

黄杰,陈勇,高日芳,等. 植物长链非编码 RNA:与发育和胁迫响应相关的新型调控因子[J]. 江西师范大学学报(自然科学版),2023,47(6):615-625.

HUANG Jie, CHEN Yong, GAO Rifang, et al. The long non-coding RNAs: novel regulatory factors associated with development and stress responses of plants [J]. Journal of Jiangxi Normal University(Natural Science), 2023, 47(6): 615-625.

文章编号:1000-5862(2023)06-0615-11

# 长链非编码 RNA:与植物发育和胁迫响应相关的新型调控因子

黄杰,陈勇,高日芳,毛莹莹,郑柏艳,张帆涛\*,谢建坤\*

(江西师范大学生命科学院,江西 南昌 330022)

**摘要:**长链非编码 RNA(long non-coding RNA, lncRNA)是指在基因组序列中长度大于 200 nt,没有明显的开放阅读框,并且不具备蛋白编码能力的转录本. 早期阶段,lncRNA 一度被认为是遗传物质中的“转录噪声”. 然而,随着越来越多的研究在不同物种中被报道,以及对 lncRNA 的功能研究逐渐深入,lncRNA 已经逐渐成为基因组学领域的研究热点. 该文系统地介绍了 lncRNA 的分类方法,总结了 lncRNA 参与调控植物发育与逆境胁迫响应的特征和机制,分析了 lncRNA 的主要研究技术和策略,并讨论了当前存在的主要问题以及未来的研究方向,旨在为后续的植物 lncRNA 研究及其在育种领域中的实际运用提供一定的指导依据.

**关键词:**长链非编码 RNA;调控因子;发育;胁迫响应

**中图分类号:**Q 71 **文献标识码:**A **DOI:**10.16357/j.cnki.issn1000-5862.2023.06.09

## 0 引言

非编码 RNA(non-coding RNA, ncRNA)是一组由 DNA 转录而产生的不编码蛋白质的 RNA 分子. 长链非编码 RNA(long non-coding RNA, lncRNA)是指在基因组序列中长度大于 200 nt 的非编码 RNA,曾一度被认为是基因组中的“转录噪声”<sup>[1]</sup>,目前已发展成为基因组研究的热点领域. 高通量测序结果显示至少有 50% 的拟南芥基因组和 75% 的人类基因组可转录成为 RNA<sup>[2]</sup>. 然而,在这些转录本中,具有蛋白质编码能力的序列仅占约 1.5%,大多数序列缺乏蛋白质翻译功能,但其在真核生物的生长发育过程中同样发挥重要的作用<sup>[3]</sup>. 根据其功能,非编码 RNA 可分为组成型<sup>[4]</sup>和调控型<sup>[5]</sup>. 组成型

非编码 RNA 包括转运 RNA(tRNA)、核糖体 RNA(rRNA)、核仁小 RNA(snoRNA)和小核 RNA(snRNA). 根据形状和长度,调控型非编码 RNA 还可以进一步划分成短干扰 RNA(siRNA)、Piwi 相互作用 RNA(piRNA)、环状 RNA(circRNA)、微小 RNA(miRNA)以及长链非编码 RNA(lncRNA)<sup>[6]</sup>. 截至目前,关于 siRNA 和 miRNA 的起源、结构和功能已有较为深入的研究<sup>[7-8]</sup>. 然而,由于 lncRNA 表达水平低、结构复杂、调控机制多样,所以对 lncRNA 的研究仍处于相对起步阶段<sup>[9]</sup>. 近年来,研究显示 lncRNA 在植物体的生长发育及其对逆境胁迫的响应过程中发挥着重要作用,在拟南芥、水稻、棉花、番茄、蒺藜苜蓿等植物中已有较多的 lncRNA 功能得到了阐明<sup>[10-11]</sup>. 本文对 lncRNA 的定义、来源、植物生长发育与逆境胁迫下的调控机制、研究策略和主

收稿日期:2023-08-11

基金项目:国家自然科学基金(32070374)和江西省自然科学基金(2020ACB205002)资助项目.

通信作者:张帆涛(1984—),男,江西临川人,副教授,博士,主要从事植物生物技术与分子生物学研究. E-mail:zhang84004@163.com

谢建坤(1965—),男,江西南昌人,教授,博士,主要从事生物技术和遗传改良研究. E-mail:xiejiankun@jxnu.edu.cn

要方法进行总结,以期对 lncRNA 的理论研究以及育种应用提供一定的参考。

## 1 lncRNA 的来源、分类及调控机制

### 1.1 lncRNA 的来源和分类

2002年,Y. Okazaki 等<sup>[12]</sup>在对小鼠的 cDNA 文库测序过程中发现了一种新的较长的转录产物,并且将它命名为长链非编码 RNA。随后,研究人员陆续在水稻、拟南芥、苹果、杨树、苜蓿、棉花等植物中发现了大量的长链非编码 RNA<sup>[13]</sup>。在植物中的 lncRNA 主要是 RNA 聚合酶 II 的转录产物,但也有些是由 RNA 聚合酶 III 进行转录的,还有少量的 lncRNA 是由植物特有的 RNA 聚合酶 IV 和 V 产生的。这些 lncRNA 广泛分布在细胞质和细胞核中。研究显示 lncRNA 至少可以通过 5 种途径形成:1) 在编码蛋白质基因的内含子结构区域内插入编码框,并与编码序列进行序列重组,最终形成 lncRNA;2) 通过染色体重排,在 2 个基因组上原本分离的区域连在一起,形成一个具有多个外显子结构的 lncRNA;3) 通过逆转座复制方式,形成具有功能的 lncRNA;4) 相邻重复序列进行串联形成 lncRNA;5) 通过转座因子的插入方式形成 lncRNA<sup>[14]</sup>。

同时,依据 lncRNA 与邻近编码蛋白质基因的相对物理位置,可以将 lncRNA 分为 5 种不同类型<sup>[15]</sup>:1) 正义 lncRNA, lncRNA 转录方向与编码蛋白质基因的转录方向相同;2) 反义 lncRNA, lncRNA 转录方向与编码蛋白质基因的转录方向相反;3) 双向 lncRNA, lncRNA 可以同时在与编码蛋白质基因的转录方向一致和相反的方向上进行转录;4) 基因间 lncRNA, lncRNA 是由 2 个编码蛋白质基因之间转录而来的;5) 基因内 lncRNA, lncRNA 是由编码蛋白质基因的内含子区域转录而来的<sup>[16]</sup>。

### 1.2 lncRNA 的调控机制

lncRNA 可以作用于 DNA、RNA 和蛋白质等生物大分子,从而以多种形式影响蛋白质活性、修饰水平、染色质重塑和体内 RNA 的代谢。同时, lncRNA 的转录、剪切模式和二级结构也受到 RNA 修饰、DNA 甲基化和组蛋白修饰等多种途径的调控<sup>[17]</sup>。此外,也有一些 lncRNA 能聚集在染色质的结构上,与 DNA 或蛋白质相互作用,将它们招募到目标区域,从而调控靶基因的表达。对于 miRNA 而言,靶基因可以通过与 miRNA 序列<sup>[18]</sup>的互补配对来确定。然而, lncRNA 的调控机制复杂多样,靶基因可能

同时受到顺式作用(短距离)和反式作用(长距离)的调控。目前, lncRNA 调控机制可总结为 4 种模型<sup>[19]</sup>,但 lncRNA 与染色质修饰因子、启动子元件、染色质之间的相互作用机制大多仍不清楚。

1) lncRNA 作为信号分子。lncRNA 的转录在特定的时间和空间上发生,它们可以通过与转录因子结合或参与信号通路,调控邻近蛋白编码基因的时空表达<sup>[20]</sup>。如在植物发育调控过程中, *asDOG1* 是一种 lncRNA,其作为信号分子会抑制 *DOG1* 的表达,从而打破种子的休眠状态<sup>[21]</sup>。

2) lncRNA 作为诱饵分子。lncRNA 可以通过招募染色质修饰物、转录因子和其他调控因子间接调节靶基因的表达水平。如 lncRNA *Gas5* 作为一个诱饵分子,可以阻止皮质类固醇受体与染色体的结合<sup>[22]</sup>。这种类型的 lncRNA 被称为竞争性内源性 RNA (ceRNA),其原因是:它们可以竞争性吸附互补的 miRNA 分子,从而间接调节编码蛋白基因的功能。在拟南芥中,已知 miR399 及其靶基因 *PHO2* 在维持磷酸盐稳态中发挥作用, *IPSI* 通过与 *miR399* 的结合竞争性地抑制 *miR399* 与 *PHO2* 转录产物的结合,进而上调 *PHO2* 的表达水平<sup>[23-24]</sup>。

3) lncRNA 作为 RNA 结合蛋白的引导分子。这类 lncRNA 能够将染色质修饰酶招募到靶基因位点,或者引导 RNA 结合蛋白复合体转移到特定位置,从而对靶基因进行调控。对于与 lncRNA 相邻的基因,可以通过顺式作用进行调控;而对于距离较远的基因,可以通过反式作用进行调控,从而改变靶基因的表达水平。然而,无论是顺式作用还是反式作用,其原理都是通过 DNA 的介入来调控靶基因的表达量,从而导致表观遗传上的变化。例如,在苜蓿中, lncRNA *Enod40* 可以作用于在根瘤中的 RNA 结合蛋白 *MtRBP1*,并将结合蛋白 *MtRBP1* 重新定位到细胞质中,从而参与根瘤的形成<sup>[25]</sup>。另外,在哺乳动物中发现的一个 lncRNA (*lincRNA-p21*) 在 *p53* 依赖的转录反应中作为抑制因子,在正常情况下,可导致数百个被 *p53* 抑制的基因表达量升高,并且能够在基因组的多个位点发挥其对染色质结构和基因表达的影响, *lincRNA-p21* 的异位表达可诱导基因表达的改变和细胞凋亡<sup>[26]</sup>。

4) lncRNA 作为支架分子。这类 lncRNA 通常可以结合不同的效应分子,并在许多复合物中充当支架结构的作用,聚合多个蛋白质,最终形成一个复合体结构。它们能够稳定核结构或信号复合物,或者作用于染色质影响组蛋白修饰。如植物特异性的

RNA聚合酶 PolIV 可以产生 siRNA,同时 lncRNA 参与 siRNA 介导的染色质修饰,为相关蛋白识别靶位点提供必需的支架结构<sup>[27]</sup>。

除了上述4种调控机制外,D. B. Pontier 等<sup>[28]</sup>将 lncRNA 在转录调控中的作用分为多种类型,但在这些分类中的 lncRNA 调控机制大多来自动物方面的研究。目前,人们对植物 lncRNA 调控机制的认识还不够,然而,随着对植物 lncRNA 的发现与研究工作的不断深入,人们对 lncRNA 调控机制的理解将会变得更加完善。

## 2 lncRNA 参与植物发育和胁迫响应过程

### 2.1 lncRNA 调控植物发育

植物的发育受内在基因与外部环境因素综合调节,过去的研究主要集中在编码蛋白基因的调控上。然而,最近的研究表明 lncRNA 也广泛参与植物发育调控的各种途径,包括种子萌发、叶片发育、根的伸长、开花诱导和果实形成等。

2.1.1 lncRNA 调控植物的器官发育 根的固氮作用对植物的生长发育至关重要,提高农作物对氮的利用率是目前植物育种的一个重要目标。Liu Fei 等<sup>[29]</sup>通过 RNA-seq 和 RT-qPCR 结合,鉴定出了6个硝酸盐诱导的 lncRNA,并对其中的 lncRNA T5120 进行了深入研究。结果发现:在过表达 T5120 的植株中,硝酸盐响应基因表达量出现显著提高,这表明 T5120 参与调控了植物体对硝酸盐的响应。同时,过表达 T5120 植株的硝酸盐还原酶活性和氨基酸含量也出现显著升高,这表明 T5120 也提高了植物体的硝酸盐同化作用。此外,研究还发现过表达 T5120 增加了植物体的生物量,促进了根系的发育<sup>[29]</sup>。在拟南芥中发现76个 lncRNA<sup>[30]</sup>,包括14个可能发挥反式调控作用的蛋白质编码基因的反义转录本、5个24 nt siRNA 的前体和22个受非生物胁迫调控的 lncRNA。功能研究表明:在拟南芥中,过表达 npc48 改变了 miR164 的表达量,导致叶片形状改变,而过表达 npc536 则促进了在盐胁迫下植物的根系生长。

叶片是植物进行光合作用的主要器官,其表面积的大小和形状是影响作物产量的重要参数。TL 是在水稻中发现的一个内源性 lncRNA,该基因是由 R2R3-MYB 转录因子基因位点 OsMYB60 的反义链转录而成的,通过调控 R2R3-MYB 转录因子的表达

来维持扁平叶的形状。研究发现:TL 和 OsMYB60 在许多不同的组织中均有表达,OsMYB60 基因的过表达植株与 lncRNATL 干扰表达植株都表现出了叶片发育卷曲的表型<sup>[31]</sup>。此外,AG-incRNA4 是一种来源于拟南芥的 lncRNA,能够调控植株的花瓣和萼片发育,影响植株的叶片形状,这表明 AG-incRNA4 参与了调控叶片发育<sup>[32]</sup>。

2.1.2 lncRNAs 调控植物开花和成熟 lncRNA 在调控植物开花过程中也发挥着重要作用,但这些研究主要在拟南芥中进行。拟南芥 FLC 基因位点相关的 lncRNA 包括 COLDAIR<sup>[33]</sup>、COOLAIR<sup>[34]</sup> 和 COLDWRAP<sup>[35]</sup>,它们在 FLC 基因沉默中起着至关重要的作用。其中,COOLAIR 是 FLC 基因 3'端的一个天然反义转录本,包括 5'端帽子结构和 3'端 poly(A)尾部的选择性拼接。研究表明 COOLAIR 通过吸引 RNA 结合蛋白 FCA 参与抑制在春化过程中 FLC 的表达。另外,COLDAIR 是由 FLC 基因第1内含子转录产生的,它通过调控拟南芥 FLC 染色质区域的组蛋白 H3K27 甲基化水平,以参与春化作用,沉默开花基因的表达,从而调控开花<sup>[36]</sup>。COLDWRAP 是与 FLC 基因启动子相关的 lncRNA,它能够与 PRC2 亚基 CLF 相互作用,从而对 FLC 基因产生抑制作用<sup>[25]</sup>。进一步研究发现,COLDWRAP 功能丧失会引起 COLDAIR 的表达水平降低,它们之间存在着协同作用<sup>[37]</sup>。Jiao Fuchao 等<sup>[38]</sup>发现在玉米、水稻、狗尾草、小麦和高粱等植物中的 FLC 同源物产生的反义转录本与拟南芥 lncRNACOOLAIR 之间没有序列保守性。因此,其他植物的 FLC 反义转录本的调控机制仍有待进一步研究。ASL 是与 COOLAIR 来源于同一启动子的 lncRNA,ASL 的 5'端与 COOLAIR 的 5'端重叠,并且 ASL 与 FLC 基因区的 H3K27me3 存在关联,ASL 在 FLC 沉默中发挥重要作用,并维持 H3K27me3 的修饰状态<sup>[39]</sup>。此外,FLORE 是在拟南芥中发现的另一个与花期相关的 lncRNA,R. Henriques 等<sup>[40]</sup>研究表明 FLORE 是 CDF5 的天然反义转录本,可以通过提高 FT 基因的表达量来促进开花。MAS 是在拟南芥中受寒冷诱导由 MAF4 基因位点产生的 lncRNA,MAS 可作为支架分子招募 WDR5a 到 MAF4 基因位点,从而调控开花时间<sup>[41]</sup>。

通过使用 RNA-Seq 技术,研究人员在早期开花和正常开花的楸树品种之间鉴定了817个差异表达的 lncRNA,暗示 lncRNA 可能在控制楸树开花时间的过程中发挥了重要作用<sup>[42]</sup>。在山胡桃中,研究人员鉴定了2163个 lncRNA,其中大部分的 lncRNA

在春化反应和赤霉素合成等与开花时间相关的生物过程中有所富集<sup>[43]</sup>. Fang Jun 等<sup>[44]</sup>克隆了一个名为 *Ef-cd* 的 lncRNA,它是从开花激活因子 *OsSOC1* 位点的反义链转录而来的. *Ef-cd* 通过改变组蛋白甲基化水平,正向调控 *OsSOC1* 基因的表达量,从而促进水稻提前开花. 与对照组相比, *Ef-cd* 缩短了水稻 9~20 d 的生育期,但并没有伴随产量损失. 进一步的生理分析结果显示, *Ef-cd* 有助于提高氮的利用率,增加光合速率,这表明 *Ef-cd* 在水稻的开花调控和产量方面可能发挥着关键作用. *Ef-cd* 可以招募一个未知的复合物促进 *OsSOC1* 的表达. 然而, *Ef-cd* 的相互作用蛋白仍然是一个未知数,需要进一步地研究以阐明其调控机制. Li Ran 等<sup>[45]</sup>通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术创制了一个 *lncRNA1459* 功能缺失突变体. 在果实成熟过程中, *lncRNA1459* 表达上调,而当其被沉默或敲除时,植物体内乙烯的合成、果实的成熟和番茄红素含量的积累受到明显抑制. 此外,在 *lncRNA1459* 突变体中,与类胡萝卜素和乙烯合成相关基因的表达水平也显著下降,这些研究表明 *lncRNA1459* 对番茄果实的成熟起着重要调控作用<sup>[45]</sup>. 在苹果中, *MdERF109* 是一个参与光诱导的花青素生物合成的乙烯反应因子,它通过直接与花青素相关的基因启动子结合来促进着色. 在 *MdERF109* 附近有一个 lncRNA 被命名为 *MdLNC499*,它能诱导 *MdERF109* 的表达. 同时,在苹果果实和愈伤组织中的过表达或沉默表达实验表明, *MdERF109* 的花青素积累和转录水平都依赖于 *MdLNC499*. 这说明 *MdLNC499* 正向调控 *MdERF109*,并通过表达 *MdLNC499* 来促进花青素的积累<sup>[46]</sup>. 此外,在水稻中还鉴定到了一种名为 *LAIR* 的 lncRNA. 当 *LAIR* 过表达时,水稻的产量会提高,并且多个 *LRK* 基因的表达量也会上调<sup>[47]</sup>.

## 2.2 lncRNA 在非生物和生物胁迫中的作用

为了应对非生物和生物胁迫的不利条件,植物在进化过程中形成了一套复杂的网络调控机制<sup>[48]</sup>. 现在,越来越多的研究正在揭示 lncRNA 在植物抵抗各种非生物和生物胁迫过程中的重要作用,这也为培育具有抗胁迫能力的新型作物品种提供了一条有效途径.

### 2.2.1 lncRNA 调控植物应答非生物胁迫

研究发现, lncRNA 在非生物胁迫应答中扮演了重要角色. 如 *TPS1/Mt4* 基因家族是被研究较为深入的非生物胁迫响应 lncRNA,其家族成员可受磷胁迫的诱导表达. lncRNA *IPS1* 首先在番茄中被鉴定到,随后在拟

南芥和水稻中也鉴定到了 *IPS1* 的同源基因,在过表达 *IPS1* 植物根中的磷含量降低<sup>[49]</sup>. 蒺藜苜蓿 *PDILs* (*PDIL1*、*PDIL2*、*PDIL3*) 是受低磷酸盐诱导的 lncRNA, *PDIL1* 通过抑制 *MtPHO2* 的降解,间接调控 Pi 的转运,而 *PDIL2* 和 *PDIL3* 可以在转录水平上直接调控 Pi 的转运,这表明 lncRNA 参与了蒺藜苜蓿对 Pi 缺乏的响应<sup>[50]</sup>. 水稻 lncRNA *OsIPS1* 受低磷酸盐诱导,并通过调节 *PHO2* 与 *miR399* 之间的相互作用响应 Pi 的缺乏<sup>[51]</sup>. 在玉米中, *PILNCR1* 是受磷缺乏诱导的 lncRNA,能够与 *miR399* 相互作用,形成玉米耐受低磷胁迫的调控模块<sup>[52]</sup>. 此外,在受到涝渍胁迫的玉米中预测了 3 190 个差异表达的 lncRNA,其中部分 lncRNA 位于耐涝性相关的数量性状位点 (QTL) 区域<sup>[53]</sup>. Chen Zhiwei 等<sup>[54]</sup>对耐低氮胁迫的大麦地方品种 B968 进行了转录组分析,鉴定出了 498 个 lncRNA,其中 56 个 lncRNA 对低氮胁迫有响应作用.

Zhang Xiaopei 等<sup>[55]</sup>研究发现棉花 *lncRNA973* 受盐胁迫条件响应. 当过表达 *lncRNA973* 时,植株的耐盐性会提高;而当 *lncRNA973* 被敲除时,植株对盐胁迫的耐受能力则会降低,这说明 *lncRNA973* 在调控棉花对盐胁迫的响应中起到了关键作用. 另外,在刚毛柞柳中过表达 lncRNA *ThSAIR6*<sup>[56]</sup> 和 *ThSAIR1-5*<sup>[57]</sup> 都能使其更好地响应盐胁迫. 在盐胁迫条件下,与野生型相比,过表达 *ThSAIR6* 的植株体内超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 的活性有所增强,而  $H_2O_2$  和  $O_2^-$  的含量有所降低,这表明过表达 *ThSAIR6* 植株活性氧的清除能力会提高,从而减轻了刚毛柞柳的细胞受损程度,使得它的耐盐性得以提升. E. Karlik 等<sup>[58]</sup>的研究也发现,在盐胁迫条件下大麦的 lncRNA *AK370814* 表达量会显著上升,这表明 *AK370814* 可能对盐胁迫有响应作用.

另外, *DRIR* 是一个在拟南芥中受胁迫诱导的 lncRNA. 在非胁迫时 *DRIR* 表达水平较低,但干旱和盐胁迫能显著提高 *DRIR* 的表达量. 过量表达 *DRIR* 的拟南芥转基因植株表现更强的耐旱和耐盐性,这说明 *DRIR* 正向调控干旱和盐响应<sup>[59]</sup>. Zhang Wei 等<sup>[60]</sup>在玉米中鉴定出了 664 个响应干旱胁迫的 lncRNA. Qi Xin 等<sup>[61]</sup>通过对谷子和高粱的 RNA 进行测序,鉴定出了在干旱胁迫下差异表达的 lncRNA,其中 17 个 lncRNA 在谷子中表达发生改变,20 个 lncRNA 在高粱中表达发生改变. Qi Weidong 等<sup>[62]</sup>在干旱胁迫下从东乡野生稻中鉴定出 1 092 个对干旱胁迫有响应性的 lncRNA. Li Ping 等<sup>[63]</sup>通过对水

稻实施轻度干旱和补水处理,建立了干旱记忆,并检测到238个参与干旱记忆反应的lncRNA。进一步的功能分析表明这些lncRNA可以作为记忆因子激活相关转录本响应干旱胁迫。

Lu Qiuwei等<sup>[64]</sup>在研究冬小麦品种抗寒机制时发现了3个lncRNA(*lncR9A*、*lncR117*和*lncR616*),它们可以增强小麦的抗寒性。这些lncRNA通过竞争性结合*miRNA398*,间接上调*CSD1*的表达,从而提高SOD活性,清除在细胞中多余的活性氧,减轻

细胞受损程度,进而增强小麦的抗寒能力。Liu Weihua等<sup>[65]</sup>在受到冷胁迫的野生香蕉中共鉴定出了12462个lncRNA,并发现野生香蕉在冷胁迫条件下发生了更多的选择性剪接事件。M. L. Diaz等<sup>[66]</sup>在对*CBW0101*硬粒春小麦的转录组测序的过程中发现31个在低温胁迫下差异表达的lncRNA,这表明lncRNA参与低温胁迫的响应过程。

lncRNA在植物中的功能与作用机制如表1所示。

表1 lncRNA在植物中的功能与作用机制

物种	长链非编码RNA	生物学功能	作用机制
	<i>IPS1</i>	调控磷代谢	与靶基因竞争结合 miRNA
	<i>At4</i>	调控磷代谢	与靶基因竞争结合 miRNA
	<i>COLDAIR</i> 、 <i>COOLAIR</i> 、 <i>COLDWRAP</i>	参与春化作用	染色质重塑
	<i>ASL</i>	参与春化作用	沉默 <i>FLC</i> 并维持 <i>H3K27me3</i> 的修饰状态
	<i>FLORE</i>	参与春化作用	抑制关联结构基因 <i>CDFs</i> 的转录
拟南芥	<i>T5120</i>	促进根系的发育	
	<i>npc48</i>	调控开花和叶片形状	
	<i>npc536</i>	响应盐胁迫	
	<i>AG-lncRNAs 4</i>	叶片发育	染色质重塑
	<i>MAS</i>	调控开花时间	染色质重塑
	<i>DRIR</i>	响应盐和干旱胁迫	
	<i>As-DOG1</i>	调控种子休眠	调控邻近蛋白编码基因 <i>DOG1</i> 的表达
	<i>TL</i>	调控叶片形状	染色质重塑
	<i>LAIR</i>	调控产量	染色质重塑
水稻	<i>Ef-cd</i>	调控开花时间	染色质重塑
	<i>ALEX1</i>	白叶枯病抗性	
	<i>OsIPS1</i>	响应低磷胁迫	调控 <i>PHO2</i> 与 <i>miR399</i> 相互作用
玉米	<i>PILNCR1</i>	响应低磷胁迫	与 <i>miR399</i> 相互作用
小麦	<i>lncR9A</i> 、 <i>lncR117</i> 、 <i>lncR616</i>	响应冷胁迫	与靶基因竞争结合 <i>miRNA398</i> ,间接上调 <i>CSD1</i> 的表达
藜藜	<i>ENOD40</i>	参与根瘤的形成	蛋白质重定位
苜蓿	<i>PDIL1</i>	调控磷代谢	与靶基因竞争结合 miRNA
	<i>PDIL2</i> 、 <i>PDIL3</i>	调控磷代谢	抑制关联结构基因的表达
棉花	<i>lncRNA973</i>	响应盐胁迫	
怪柳	<i>ThSAIR6</i>	响应盐胁迫	
	<i>ThSAIR1-5</i>	响应盐胁迫	
苹果	<i>MdLNC499</i>	调控花青素的合成	激活邻近结构基因 <i>MdERF109</i> 的表达
大麦	<i>AK370814</i>	响应盐胁迫	
番茄	<i>lncRNA16397</i>	晚疫病抗性	诱导关联结构基因 <i>SIGRX 21</i> 的表达
	<i>lncRNA15492</i>	晚疫病抗性	抑制 <i>MIR482a</i> 的表达

2.2.2 lncRNA 调控植物应答生物胁迫 除了面临各种非生物胁迫外,植物还必须应对由虫害、细菌、病毒等带来的生物胁迫。在漫长的进化历程中,植物已经形成了高度复杂且有效的内源性防御体系,能够通过一系列防御机制来缓解不同的生物胁迫。有报道指出 lncRNA 参与了植物对生物胁迫的响应调控。以番茄为例,其晚疫病是由疫霉菌引发的,是番茄栽培面临的最为严重的病害之一。研究人员对抗晚疫病番茄株系(Sp)和易感晚疫病番茄株系(Slz)进行了转录组比较分析,在疫霉菌感染后,发现了1 037个差异表达基因(DEG)和688个差异表达的lncRNA(DEL)。特别值得关注的是 *lncRNA16397*,它能诱导谷胱甘肽蛋白基因 *SIGRX22* 的上调表达。而 *SpGRX* 则通过减少 ROS 含量来减轻对细胞膜的损伤,从而提高番茄对害虫的抗性。进一步研究证实,*lncRNA16397* 能够通过减少 ROS 积累来增强番茄对致病疫霉菌的抗性<sup>[67]</sup>。另外,研究人员还发现番茄的 *MIR482a* 位于其基因组的3号染色体上,而 *lncRNA15492* 则位于 *MIR482a* 的反义链上。*lncRNA15492* 能够抑制 *MIR482a* 的表达,从而提高番茄对晚疫病的抗性<sup>[68-69]</sup>。

茉莉酸是一种重要的植物内源激素,可以参与调控植物体内的防御反应。*ALEX1* 是在水稻中发现的一个 lncRNA,当水稻受到白叶枯病的病原菌黄单胞菌侵染时,*ALEX1* 会做出响应。研究发现,在过表达 *ALEX1* 的植株中茉莉酸途径被激活,这暗示 *ALEX1* 可通过茉莉酸途径来调控水稻抗白叶枯病<sup>[70]</sup>。镰刀菌枯萎病是一种严重的植物病害,对许多农作物和植物都造成了威胁。然而,关于 lncRNA 在镰刀菌枯萎病抗性中的具体作用机制仍未被深入了解。由小麦镰刀菌引起的枯萎病经常被报道<sup>[71]</sup>,其中 Duan Xiaoxin 等<sup>[72]</sup> 研究发现,当小麦受到镰刀菌侵染时,一些差异表达的 lncRNA 会参与多种应激响应途径,揭示了 lncRNA 在小麦受到镰刀菌侵染过程中的关键作用。此外,研究还鉴定出了2个 lncRNA(*XLOC\_302848* 和 *XLOC\_321638*)作为潜在的调控因子,它们可能有助于增强镰刀菌幼苗的抗枯萎病能力。除了传统的 lncRNA 外,一些 lncRNA 还具有编码短开放阅读框的能力。短开放阅读框编码的短肽已被证实在调节植物逆境响应中发挥关键作用<sup>[73]</sup>。

### 3 lncRNA 的研究策略和实验方法

过去,研究非编码 RNA 主要集中在长度小于 200 nt 的小 RNA 上。但随着基因组学研究技术的快速发展,有越来越多的 lncRNA 被鉴定出来,并且对它们的功能机制也进行了更为深入的研究。目前,针对植物 lncRNA 的主要研究策略和实验方法(见图1)可以总结如下:

1) 基于高通量测序技术的 lncRNA 筛选与鉴定。随着链特异性转录组测序(ssRNA-Seq)技术的发展和 lncRNA 预测方法的持续改进,研究人员已经在拟南芥<sup>[41]</sup>、桑树<sup>[74]</sup>、甘蓝<sup>[75]</sup>、水稻<sup>[76]</sup>、玉米<sup>[77]</sup>和棉花<sup>[78]</sup>等植物中发掘和鉴定了大量的 lncRNA。同时,借助全长转录组测序技术,可以获得 lncRNA 的完整信息。目前,利用此技术,也在拟南芥、水稻、玉米等物种<sup>[79-80]</sup>中鉴定和筛选获得了大量的 lncRNA。然而,尽管已经筛选和鉴定出许多 lncRNA,但它们的具体功能仍然鲜为人知,要完全揭示 lncRNA 的功能和作用机制还有很长的路要走,未来的研究应聚焦于探索其结构与功能之间的关系,阐明其调控机制和功能。

2) lncRNA 的表达和定位技术。lncRNA 在植物中的表达丰度相对较低,通常只有 mRNA 平均表达量的 1/30~1/60<sup>[81]</sup>。为了检测 lncRNA 的表达水平和探究 lncRNA 的亚细胞定位情况,可以采用 Northern blot、RNA 荧光原位杂交、实时荧光定量 PCR 等方法。由于实时荧光定量 PCR 具有特异性强、灵敏度高、方便操作等优点,因此它已成为进行转录组表达验证和低丰度 lncRNA 表达检测的首选方法。lncRNA 广泛分布于不同的细胞中,且部分 lncRNA 的分布具有组织特异性,其在细胞内的亚细胞定位往往与其功能密切相关,采用荧光原位杂交技术可以分析 lncRNA 的亚细胞定位情况。

3) lncRNA 的功能和机制研究。基因敲除、RNAi 和过量表达是研究 lncRNA 功能的重要方法,常用于 lncRNA 的功能研究。此外,RNA pull-down、RNA-RIP 和 ChIP 等技术用于检测与 lncRNA 结合的 DNA、RNA 和蛋白质分子;染色质免疫沉淀(ChIP-seq)用于研究这些 lncRNA 在甲基化修饰中的作用。通过这些技术可以解析 lncRNA 的功能和作用机制。

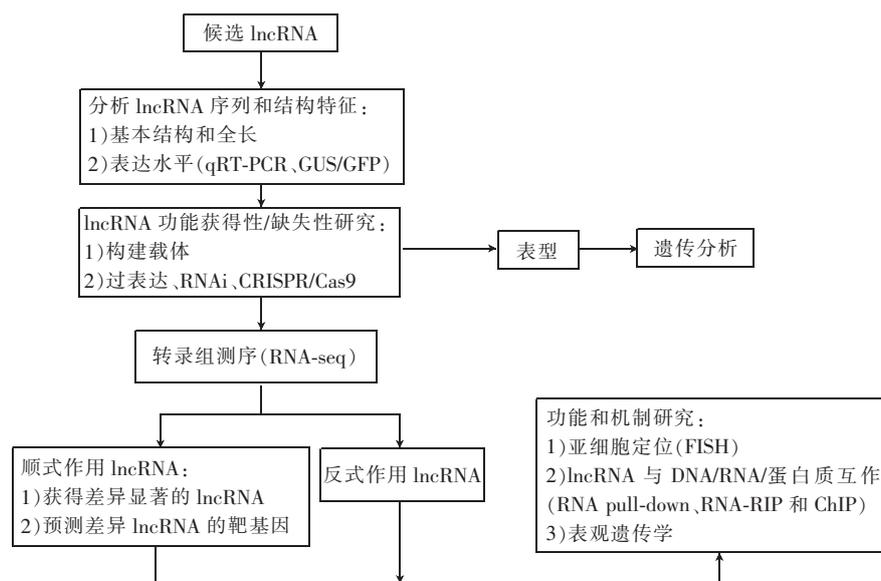


图1 lncRNA 的主要研究策略和实验方法

## 4 问题与展望

近年来,植物 lncRNA 研究虽然取得了一系列进展,但仍存在许多不足:首先,与植物 lncRNA 相关的数据库及其注释信息尚不完善,这使得对其进行深入分析变得较为困难;其次,仍有许多植物 lncRNA 有待进一步发现,而 lncRNA 的作用机制也不够清晰,导致其功能未知. 这些问题极大地阻碍了人们对 lncRNA 的功能及其复杂网络关系的理解,同时也影响了人们对 lncRNA 在植物生长发育和胁迫响应中作用方式的揭示,以及对其调控生长发育和响应胁迫的分子机制的深入阐明. 这些挑战是当前在植物 lncRNA 研究中所面临的重要难题.

今后,随着 lncRNA 的结构特征、功能注释和作用机制的数据信息系统的建立和完善,以及生物信息学理论的应用,新一代测序技术的开发, lncRNA 研究方法的成熟,并借助动物 lncRNA 的研究成果,人们将可能从各种特色植物资源中分离鉴定出更多的 lncRNA,并对其调控机制进行深入研究. 这将是植物分子生物学研究领域的重大突破,研究结果对于深入全面地理解 lncRNA 特征、功能和种间进化等科学问题具有重要的参考价值,同时也将为植物性状变异的理论研究和遗传改良提供一条新的途径. 因此,在未来植物 lncRNA 的研究中,应该进一步健全和完善植物基因组和蛋白组数据库,并尝

试建立 lncRNA 信号通路(如 lncRNA-miRNA-mRNA)的分子模型. 同时,还应通过功能验证来探索更多 lncRNA 的分子机制,以期更深入地阐明这一类调控因子介导的植物发育和胁迫应答等过程的分子机制.

## 5 参考文献

- [1] MATTICK J, RINN J. Discovery and annotation of long noncoding RNAs [J]. *Nature Structural & Molecular Biology*, 2015, 22(1):5-7.
- [2] 李健建,贺宸靖,黄小平,等. 植物长链非编码 RNA 调控发育与胁迫应答的研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2023, 39(1):48-58.
- [3] MAGAR N D, SHAH P, BARBADIKAR K M, et al. Long non-coding RNA-mediated epigenetic response for abiotic stress tolerance in plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 206:108165.
- [4] JIN Guangfu, SUN Jieli, ISAACS S D, et al. Human polymorphisms at long non-coding RNAs (lncRNAs) and association with prostate cancer risk [J]. *Carcinogenesis*, 2011, 32(11):1655-1659.
- [5] WU Ling, LIU Sian, QI Haoran, et al. Research progress on plant long non-coding RNA [J]. *Plants*, 2020, 9(4):408.
- [6] 杜鑫泽,马鑫浩,张殿琦,等. *bta-miR-34b/c* 和 *bta-miR-449a/b/c* 靶基因预测及生物信息学分析 [J]. *中国畜牧兽医*, 2022, 49(7):2451-2461.
- [7] ISLAM W, NOMAN A, QASIM M, et al. Plant responses to

- pathogen attack; small RNAs in focus [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(2):515.
- [8] ZENG Jun, GUPTA V K, JIANG Yueming, et al. Cross-kingdom small RNAs among animals, plants and microbes [J]. Cells, 2019, 8(4):371.
- [9] ZHANG Xiaopei, WANG Wei, ZHU Weidong, et al. Mechanisms and functions of long non-coding RNAs at multiple regulatory levels [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(22):5573.
- [10] LI Bijun, JIANG Danli, MENG Zining, et al. Genome-wide identification and differentially expression analysis of lncRNAs in *tilapia* [J]. BMC Genomics, 2018, 19(1):729.
- [11] CUI Jun, JIANG Ning, HOU Xinxin, et al. Genome-wide identification of lncRNAs and analysis of ceRNA networks during tomato resistance to *Phytophthora infestans* [J]. Phytopathology, 2020, 110(2):456-464.
- [12] OKAZAKI Y, FURUNO M, KASUKAWA T, et al. Analysis of the mouse transcriptome based on functional annotation of 60770 full-length cDNAs [J]. Nature, 2002, 420(6915):563-573.
- [13] 蔡晶晶. 长链非编码 RNA13853 调控拟南芥干旱胁迫应答机制研究 [D]. 南昌:南昌大学, 2020.
- [14] 栗丽慧, 李朝炜. lncRNA:参与植物多种生物进程的调节剂 [J]. 江苏农业科学, 2023, 51(10):11-19.
- [15] CHEN Zhenhua, WANG Wentao, HUANG Wei, et al. The lncRNA *HOTAIRM1* regulates the degradation of PML-RARA oncoprotein and myeloid cell differentiation by enhancing the autophagy pathway [J]. Cell Death and Differentiation, 2017, 24(2):212-224.
- [16] 吴爽, 黄晶, 胡汪来. 长链非编码 RNA 调控自噬的研究进展 [J]. 生命科学, 2019, 31(3):261-269.
- [17] WEI Jianwei, HUANG Kai, YANG Chao, et al. Non-coding RNAs as regulators in epigenetics [J]. Oncology Reports, 2017, 37(1):3-9.
- [18] CAI Heng, YANG Chunxia, LIU Sian, et al. miRNA-target pairs regulate adventitious rooting in *Populus*: a functional role for miR167a and its target auxin response factor 8 [J]. Tree Physiology, 2019, 39(11):1922-1936.
- [19] WANG K C, CHANG H Y. Molecular mechanisms of long noncoding RNAs [J]. Molecular Cell, 2011, 43(6):904-914.
- [20] 刘琳莹, 苏晓俊, 闵玲. 植物中长链非编码 RNA 研究进展综述 [J]. 江苏农业科学, 2021, 49(12):12-19.
- [21] FEDAK H, PALUSINSKA M, KRZYCZMONIK K, et al. Control of seed dormancy in *Arabidopsis* by a cis-acting noncoding antisense transcript [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(48):E7846-E7855.
- [22] KINO T, HURT D E, ICHIJO T, et al. Noncoding RNA *gas5* is a growth arrest- and starvation-associated repressor of the glucocorticoid receptor [J]. Science Signaling, 2010, 3(107):ra8.
- [23] CHIOU T J, AUNG K, LIN S I, et al. Regulation of phosphate homeostasis by microRNA in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2006, 18:412-421.
- [24] SHIN H, SHIN H S, CHEN Rujin, et al. Loss of *At4* function impacts phosphate distribution between the roots and the shoots during phosphate starvation [J]. The Plant Journal, 2006, 45(5):712-726.
- [25] CAMPALANS A, KONDOROSI A, CRESPI M. *Enod40*, a short open reading frame-containing mRNA, induces cytoplasmic localization of a nuclear RNA binding protein in *Medicago truncatula* [J]. The Plant Cell, 2004, 16(4):1047-1059.
- [26] HUARTE M, GUTTMAN M, FELDSER D, et al. A large intergenic noncoding RNA induced by *p53* mediates global gene repression in the *p53* response [J]. Cell, 2010, 142(3):409-419.
- [27] WIERZBICKI A T. The role of long non-coding RNA in transcriptional gene silencing [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2012, 15(5):517-522.
- [28] PONTIER D B, GRIBNAU J. *Xist* regulation and function explored [J]. Human Genetics, 2011, 130(2):223-236.
- [29] LIU Fei, XU Yiran, CHANG Kexin, et al. The long non-coding RNA *T5120* regulates nitrate response and assimilation in *Arabidopsis* [J]. New Phytologist, 2019, 224(1):117-131.
- [30] AMOR B B, WIRTH S, MERCHAN F, et al. Novel long non-protein coding RNAs involved in *Arabidopsis* differentiation and stress responses [J]. Genome Research, 2009, 19(1):57-69.
- [31] LIU Xue, LI Dayong, ZHANG Donglei, et al. A novel antisense long noncoding RNA *TWISTED LEAF*, maintains leaf blade flattening by regulating its associated sense *R2R3-MYB* gene in rice [J]. New Phytologist, 2018, 218(2):774-788.

- [32] WU Huiwen, DENG Shulin, XU Haiying, et al. A noncoding RNA transcribed from the *AGAMOUS* (*AG*) second intron binds to *CURLY LEAF* and represses *AG* expression in leaves [J]. *New Phytologist*, 2018, 219(4): 1480-1491.
- [33] SWIEZEWSKI S, LIU Fuquan, MAGUSIN A, et al. Cold-induced silencing by long antisense transcripts of an *Arabidopsis* polycomb target [J]. *Nature*, 2009, 462(7274): 799-802.
- [34] KIM D, XI Yanpeng, SUNG S. Modular function of long noncoding RNA, *COLDAIR*, in the vernalization response [J]. *PLoS Genetics*, 2017, 13(7): e1006939.
- [35] KIM D H, SUNG S. Vernalization-triggered intragenic chromatin loop formation by long noncoding RNAs [J]. *Developmental Cell*, 2017, 40(3): 302-312.
- [36] CHEKANOVA J A. Long non-coding RNAs and their functions in plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 27: 207-216.
- [37] TIAN Yongke, ZHENG Han, ZHANG Fei, et al. PRC2 recruitment and *H3K27me3* deposition at *FLC* require FCA binding of *COOLAIR* [J]. *Science Advances*, 2019, 5(4): eaau7246.
- [38] JIAO Fuchao, PAHWA K C, MANNING M, et al. Cold induced antisense transcription of *FLOWERING LOCUS C* in distant grasses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 72.
- [39] SHIN J H, CHEKANOVA J A. *Arabidopsis* *RRP6L1* and *RRP6L2* function in *FLOWERING LOCUS C* silencing via regulation of antisense RNA synthesis [J]. *PLoS Genetics*, 2014, 10(9): e1004612.
- [40] HENRIQUES R, WANG Huan, LIU Jun, et al. The antiphase regulatory module comprising *CDF5* and its antisense RNA *FLORE* links the circadian clock to photoperiodic flowering [J]. *New Phytologist*, 2017, 216(3): 854-867.
- [41] ZHAO Xinyue, LI Jingrui, LIAN Bi, et al. Global identification of *Arabidopsis* lncRNAs reveals the regulation of *MAF4* by a natural antisense RNA [J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 5056.
- [42] WANG Zhi, ZHU Tianqing, MA Wenjun, et al. Genome-wide analysis of long non-coding RNAs in *Catalpa bungei* and their potential function in floral transition using high-throughput sequencing [J]. *BMC Genetics*, 2018, 19(1): 86.
- [43] FAN Tongqiang, ZHANG Qixiang, HU Yuanyuan, et al. Genome-wide identification of lncRNAs during hickory (*Carya cathayensis*) flowering [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2020, 20(4): 591-607.
- [44] FANG Jun, ZHANG Fantao, WANG Hongru, et al. *Efc-d* locus shortens rice maturity duration without yield penalty [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(37): 18717-18722.
- [45] LI Ran, FU Daqi, ZHU Benzong, et al. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of *lncRNA1459* alters tomato fruit ripening [J]. *The Plant Journal*, 2018, 94(3): 513-524.
- [46] MA Huaying, YANG Tuo, LI Yu, et al. The long noncoding RNA *MdLNC499* bridges MdWRKY1 and MdERF109 function to regulate early-stage light-induced anthocyanin accumulation in apple fruit [J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(10): 3309-3330.
- [47] WANG Ying, LUO Xiaojin, SUN Fan, et al. Overexpressing lncRNA *LAIR* increases grain yield and regulates neighboring gene cluster expression in rice [J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3516.
- [48] YU Jiahong, CHENG Yuan, FENG Kun, et al. Genome-wide identification and expression profiling of tomato *Hsp20* gene family in response to biotic and abiotic stresses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1215.
- [49] BHOGIREDDY S, MANGRAUTHIA S K, KUMAR R, et al. Regulatory non-coding RNAs: a new frontier in regulation of plant biology [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2021, 21(3/4): 313-330.
- [50] WANG Tianzuo, ZHAO Mingui, ZHANG Xiuxiu, et al. Novel phosphate deficiency-responsive long non-coding RNAs in the legume model plant *Medicago truncatula* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(21/22): 5937-5948.
- [51] AJMERA I, SHI J, GIRI J, et al. Regulatory feedback response mechanisms to phosphate starvation in rice [J]. *npj Systems Biology and Applications*, 2018, 4: 4.
- [52] DU Qingguo, WANG Kai, ZOU Cheng, et al. The *PILN-CR1-miR399* regulatory module is important for low phosphate tolerance in maize [J]. *Plant Physiology*, 2018, 177(4): 1743-1753.
- [53] YU Feng, TAN Zengdong, FANG Tian, et al. A comprehensive transcriptomics analysis reveals long non-coding RNA to be involved in the key metabolic pathway in response to waterlogging stress in maize [J]. *Genes*, 2020, 11(3): 267.

- [54] CHEN Zhiwei,JIANG Qi,JIANG Panpan, et al. Novel low-nitrogen stress-responsive long non-coding RNAs (lncRNA) in barley landrace B968 (Liuzhutouzidamai) at seedling stage [J]. BMC Plant Biology,2020,20(1):142.
- [55] ZHANG Xiaopei,DONG Jie,DENG Fenni, et al. The long non-coding RNA *lncRNA973* is involved in cotton response to salt stress [J]. BMC Plant Biology,2019,19(1):459.
- [56] 许欣,卢惠君,王玉成,等. 刚毛柞柳 *SAIR6* 长链非编码 RNA 耐盐功能初探 [J]. 北京林业大学学报,2021,43(3):36-43.
- [57] 许欣. 刚毛柞柳盐胁迫响应长链非编码 RNA 的鉴定及耐盐功能分析 [D]. 哈尔滨:东北林业大学,2021.
- [58] KARLIK E,GOZUKIRMIZI N. Expression analysis of lncRNA *AK370814* involved in the barley vitamin B6 salvage pathway under salinity [J]. Molecular Biology Reports,2018,45(6):1597-1609.
- [59] QIN Tao,ZHAO Huayan,CUI Peng, et al. A nucleus-localized long non-coding RNA enhances drought and salt stress tolerance [J]. Plant Physiology,2017,175(3):1321-1336.
- [60] ZHANG Wei,HAN Zhaoxue,GUO Qingli, et al. Identification of maize long non-coding RNAs responsive to drought stress [J]. PLoS One,2014,9(6):e98958.
- [61] QI Xin,XIE Shaojun,LIU Yuwei, et al. Genome-wide annotation of genes and noncoding RNAs of *foxtailmillet* in response to simulated drought stress by deep sequencing [J]. Plant Molecular Biology,2013,83(4/5):45-473.
- [62] QI Weidong,CHEN Hongping,YANG Zuozhen, et al. Systematic characterization of long non-coding RNAs and their responses to drought stress in Dongxiang wild rice [J]. Rice Science,2020,27(1):21-31.
- [63] LI Ping,YANG Hong,WANG Lu, et al. Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice [J]. Frontiers in Genetics,2019,10:55.
- [64] LU Qiuwei,XU Qinghua,GUO Fuye, et al. Identification and characterization of long non-coding RNAs as competing endogenous RNAs in the cold stress response of *Triticum aestivum* [J]. Plant Biology,2020,22(4):635-645.
- [65] LIU Weihua,CHENG Chunzhen,LIN Yuling, et al. Genome-wide identification and characterization of mRNAs and lncRNAs involved in cold stress in the wild banana (*Musa itinerans*) [J]. PLoS One,2018,13(7):e0200002.
- [66] DIAZ M L,SORESI D S,BASUALDO J, et al. Transcriptional response of durum wheat to cold stress at reproductive stage [J]. Molecular Biology Reports,2019,46(2):2427-2445.
- [67] CUI Jun,JIANG Ning,MENG Jun, et al. *lncRNA33732*-respiratory burst oxidase module associated with *WRKY1* in tomato-*Phytophthora infestans* interactions [J]. The Plant Journal,2019,97(5):933-946.
- [68] JIANG Ning,CUI Jun,HOU Xinxin, et al. *Sl-lncRNA15492* interacts with *sl-miR482a* and affects *Solanum lycopersicum* immunity against *Phytophthora infestans* [J]. The Plant Journal,2020,103(4):1561-1574.
- [69] LIAO Lijuan,XIE Biao,GUAN Peipei, et al. New insight into the molecular mechanism of *miR482/2118* during plant resistance to pathogens [J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:1026762.
- [70] YU Yang,ZHOU Yanfei,FENG Yanzhao, et al. Transcriptional landscape of pathogen-responsive lncRNAs in rice unveils the role of *ALEX1* in jasmonate pathway and disease resistance [J]. Plant Biotechnology Journal,2020,18(3):679-690.
- [71] LI Xin,ZHONG Shengfu,CHEN Wanquan, et al. Transcriptome analysis identifies a 140 kb region of chromosome 3B containing genes specific to *Fusarium* head blight resistance in wheat [J]. International Journal of Molecular Sciences,2018,19(3):852.
- [72] DUAN Xiaoxin,SONG Xiushi,WANG Jianxin, et al. Genome-wide identification and characterization of *Fusarium graminearum*-responsive lncRNAs in *Triticum aestivum* [J]. Genes,2020,11(10):1135.
- [73] ZHAO Siyuan,MENG Jun,LUAN Yushi. lncRNA-encoded short peptides identification using feature subset recombination and ensemble learning [J]. Interdisciplinary Sciences-Computational Life Sciences,2022,14(1):101-112.
- [74] LIU Helian,WANG Ruihua,MAO Bigang, et al. Identification of lncRNAs involved in rice ovule development and female gametophyte abortion by genome-wide screening and functional analysis [J]. BMC Genomics,2019,20:90.
- [75] SHEN Enhui,ZHU Xintian,HUA Shuijin, et al. Genome-wide identification of oil biosynthesis-related long non-coding RNAs in allopolyploid *Bnssica napus* [J]. BMC Genomics,2018,19:745.
- [76] ZHANG Guoqiang,SUN Min,WANG Jianfeng, et al.

- PacBio full-length cDNA sequencing integrated with RNA-seq reads drastically improves the discovery of splicing transcripts in rice [J]. *The Plant Journal*, 2019, 97: 296-305.
- [77] WANG Bo, TSENG E, REGULSKI M, et al. Unveiling the complexity of the maize transcriptome by single-molecule long-read sequencing [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 11708.
- [78] ZOU Changsong, WANG Qiaolian, LU Cairui, et al. Transcriptome analysis reveals long noncoding RNAs involved in fiber development in cotton (*Gossypium arboreum*) [J]. *Science China: Life Sciences*, 2016, 59(2): 164-171.
- [79] TANG Zhong, XU MIN, CAI Jiahui, et al. Transcriptome-wide identification and functional investigation of the RDR2- and DCL3-dependent small RNAs encoded by long non-coding RNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2019, 14(8): e1616518.
- [80] CUI Guowen, CHAI Hua, YIN Hang, et al. Full-length transcriptome sequencing reveals the low-temperature-tolerance mechanism of *Medicago falcata* roots [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 575.
- [81] CHENKANNOVA J A. Long non-coding RNAs and their functions in plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 27: 207-216.

## The Long Non-Coding RNAs: Novel Regulatory Factors Associated with Development and Stress Response of Plants

HUANG Jie, CHEN Yong, GAO Rifang, MAO Yingying, ZHENG Boyan, ZHANG Fantao\*, XIE Jiankun\*  
(College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang Jiangxi 330022, China)

**Abstract:** Long non-coding RNAs (lncRNAs) are characterized by the sequence length exceeding 200 nt, absence of substantial open reading frames, and lack of protein-coding potential. These transcripts are previously regarded as “transcriptional noise” in the genome. Nevertheless, as the number of reported lncRNAs in various species continues to increase and further investigations into their functionality progress, lncRNAs have gradually become a hotspot in the field of genomics. In this review, the lncRNA classification is systematically presented, the characteristics and mechanisms in regulating plant developmental processes and stress response are reviewed, the recent techniques and strategies employed in the related field are analyzed, and the current challenges and future prospects are discussed. The objective of this review is to establish a theoretical framework for investigating plant lncRNAs and to explore their potential applications in the field of breeding.

**Key words:** long non-coding RNA; regulatory factor; development; stress response

(责任编辑:刘显亮)