期 (W1.5) 和二棱期 (W2.5), 进行转录组测序 (RNA-Seq), 通过单核苷酸多态性 (SNP) 分析精确界定外源染色体片段的导入位置, 并通过基因差异表达分析筛选早抽穗相关候选基因。

1 材料与方 法

1.1 材 料

供试材料包括 CASL3AL×CS F₅ (1017-7-167-1)、F₆ (1017-10-311-15-5), 以及普通小麦品种 CS。选取颗粒饱满的种子置于发芽盒中进行发芽处理, 种子露白后, 将其置于 4 °C 培养箱中进行 20 d 的春化处理。春化处理结束后, 将幼苗移栽至 32 孔穴盘中, 并置于 25 °C、长日照 (16 h 光照/8 h 黑暗) 的培养室中, 让幼苗正常生长。该处理条件能够确保实验材料的生理状态一致, 为后续实验提供可靠基础。

1.2 RNA 提取和 cDNA 文库的构建和测序

选取供试材料从单棱期进入二棱期阶段生长发育速度差异最大的时期, 根据 WADDINGTON 等^[18] 研究的标准, 对小麦幼苗的单棱期 (转换顶点时期) 和二棱期 (小麦分生组织出现) 的幼穗进行标记, 分别

标记为 W1.5 和 W2.5, 并在这 2 个时间点对供试材料的叶片进行取样。

在体视显微镜下观察幼穗生长状况, 当供试材料生长至单棱期和二棱期时, 分别选取同一材料 3 株幼苗的顶端叶片, 混合后作为 1 个生物学重复。每个材料在单棱期和二棱期各取 3 个生物学重复。取样后迅速将叶片放入液氮中冷冻, 以确保 RNA 的完整性。RNA 提取、cDNA 文库构建和测序工作委托武汉贝纳科技有限公司完成。

1.3 测序数据的比对与 SNP 变异检测

为确保测序数据的质量和准确性, 首先利用 Fastp^[19] 对原始数据进行质量控制, 去除低质量读段和接头序列。随后, 使用 Hisat2^[20] 软件将过滤之后的高质量测序数据与 CS 参考基因组进行比对, 将得到的 Sam 文件转化为 Bam 文件, 利用 Samtools^[21] 软件取到唯一比对, 以确保测序数据的准确映射, 利用 featureCounts^[22] 对 mapped reads 进行表达定量。通过 GATK^[23] 软件去除 PCR 重复, 并对 SNP 变异进行检测。最终, 将得到的 SNP 变异数据进行图表绘制, 以便于后续分析和展示。主成分分析 (PCA) 使用 R 语言中的 PCAtools 包, 对转录组数据进行降维分析。

1.4 基因表达量和差异表达基因分析

为识别单棱期和二棱期具有显著差异表达的基因, 使用 R 语言中的 DESeq2 (1.42.1) 包^[24] 进行差异表达基因分析。在分析过程中, 以对数转换的表达差异倍数 ($\log_2 F_C$) ≥ 1 且调整后的 $P(P_{adj}) \leq 0.05$ 作为筛选标准, 以确保筛选出的差异表达基因具有统计学意义和生物学相关性。这些筛选出的差异表达基因将用于后续的功能分析和候选基因筛选。

1.5 数据分析及可视化

为了深入理解差异表达基因的功能, 使用 Triticeae-Gene-Tribe 平台进行基因本体 (GO) 富集分析, 以揭示这些基因在生物过程、分子功能和细胞组分方面的富集情况。使用 R 语言中的 ggplot2 (3.5.1) 包对 GO 富集分析结果进行可视化。

2 结果与分析

2.1 转录组数据的基本信息

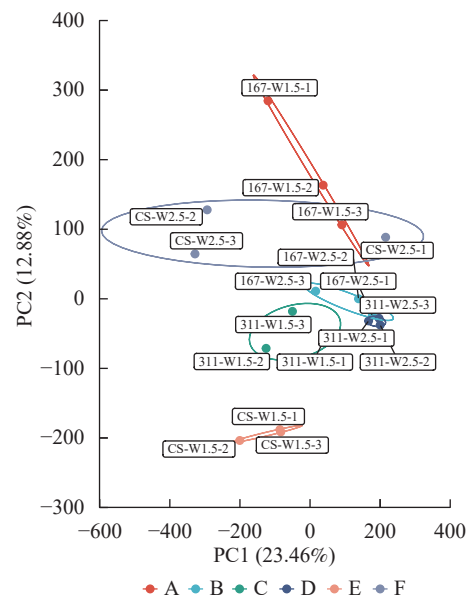
经过质量控制后, 共得到 260 Gb 的干净数据 (clean data), 读长 (reads) 为 150 bp, 样品的 Q30 碱基百分比为 94.31%~96.53%, GC 含量为 51.06%~53.7%, 表明样品数据的可靠性高。对转录组数据进行 PCA 分析, 结果表明同组内样品呈现聚集 (图 1)。

2.2 不同时期纯合 SNP 在染色体上的分布

从表 1 可见: 1017-7-167-1 在单棱期共有 6 497 个纯合 SNP, 在二棱期共有 4 954 个纯合 SNP, 这些纯合 SNP 主要集中在 3A 染色体上。1017-10-311-15-5 在单棱期共有 3 276 个纯合 SNP, 在二棱期共有 2 829 个纯合 SNP, 这些纯合 SNP 也主要位于 3A 染色体上。这表明在不同发育阶段, 纯合 SNP 的分布具有一定的规律性, 且主要集中在特定的染色体区域。

2.3 染色体组成鉴定

根据转录组测序数据, 1017-7-167-1 的纯合 SNP 主要分布在 3A 染色体的 100~745 Mb 处 (图 2~3), 这表明该材料为 CASL3AL 的后代, 并在 3A 染色体上携带了大片的野生二粒小麦染色体片段。对于 1017-10-311-15-5, 其纯合 SNP 主要分布在 3A 染色体末端, 位于 600~745 Mb 处 (图 4-5)。从染色体组成结果来看, 这 2 个材料的遗传背景较为干



167表示1017-7-167-1, 311表示1017-10-311-15-5; W1.5为单棱期, W2.5为二棱期; 1、2、3表示3个生物学重复。

图 1 转录组数据 PCA 分析

Figure 1 Principal component analysis (PCA) of transcriptome data

净，所携带的野生二粒小麦染色体片段均主要位于 3A 染色体上。

2.4 差异表达基因的统计

不同材料在相同时期的基因差异表达分析显示(图 6)：1017-7-167-1 与 CS 相比，在单棱期的差异表达基因数量多于二棱期。具体而言，1017-7-167-1 与 CS 相比，单棱期有 2 830 个基因上调表达，1 342 个基因下调表达；而在二棱期，分别有 129 个基因上调表达和 40 个基因下调表达。其中，有 35 个基因在这 2 个时期都上调表达，11 个基因在这 2 个时期都下调表达。总体来看，单棱期有 4 172 个基因差异表达，二棱期有 169 个基因差异表达。

由图 7 可知：1017-10-311-15-5 与 CS 相比，在单棱期有 826 个基因上调表达，239 个基因下调表达；而在二棱期，分别有 119 个基因上调表达和 53 个基因下调表达。其中，有 24 个基因在这 2 个时期都上调表达，2 个基因在这 2 个时期都下调表达。总体来看，单棱期有 1 065 个基因差异表达，二棱期有 172 个基因差异表达。

2.5 CASL3AL 早抽穗候选基因分析

为了进一步探寻差异表达基因的功能，本研究对这些基因进行了 GO 富集分析，并将分析结果进行可视化展示(图 8)。GO 富集分析主要分为 3 类：生物过程 (biological process, BP)、细胞组分 (cellular component, CC) 和分子功能 (molecular function, MF)。

在生物过程方面，差异表达基因主要富集到 3 个最显著的 GO 术语为花器官发育，昼夜节律，节律过程。在细胞组分方面，差异表达基因主要富集到 3 个最显著的 GO 术语为叶绿体膜结构，过氧化物酶

表 1 纯合 SNP 在染色体上的数量分布

Table 1 Quantitative distribution of homozygous SNPs on chromosomes

染色体	数量			
	1017-7-167-1-W1.5	1017-7-167-1-W2.5	1017-10-311-15-5-W1.5	1017-10-311-15-5-W2.5
Chr 1A	152	126	122	132
Chr 1B	127	108	113	86
Chr 1D	121	72	79	92
Chr 2A	122	160	109	100
Chr 2B	163	123	109	101
Chr 2D	156	145	119	144
Chr 3A	3 602	2 606	898	683
Chr 3B	243	212	207	205
Chr 3D	290	171	246	187
Chr 4A	118	106	102	89
Chr 4B	81	70	79	50
Chr 4D	68	69	72	52
Chr 5A	152	110	139	80
Chr 5B	126	78	85	69
Chr 5D	203	195	179	177
Chr 6A	86	59	75	68
Chr 6B	127	110	108	80
Chr 6D	119	86	80	87
Chr 7A	149	104	125	93
Chr 7B	119	100	89	82
Chr 7D	173	144	141	172
总计	6 497	4 954	3 276	2 829

说明：Chr为染色体，W1.5为单棱期，W2.5为二棱期。

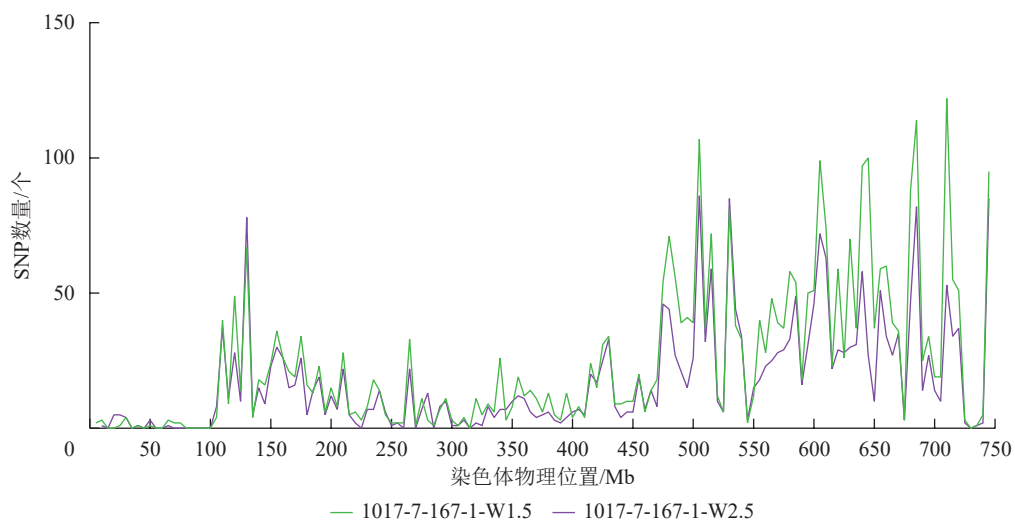
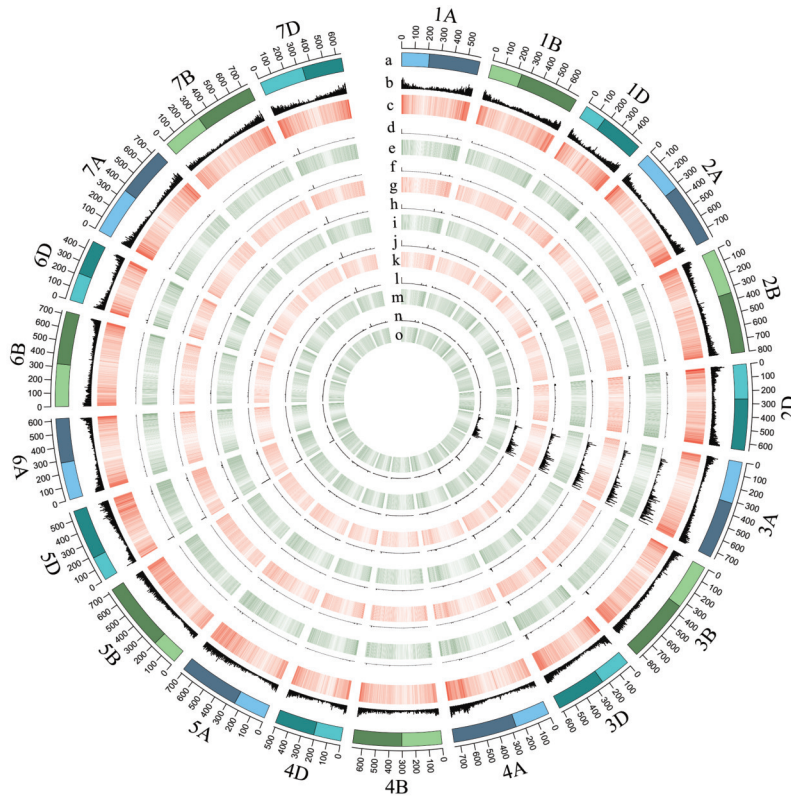


图 2 1017-7-167-1 Chr 3A 纯合 SNP 染色体分布图

Figure 2 Distribution of homozygous SNPs on Chr 3A of 1017-7-167-1



a. 小麦染色体长度及其着丝粒位置(颜色较浅的为短臂, 颜色较深的为长臂); b. 小麦CS注释基因在染色体上的分布; c. 小麦CS注释基因在染色体上的分布热图; d-i. 1017-7-167-1单棱期3个重复的纯合SNP及表达基因分布; j-o. 1017-7-167-1二棱期3个重复的纯合SNP及表达基因分布。

图3 1017-7-167-1 纯合 SNP 和表达基因在染色体上的分布

Figure 3 Distribution of homozygous SNPs and expressed genes on chromosomes of 1017-7-167-1

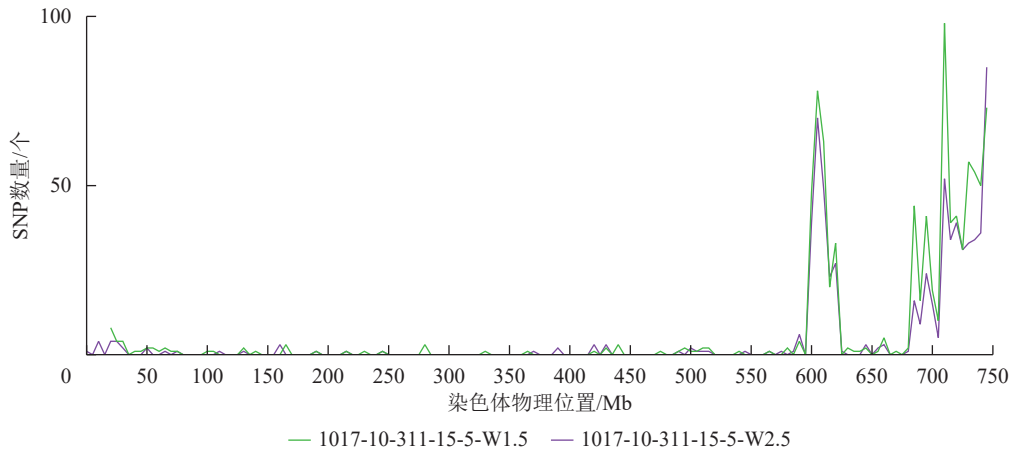
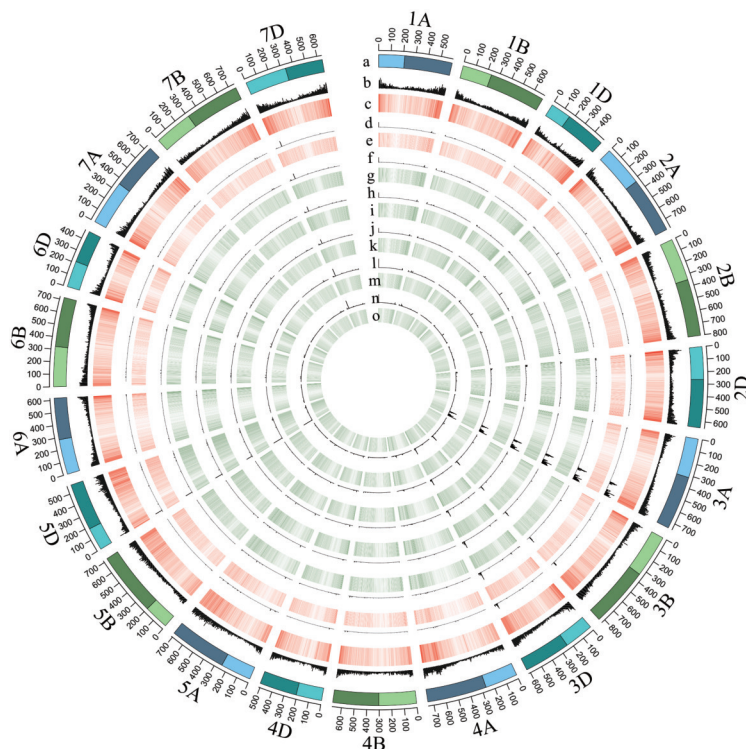


图4 1017-10-311-15-5 Chr 3A 纯合 SNP 染色体分布图

Figure 4 Distribution of homozygous SNPs on Chr 3A of 1017-10-311-15-5

体, 含蛋白质复合物。在分子功能方面, 差异表达基因主要富集到3个最显著的GO术语为水通道活性, 核糖核酸内切酶活性, 植物种子过氧化物酶活性。

为进一步筛选调控CASL3AL早抽穗的候选基因, 结合转录组测序的表达量结果, 在3A染色体SNP富集区域筛选到了2个候选基因(图9)。其中*TraesCS3A02G432900*基因编码MADS-box转录因子, 该转录因子主要参与调控植物开花时间以及花器官的形成。在单棱期, 该基因在1017-7-167-1和1017-10-311-15-5中的表达量显著低于CS($P < 0.05$), 而在二棱期, 该基因在1017-7-167-1和1017-10-311-15-5表达量显著高于CS($P < 0.01$), 因此推测该基因上调表达促进了1017-7-167-1和1017-10-311-15-5材料的幼穗发育进程, 2个早熟材料相比于CS更早进入到二棱期, 进而使得抽穗和开花时间也提前。



a. 小麦染色体长度及其着丝粒位置(颜色较浅的为短臂, 颜色较深的为长臂); b. 小麦CS注释基因在染色体上的分布; c. 小麦CS注释基因在染色体上的分布热图; d-i. 1017-10-311-15-5单棱期3个重复的纯合SNP及表达基因分布; j~o. 1017-10-311-15-5二棱期3个重复的纯合SNP及表达基因分布。

图 5 1017-10-311-15-5 纯合 SNP 和表达基因在染色体上的分布

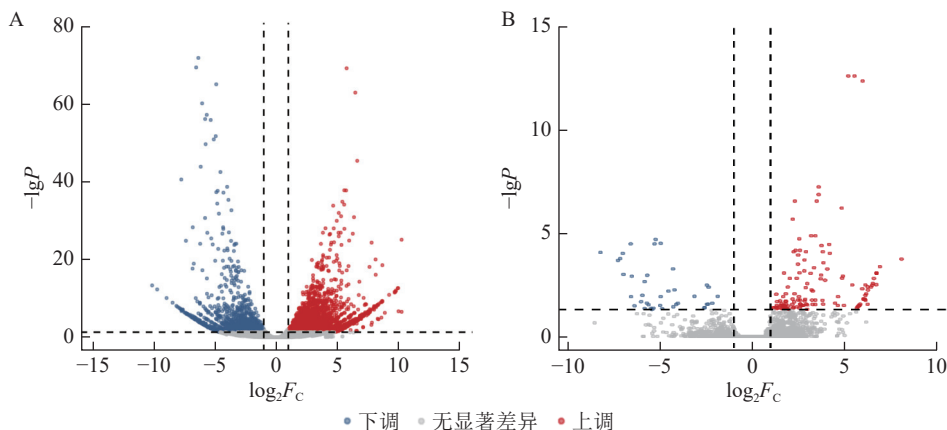
Figure 5 Distribution of homozygous SNPs and expressed genes on chromosomes of 1017-10-311-15-5

TraesCS3A02G139300 基因编码 B-box 锌指蛋白家族, 该家族成员通过光周期、昼夜节律等途径影响植物开花时间, 在单棱期, 该基因在 1017-7-167-1 和 1017-10-311-15-5 的表达量显著低于 CS ($P < 0.01$), 在生长至二棱期后, 该基因在 1017-7-167-1 的表达量显著高于 CS ($P < 0.05$), 在 1017-10-311-15-5 中的表达量也显著高于 CS ($P < 0.01$), 因此推测该基因对于小麦幼穗发育具有正向调控作用。

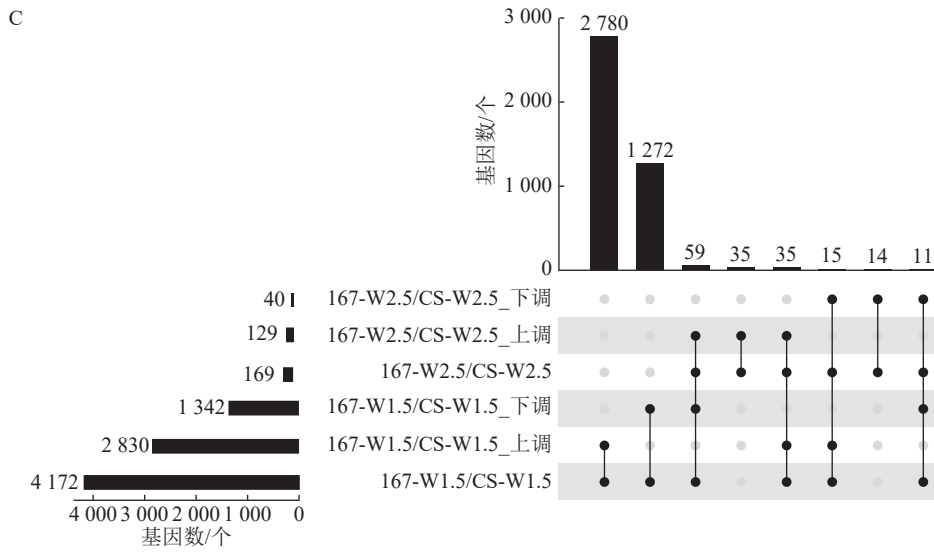
3 讨论

3.1 小麦抽穗期的复杂性与遗传背景

小麦抽穗期作为开花之前的重要时期, 是一个复杂的数量性状, 受到环境和多种基因的共同调控^[25]。野生二粒小麦作为普通小麦的祖先, 拥有抗旱、抗病、耐盐、品质高等诸多优良性状, 是现代小麦遗传改良育种领域的重要种质库和基因库^[26-27]。CASL3AL 是一种以 CS 为背景, 3A 染色体长臂被野生二粒小麦所置换的染色体臂置换系材料, 在多元种植环境下均表现为早熟。本研究利用 CASL3AL×CS 后代中稳定早熟的材料 1017-7-167-1 和 1017-10-311-15-5, 以及晚熟的 CS 进行了 RNA-Seq 转录组分析, 旨



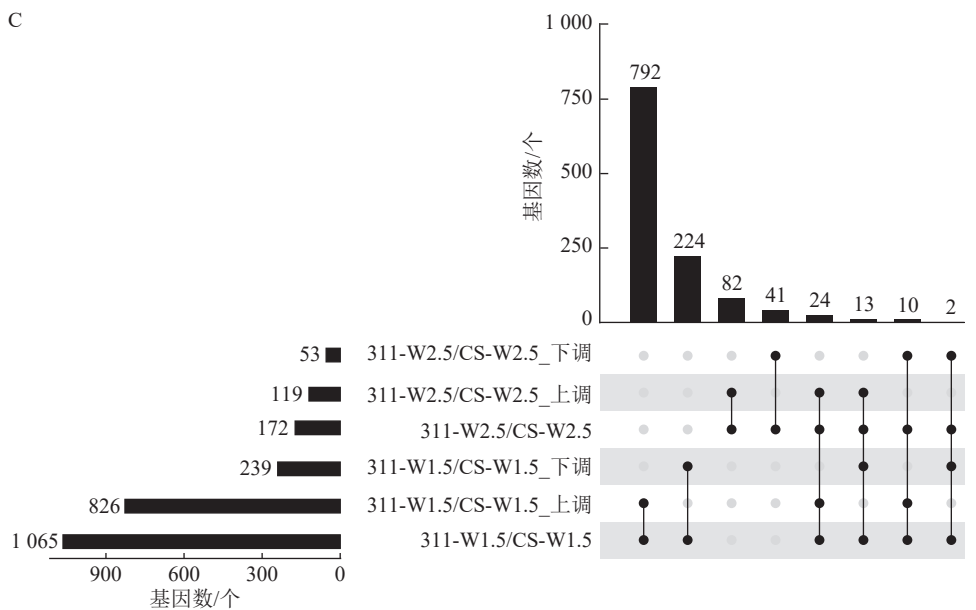
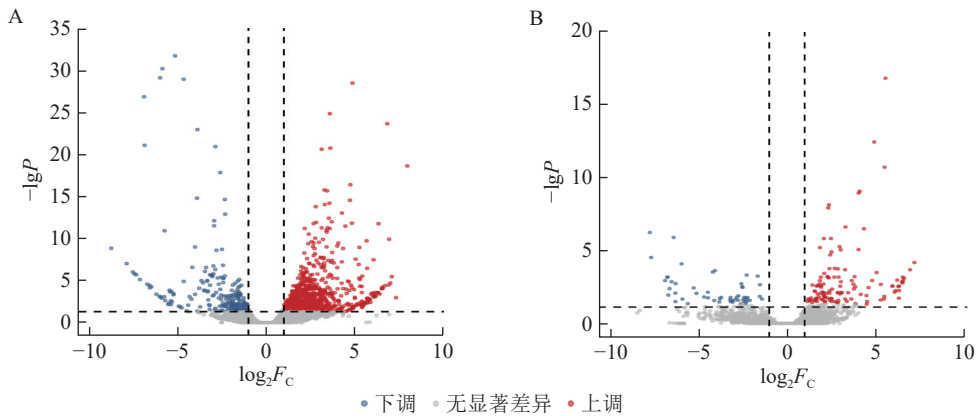
• 下调 • 无显著差异 • 上调



A. 比较组合为1017-7-167-1-W1.5和CS-W1.5; B. 比较组合为1017-7-167-1-W2.5和CS-W2.5; C. 差异表达基因Upset图。167表示1017-7-167-1, W1.5为单棱期, W2.5为二棱期。

图6 1017-7-167-1 差异表达基因分布状况

Figure 6 Distribution of differentially expressed genes of 1017-7-167-1



A. 比较组合为1017-10-311-15-5-W1.5和CS-W1.5; B. 比较组合为1017-10-311-15-5-W2.5和CS-W2.5; C. 差异表达基因Upset图。311表示1017-10-311-15-5, W1.5为单棱期, W2.5为二棱期。

图7 1017-10-311-15-5 差异表达基因分布状况

Figure 7 Distribution of differentially expressed genes of 1017-10-311-15-5

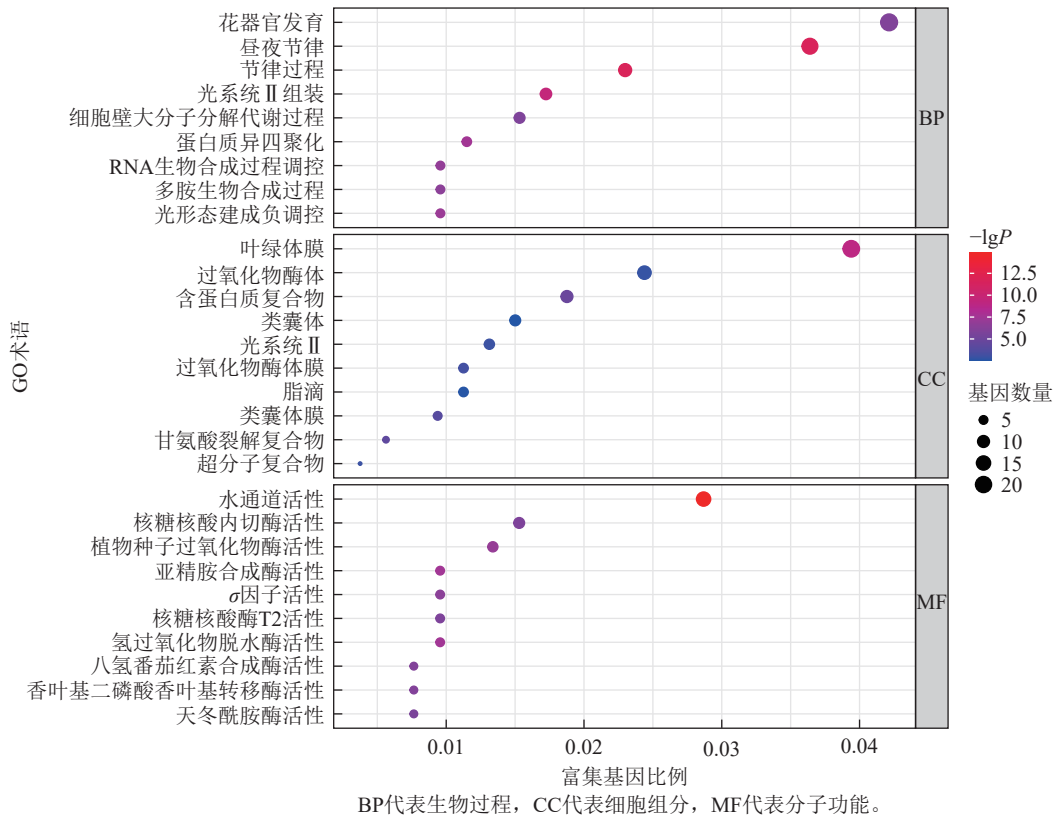


图 8 差异表达基因 (DEGs) 的 GO 富集分析

Figure 8 GO enrichment analysis of differentially expressed genes (DEGs)

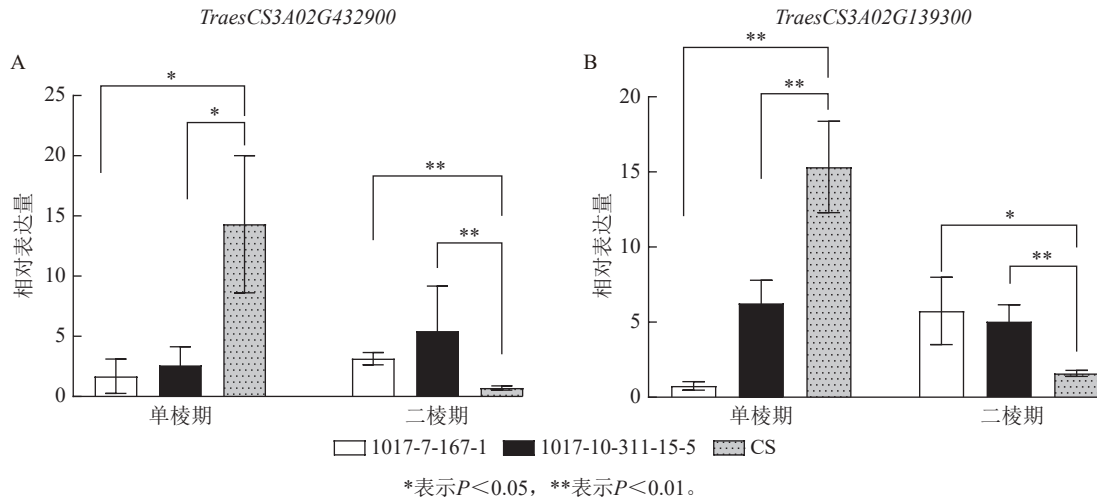


图 9 RNA-Seq 检测候选基因表达量

Figure 9 Relative expression of candidate genes detected by RNA-Seq

在更全面地挖掘野生二粒小麦染色体上促进普通小麦早抽穗的候选基因。

3.2 材料的遗传特征与 SNP 分布

CASL3AL 与 CS 进行杂交后，其后代经过多年种植和分离，1017-7-167-1 材料的纯合 SNP 主要分布在 3A 染色体 100~745 Mb 处，而 1017-10-311-15-5 材料所包含的纯合 SNP 较少，集中在 3A 染色体末端 600~745 Mb 处。由于 CASL3AL 是将 CS 端体与野生二粒小麦杂交后，继续与 CS 端体进行多次的回交所产生的，因此 CASL3AL×CS 的后代材料在非置换臂上也会有少量的野生二粒小麦片段残留。这种遗传背景的复杂性为研究小麦抽穗期的遗传调控机制提供了丰富的材料基础。

3.3 差异表达基因与 GO 富集分析

本研究通过转录组测序和数据分析，在早熟材料与晚熟材料之间筛选出了差异表达基因。这些基因

主要富集于 GO 条目的生物过程、细胞组分和分子功能, 生物过程中包含花器官发育和昼夜节律等 GO 条目, 与小麦的抽穗期密切相关, 表明在抽穗期调控中, 花器官发育和昼夜节律起着关键作用。

3.4 候选基因分析

根据 GO 富集分析和转录组表达量的结果, 筛选出了 2 个可能参与小麦抽穗期调控的关键基因。*TraesCS3A02G432900* 编码 MADS-box 转录因子, 该转录因子广泛参与植物的生长发育过程, 在植物开花时间调控、花序结构、花器官形成等方面发挥着重要的作用^[28]。小麦春化的关键基因 *Vrn1* 也属于 MADS-box 转录因子, 在叶片和顶端分生组织中表达, 随后促进开花^[29]。*TraesCS3A02G139300* 基因编码 B-box 锌指蛋白家族, 是植物中一类重要的转录调控因子, 主要通过参与光信号传导来影响开花时间^[30]。在拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中, 短日照和长日照条件下过表达含有 B-box 锌指结构域的 *STO* 基因, 使得开花时间均提前^[31]。在长日照低温条件下, 拟南芥中的 *BBX28* 和 *BBX29* 锌指蛋白会与 *CO-FT* 调控模块协同作用以促进开花^[32]。

4 结论

本研究通过 RNA-Seq 转录组测序, 系统分析了 2 个早熟材料的纯合 SNP 分布情况, 筛选出了不同发育阶段的差异表达基因。这些基因富集于生物过程、细胞组分、分子功能、花器官发育、昼夜节律等 GO 条目中。同时筛选出了 2 个可能参与小麦开花调控的候选基因, 这 2 个基因与 MADS-box 转录因子和 B-box 锌指结构域有关。后续可深入验证关键基因功能, 探讨其环境响应表达调控机制, 并继续挖掘幼穗发育时期富集到的差异表达基因, 以期小麦的遗传改良和育种提供更丰富的基因资源。

5 参考文献

- [1] MINTER F, SAUNDERS D G. Safeguarding wheat yields from cereal fungal invaders in the postgenomic era[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2023, **73**: 102310. DOI: 10.1016/j.mib.2023.102310.
- [2] SNAPE J W, BUTTERWORTH K, WHITECHURCH E, et al. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat[J]. *Euphytica*, 2001, **119**(1/2): 185–190. DOI: 10.1023/A:1017594422176.
- [3] KISELEVA A A, SHCHERBAN A B, LEONOVA I N, et al. Identification of new heading date determinants in wheat 5B chromosome[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, **16**(suppl 1): 8. DOI: 10.1186/s12870-015-0688-x.
- [4] BEALES J, TURNER A, GRIFFITHS S, et al. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, **115**(5): 721–733. DOI: 10.1007/s00122-007-0603-4.
- [5] KIPPES N, DEBERNARDI J M, VASQUEZ-GROSS H A, et al. Identification of the *VERNALIZATION 4* gene reveals the origin of spring growth habit in ancient wheats from South Asia[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, **112**(39): E5401–E5410. DOI: 10.1073/pnas.1514883112.
- [6] ALVAREZ M A, TRANQUILLI G, LEWIS S, et al. Genetic and physical mapping of the earliness *per se* locus *Eps-A^m1* in *Triticum monococcum* identifies *EARLY FLOWERING 3 (ELF3)* as a candidate gene[J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2016, **16**(4): 365–382. DOI: 10.1007/s10142-016-0490-3.
- [7] KAMRAN A, IQBAL M, SPANER D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability[J]. *Euphytica*, 2014, **197**(1): 1–26. DOI: 10.1007/s10681-014-1075-7.
- [8] ZHOU Wei, WU Shasha, DING Mingquan, et al. Mapping of *Ppd-B1*, a major candidate gene for late heading on wild emmer chromosome arm 2BS and assessment of its interactions with early heading QTLs on 3AL[J]. *PLoS One*, 2016, **11**(2): e0147377. DOI: 10.1371/journal.pone.0147377.
- [9] GUEDIRA M, XIONG Mai, HAO Yuanfeng, et al. Heading date QTL in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) coincide with major developmental genes *VERNALIZATION1* and *PHOTOPERIOD1*[J]. *PLoS One*, 2016, **11**(5): e0154242. DOI: 10.1371/journal.pone.0154242.
- [10] LEVY A A, FELDMAN M. Evolution and origin of bread wheat[J]. *The Plant Cell*, 2022, **34**(7): 2549–2567. DOI: 10.1093/plcell/koac130.
- [11] STREJČKOVÁ B, MAZZUCOTELLI E, ČEGAN R, et al. Wild emmer wheat, the progenitor of modern bread wheat, exhibits great diversity in the *VERNALIZATION1* gene[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, **13**: 1106164. DOI: 10.3389/fpls.2022.1106164.

- [12] WU Xianxin, BIAN Qiang, GAO Yue, *et al.* Evaluation of resistance to powdery mildew and identification of resistance genes in wheat cultivars[J]. *PeerJ*, 2021, **9**: e10425. DOI: [10.7717/peerj.10425](https://doi.org/10.7717/peerj.10425).
- [13] NIGRO D, BLANCO A, PIARULLI L, *et al.* Fine mapping and candidate gene analysis of *Pm36*, a wild emmer-derived powdery mildew resistance locus in durum wheat[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, **23**(21): 13659. DOI: [10.3390/ijms232113659](https://doi.org/10.3390/ijms232113659).
- [14] UAUY C, DISTELFELD A, FAHIMA T, *et al.* A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat[J]. *Science*, 2006, **314**(5803): 1298–1301. DOI: [10.1126/science.1133649](https://doi.org/10.1126/science.1133649).
- [15] PENG J H, FAHIMA T, RÖDER M S, *et al.* High-density molecular map of chromosome region harboring stripe-rust resistance genes *YrH52* and *Yr15* derived from wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*[J]. *Genetica*, 2000, **109**(3): 199–210. DOI: [10.1023/A:1017573726512](https://doi.org/10.1023/A:1017573726512).
- [16] MILLET E, RONG J K, QUALSET C O, *et al.* Production of chromosome-arm substitution lines of wild emmer in common wheat[J]. *Euphytica*, 2013, **190**(1): 1–17. DOI: [10.1007/s10681-012-0725-x](https://doi.org/10.1007/s10681-012-0725-x).
- [17] 缪娜娜. 野生二粒小麦染色体臂置换材料 CASL3AL 的染色体鉴定及抽穗期 QTL 定位[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019. MIAO Nana. *Chromosome Identification and Heading Date QTL Mapping of Chromosome Arm Substitution Line CASL3AL of Wild Emmer*[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2019.
- [18] WADDINGTON S R, CARTWRIGHT P M, WALL P C. A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat[J]. *Annals of Botany*, 1983, **51**(1): 119–130. DOI: [10.1093/oxfordjournals.aob.a086434](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086434).
- [19] CHEN Shifu, ZHOU Yanqing, CHEN Yaru, *et al.* Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor[J]. *Bioinformatics*, 2018, **34**(17): i884–i890. DOI: [10.1093/bioinformatics/bty560](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty560).
- [20] KIM D, LANGMEAD B, SALZBERG S L. HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements[J]. *Nature Methods*, 2015, **12**(4): 357–360. DOI: [10.1038/nmeth.3317](https://doi.org/10.1038/nmeth.3317).
- [21] DANECEK P, BONFIELD J K, LIDDLE J, *et al.* Twelve years of SAMtools and BCFtools[J]. *GigaScience*, 2021, **10**(2): giab008. DOI: [10.1093/gigascience/giab008](https://doi.org/10.1093/gigascience/giab008).
- [22] LIAO Yang, SMYTH G K, SHI Wei. FeatureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features[J]. *Bioinformatics*, 2014, **30**(7): 923–930. DOI: [10.1093/bioinformatics/btt656](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt656).
- [23] MCKENNA A, HANNA M, BANKS E, *et al.* The Genome Analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data[J]. *Genome Research*, 2010, **20**(9): 1297–1303. DOI: [10.1101/gr.107524.110](https://doi.org/10.1101/gr.107524.110).
- [24] LOVE M I, HUBER W, ANDERS S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2[J]. *Genome Biology*, 2014, **15**(12): 550. DOI: [10.1186/s13059-014-0550-8](https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8).
- [25] XIAO Jun, LIU Bao, YAO Yingyin, *et al.* Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China[J]. *Science China Life Sciences*, 2022, **65**(9): 1718–1775. DOI: [10.1007/s11427-022-2178-7](https://doi.org/10.1007/s11427-022-2178-7).
- [26] UAUY C, BREVIS J C, CHEN Xianming, *et al.* High-temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene *Yr36* from *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* is closely linked to the grain protein content locus *Gpc-B1*[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, **112**(1): 97–105. DOI: [10.1007/s00122-005-0109-x](https://doi.org/10.1007/s00122-005-0109-x).
- [27] HEBELSTRUP K H. Differences in nutritional quality between wild and domesticated forms of barley and emmer wheat[J]. *Plant Science*, 2017, **256**: 1–4. DOI: [10.1016/j.plantsci.2016.12.006](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.12.006).
- [28] SCHILLING S, PAN Sirui, KENNEDY A, *et al.* MADS-box genes and crop domestication: the jack of all traits[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, **69**(7): 1447–1469. DOI: [10.1093/jxb/erx479](https://doi.org/10.1093/jxb/erx479).
- [29] MILEC Z, STREJČKOVÁ B, ŠAFÁŘ J. Contemplation on wheat vernalization[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, **13**: 1093792. DOI: [10.3389/fpls.2022.1093792](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1093792).
- [30] SONG Zhaoqing, BIAN Yeting, LIU Jiujie, *et al.* B-box proteins: pivotal players in light-mediated development in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, **62**(9): 1293–1309. DOI: [10.1111/jipb.12935](https://doi.org/10.1111/jipb.12935).
- [31] LI Feng, SUN Jinjing, WANG Donghui, *et al.* The B-box family gene *STO* (*BBX24*) in *Arabidopsis thaliana* regulates flowering time in different pathways[J]. *PLoS One*, 2014, **9**(2): e87544. DOI: [10.1371/journal.pone.0087544](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087544).
- [32] WANG Meijing, DING Lan, LIU Xuehuan, *et al.* Two B-box domain proteins, *BBX28* and *BBX29*, regulate flowering time at low ambient temperature in *Arabidopsis*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2021, **106**(1/2): 21–32. DOI: [10.1007/s11103-021-01123-1](https://doi.org/10.1007/s11103-021-01123-1).