

# 长链非编码RNA在植物生长发育和逆境胁迫 响应中的研究进展

王彬<sup>1</sup> 陈敏氩<sup>1</sup> 白昌辉<sup>1</sup> 林亮<sup>2</sup> 曾美娟<sup>1</sup> 叶新如<sup>1</sup> 刘建汀<sup>1</sup> 温庆放<sup>1\*</sup> 朱海生<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>福建省农业科学院作物研究所, 福建省蔬菜遗传育种重点实验室, 福州 350013;

<sup>2</sup>连江县农业经济技术中心, 连江 350500)

**摘要** 长链非编码 RNA(lncRNA)是一类长度大于200 nt且不具备蛋白质编码能力的RNA。科研人员通过高通量测序技术已经在不同的植物中发现了大量的lncRNA。研究表明, lncRNA是植物体内重要的调节子, 参与了广泛的生物学过程, 包括种子萌发、幼苗形成、营养生长、生殖生长以及逆境胁迫应答等。lncRNA可作为信号分子、诱饵分子、引导分子和支架分子调控基因的表达来实现其功能。该文综述了植物lncRNA的产生、分类和作用机制, 讨论了植物lncRNA在调控个体发育和响应逆境胁迫中的研究进展, 为今后进一步研究植物lncRNA提供了参考依据。

**关键词** 长链非编码RNA; 植物; 生长发育; 逆境胁迫

## Research Progress of Long Non-Coding RNA in Plant Growth, Development and Response to Environmental Stresses

WANG Bin<sup>1</sup>, CHEN Mindong<sup>1</sup>, BAI Changhui<sup>1</sup>, LIN Liang<sup>2</sup>, ZENG Meijuan<sup>1</sup>,

YE Xinru<sup>1</sup>, LIU Jianting<sup>1</sup>, WEN Qingfang<sup>1\*</sup>, ZHU Haisheng<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Fujian Key Laboratory of Vegetable Genetics and Breeding, Crop Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences,

Fuzhou 350013, China; <sup>2</sup>Lianjiang Agricultural Economy and Technology Center, Lianjiang 350500, China)

**Abstract** lncRNA (long non-coding RNA) is a kind of RNA with a length greater than 200 nt and does not have the ability of protein coding. A large number of lncRNA have been found in different plant by high-throughput sequencing technology. Research shows that lncRNA is an important regulator in plants and participates in a wide range of biological processes, including seed germination, seedling formation, vegetative growth, reproductive growth and stress response. lncRNA can be used as signal molecule, decoy molecule, guide molecule and scaffold molecule to regulate gene expression to achieve its function. This paper reviews the production, classification and action mechanism of plant lncRNA, and discusses the research progress of plant lncRNA in regulating ontogeny and responding to stress, which will provide a reference basis for further study of plant lncRNA.

**Keywords** long non-coding RNA; plant; growth and development; environmental stresses

收稿日期: 2022-07-21

接受日期: 2022-09-07

福建省属公益类科研院所基本科研专项(批准号: 2022R1031007)、福建省农科院蔬菜遗传育种科技创新团队项目(批准号: CXTD2021038)、国家大宗蔬菜产业技术体系福州综合试验站项目(批准号: CARS-23-G-53)、福建省种业创新与产业化工程项目(批准号: zycxny2021009)、农业高质量发展超越“5511”协同创新工程项目(批准号: XTCXGC2021003)、福建省农业科学院英才项目(批准号: YC2021004)和福建省自然科学基金(批准号: 2021J01494)资助的课题

\*通讯作者。Tel: 13805062692, E-mail: fjvrc@163.com; Tel: 13809543070, E-mail: zhs0246@163.com

Received: July 21, 2022

Accepted: September 7, 2022

This work was supported by the Fujian Provincial Public Research Institute of Fundamental Research (Grant No.2022R1031007), the Project of Vegetable Genetics and Breeding Technology Innovation Team of Fujian Academy of Agricultural Sciences (Grant No.CXTD2021038), the Fuzhou Comprehensive Test Station Project of National Bulk Vegetable Industry Technology System (Grant No.CARS-23-G-53), the Fujian Seed Industry Innovation and Industrialization Project (Grant No.zycxny2021009), the Agricultural High-Quality Development Surpasses “5511” Collaborative Innovation Project (Grant No.XTCXGC2021003), the Talent Project of Fujian Academy of Agricultural Sciences (Grant No.YC2021004), and the Natural Science Foundation of Fujian Province (Grant No.2021J01494)

\*Corresponding authors. Tel: +86-13805062692, E-mail: fjvrc@163.com; Tel: +86-13809543070, E-mail: zhs0246@163.com

长链非编码RNA(long non-coding RNA, lncRNA)是一类长度超过200 nt的非编码RNA,不具有编码蛋白质的功能,直接以RNA的形式发挥作用,可在表观遗传、转录、转录后、翻译和翻译后水平上调控基因的表达,参与细胞分化和个体发育等生命过程<sup>[1]</sup>。1984年,第一个真核lncRNA H19在小鼠的测序分析中被发现,长度为2.3 Kb,其在胚胎发育过程中高表达<sup>[2]</sup>。随着二代测序技术的发展,越来越多的lncRNA被发现,据文献报道,哺乳动物的基因组中有80%的转录产物是lncRNA<sup>[3]</sup>,并且众多lncRNA在细胞周期和细胞分化调控以及胚胎干细胞多能性维持等过程中均发挥重要作用<sup>[4]</sup>。另有研究证明,肺癌、乳腺癌、卵巢癌、肾病、心血管疾病、自身免疫疾病等多种疾病的发生和发展与lncRNA的异常表达或突变相关<sup>[5]</sup>。相较于人类和动物,lncRNA在植物中的研究相对落后,但是近几年的发展也不容小觑,众多实验证明了植物lncRNA具有丰富强大的生物学功能,尤其是在调控植物生长发育和逆境胁迫响应中扮演着重要角色,但其具体的功能仍不清楚<sup>[6]</sup>。因此,植物lncRNA领域具有极大的研究价值。本文围绕近年来国内外对植物lncRNA的研究成果,从lncRNA的产生、分类、作用机制以及在植物生长发育和逆境胁迫响应中的功能等方面进行了系统的总结,并对未来可能的研究方向进行了展望,以期今后开展植物lncRNA的研究提供参考。

## 1 lncRNA的产生

lncRNA主要有以下五种产生方式:(1)由于基因结构的变异导致原本可形成编码蛋白的转录本无法正常翻译而形成lncRNA;(2)染色体重组导致几个非转录区域合并,从而产生lncRNA;(3)非编码基因在复制过程中的反转座插入形成lncRNA;(4)串联重复序列的复制产生lncRNA;(5)转座子插入带来功能性的启动子,使得非转录区域具有转录活性,从而产生有功能的lncRNA。大多数lncRNA由三种保守的核RNA聚合酶(Pol I、Pol II和Pol III)转录而来,具有帽子结构和polyA尾巴,其中Pol I和Pol III专门用于合成lncRNA,而Pol II中只有一部分用于合成lncRNA<sup>[7]</sup>。在植物中,还有另外两种多亚基RNA聚合酶(Pol IV和Pol V)可以合成lncRNA,这些lncRNA在结构上不具有polyA尾巴,对于识别和沉默转座因子(transposable elements, TEs)至关重要<sup>[8]</sup>。植物中不同的转录

机制产生不同的lncRNA,这些lncRNA的合成受多种因素(包括特定的转录因子、核心酶序列的特异性以及相关RNA的加工活性等<sup>[9]</sup>)的影响。

## 2 lncRNA的分类

至今,科学界对于lncRNA的分类尚未有统一的准则<sup>[10-11]</sup>。比较常见的分类框架是根据lncRNA在基因组中与蛋白质编码基因的相对位置关系,将其分为正义lncRNA(sense lncRNA)、反义lncRNA(antisense lncRNA)、双向lncRNA(bidirectional lncRNA)、内含子lncRNA(intronic lncRNA, incRNA)和基因间lncRNA(long intergenic non-coding RNA, lincRNA)五类。在植物中,鉴定发现的lncRNA主要集中于反义、内含子和基因间三种类型,其中反义和基因间类型的lncRNA较多,而内含子类型的lncRNA较少。根据相关的基因组特征,如启动子、增强子和转座元件,可以将lncRNA分为启动子上游型lncRNA(promoter upstream lncRNA)、启动子相关型lncRNA(promoter-associated lncRNA)、转录起始位点型lncRNA(transcription start site-associated lncRNA)、非翻译区lncRNA(UTR associated lncRNA)、增强子相关lncRNA(enhancer-associated lncRNA, eRNA)和转座子相关lncRNA(TE-associated lncRNA, TE-lncRNA)。近年来,eRNA和TE-lncRNA研究受到了很多的关注。eRNA长度通常小于2 000 nt,当从Pol II释放出来时它们会被外泌体降解<sup>[12-13]</sup>,目前大多数植物eRNAs在功能上是未知的。在植物中TE-lncRNA主要来源于逆转座子序列,在物种进化过程中,转座子与lncRNA相互作用,一方面转座子影响植物lncRNA的产生和转录调控,另一方面lncRNA影响转座子活性<sup>[14]</sup>。

## 3 lncRNA的作用机制

在生物体内,lncRNA主要通过四种分子(分别为信号分子、诱饵分子、引导分子和支架分子)来行使生物学功能<sup>[15]</sup>。lncRNA作为信号分子,能够响应不同的刺激,感知细胞环境,参与特殊信号通路的转导,从而调控目标基因的表达。lncRNA作为诱饵分子,通过招募其他RNA结合蛋白,阻断其对靶基因的作用,间接调控目标基因的转录。lncRNA作为引导分子,指导蛋白复合体定位到特定的调控位点,通过顺式或反式方式调节目标基因的表达。lncRNA作为支架分子,装配形成中心平台,招募多种蛋白质形成核

糖体复合物,通过影响组蛋白修饰在表观遗传水平上调节基因的表达。另外一些lncRNA还可以作为短链RNA(siRNA和miRNA)生物合成的前体。

## 4 lncRNA参与植物个体发育

植物的个体发育包括种子萌发和幼苗生长、营养生长、生殖生长3个阶段。目前,鉴定到的大部分植物lncRNA都与其个体发育有关。这些lncRNAs在个体发育中通过不同的作用机制来影响基因的表达。

### 4.1 调控种子萌发和幼苗生长

种子是植物所特有的繁衍器官,种子的萌发以及植物种群的繁衍进化与农作物的质量息息相关。张楠等<sup>[16]</sup>在拟南芥中获得lncRNA AtR8,发现其在幼苗根端细胞的细胞质中大量表达,并能够响应水杨酸(salicylic acid, SA)和盐胁迫诱导,AtR8缺失会抑制SA和盐胁迫下的种子萌发。BoNR8是甘蓝中AtR8的同源物。在甘蓝种子萌发时,BoNR8在根伸长区表皮层受ABA(abscisic acid)和NaCl的诱导而大量表达,过表达BoNR8基因会上调ABA信号响应基因RAV1、ABI3、ABI5、EMI和EM6等的表达水平,抑制根生长和角果发育,降低种子的发芽率<sup>[17]</sup>。在小麦中,短链RNA miR9678靶向一个lncRNA WSGAR,诱导在种子萌发延迟过程中扮演重要角色的phasiRNA的产生,最终通过影响赤霉素合成基因的表达导致赤霉素代谢及其调控途径的改变,进而控制籽粒的萌发率和穗发芽<sup>[18]</sup>。此外,在玉米<sup>[19]</sup>、蓖麻<sup>[20]</sup>等作物中也发现多个lncRNA参与了种子的发育和代谢过程。

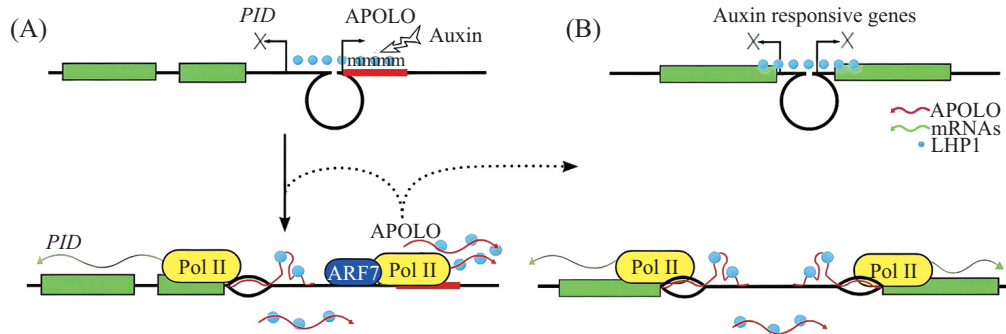
光是幼苗生长发育所需的一个重要的环境因子。在拟南芥中,WANG等<sup>[21]</sup>发现了第一个在持续红光条件下能促进幼苗光形态建成的lncRNA HID1。HID1通过直接抑制光敏色素互作因子PIF3来调节红光介导的幼苗光形态发生,在红光条件下,敲除HID1基因会导致PIF3基因的表达量显著增加,从而促进幼苗下胚轴的生长。通过对HID1基因的二级结构进行预测发现了两个对于HID1基因发挥功能起重要作用的茎环结构,这两个茎环结构对持续红光条件下幼苗下胚轴的生长具有调节作用。进一步研究显示,HID1可被组装成RNA-蛋白质复合物,RNA-蛋白质复合物在基因调控、RNA剪切和蛋白质合成等众多生命活动中有着至关重要的作用<sup>[21-22]</sup>。这些研究结果表明,lncRNA可以作为信号分子响应激素、盐胁迫、光等的诱导,也可以作为短链RNA生物合成的前体在植物

种子萌发和幼苗生长过程发挥调控作用。

### 4.2 调控营养生长

根是植物的基础,决定着作物的长势、产量和品质。在拟南芥中,人们发现了两个在侧根形成与发育中发挥重要调控作用的lncRNA APOLO和lncRNA ASCO<sup>[23]</sup>。APOLO是位于PID基因上游5 148 bp位置的lncRNA,作为引导分子和支架分子参与调控侧根发育。研究发现,APOLO有顺式和反式两种作用模式,APOLO顺式作用是以共转录的方式指导邻近生长素极性运输关键基因PID的表达,从而影响侧根的形成<sup>[24]</sup>。如图1A所示,经外源生长素处理,根中的生长素含量增加会触发APOLO位点的DNA去甲基化,从而解开APOLO-PID染色质环;在RNA聚合酶II的介导下,生长素响应因子ARF7直接激活APOLO和PID的转录;APOLO转录本招募PRC1复合体成员LHP1并介导APOLO-PID染色质环重新形成。染色质环的形成与基因的表达调控紧密关联,APOLO可以动态调控PID启动子的环化过程来影响PID基因的表达模式<sup>[25]</sup>。APOLO的反式作用即APOLO通过与目标DNA结合形成R环(RNA:DNA杂交体)来反式调控WAG2、AZG2和多个远端生长素响应基因的表达,从而影响侧根的形成<sup>[26]</sup>。如图1B所示,APOLO基于序列互补性和R环的形成来识别靶点,在靶标被识别后,APOLO可以招募LHP1,靶位点的染色质三维构象随之发生改变,从而微调靶标基因的转录。lncRNA ASCO是一种可变剪接竞争lncRNA,作为诱饵分子招募核斑RNA结合蛋白(nuclear speckle RNA-binding protein, NSR)参与调控侧根发育<sup>[27]</sup>。lncRNA ASCO能与mRNA竞争性地结合NSR,干扰NSR对下游生长素响应基因的选择性剪接,从而影响侧根的生长。SmD1b和PRP8a是剪接体的两个核心成分,ASCO通过调控剪接因子SmD1b和PRP8a的活性来调节前体mRNA的剪接<sup>[27]</sup>。此外,lncRNA还可诱捕miRNA参与调控主根发育。SCL(scarecrow-like)是根生长的关键调控因子,SCL功能的丧失会显著抑制植株主根的伸长<sup>[28]</sup>。水稻lncRNA MIKKI通过直接诱捕miRNA171,使miRNA171不能与其靶基因SCL的mRNA结合,导致SCL基因的表达水平上升,促进主根生长<sup>[29]</sup>。

在固氮豆科植物的根瘤发育中,lncRNA作为引导分子指导NSR在特定目标位点的定位参与调控。Enod40是在蒺藜苜蓿中最早被发现的植



A: APOLO对PID基因的顺式调控作用; B: APOLO对WAG2、AZG2和大量生长素反应基因的反式调控作用。

A: cis-action of APOLO over PID; B: trans-action of APOLO over WAG2, AZG2 and a plethora of Auxin responsive genes.

图1 APOLO作为支架分子的顺式作用和反式作用模式(根据参考文献[24-26]修改)

Fig.1 Cis-action and trans-action modes of APOLO as a scaffold molecule (modified from the references [24-26])

物 lncRNA 之一, 其作用主要是在蒺藜苜蓿结瘤期间, 与根瘤中的NSR同源物MtRBP1结合, 负责将其从细胞核的核小点(一种动态亚核结构)重新定位到细胞质颗粒中<sup>[30]</sup>。最新的研究发现, *GmEnod40* 为大豆识别根瘤菌共生信号的标志基因, 其受到 miR169c-GmNFYA-C模块的调控<sup>[31]</sup>。在低氮条件下, miR169c表达水平降低, GmNFYA-C表达水平升高, 从而激活 *GmEnod40*, 促进结瘤<sup>[31]</sup>。可见, 在植物营养生长中 lncRNA 主要通过生长素运输和信号转导等方式调控植物根部及根瘤的生长, 并且这些 lncRNA 通过多种作用机制参与基因的表达调控。

### 4.3 调控生殖生长

4.3.1 调控成花转变 开花是高等植物由营养生长向生殖生长转换的一个重要的生命过程。开花抑制基因 *FLC* (flowering locus C) 的表达是影响植物成花转变的重要因素<sup>[32]</sup>。在春化过程中, 低温会促进 *FLC* 基因上 H3K27me3 修饰的去除和 H3K27me3 修饰的添加, 从而抑制 *FLC* 基因的表达, 进而解除其对下游开花基因的抑制作用来实现成花转变<sup>[33]</sup>。目前发现了三种 lncRNA COOLAIR<sup>[34]</sup>、COLDAIR<sup>[35]</sup>、COLDWRAP<sup>[36]</sup> 在 *FLC* 基因沉默中起着至关重要的作用。COOLAIR 是一类 *FLC* 基因3'端的反义转录本, 通过吸引 RNA 结合蛋白 FCA (flowering control locus A) 清除 *FLC* 基因上激活型组 H3K27me3 标记, 从而引起 *FLC* 基因的沉默, 研究发现, 蛋白磷酸酶 SSU72 对 COOLAIR 与 FCA 的结合具有拮抗作用<sup>[37]</sup>。SSU72 功能的丧失会增强 COOLAIR 和 FCA 之间的亲和力, 增加 H3K27me3 水平, 抑制 *FLC* 基因的转录, 导致拟南芥发生早花<sup>[38]</sup>。COOLAIR 抑制 *FLC* 的详细分子机制目前尚不清楚<sup>[39]</sup>。COLDAIR 转录自 *FLC* 基因

的第二内含子, 为早期春化的信号, 通过与 RNA 结合蛋白 FCA 相互作用引发 PRC2 亚基 CLF (curly leaf) 在 *FLC* 基因位点富集 H3K27me3, 进而抑制 *FLC* 基因的表达。COLDWRAP 是一种与 *FLC* 基因启动子相关的 lncRNA, 它也可与 CLF 相互作用, 形成基因内染色质环并对 *FLC* 基因产生抑制。进一步研究发现, COLDWRAP 功能的丧失会降低 COLDAIR 的表达水平, 说明二者之间存在着协同作用<sup>[36]</sup>。2014 年, 人们发现了第四种参与 *FLC* 基因转录调控的 lncRNA ASL, 它是一个从 *FLC* 基因位点产生的非聚腺苷酸化的反义转录本, 能够起到维持 *FLC* 基因区 H3K27me3 修饰状态的作用。研究显示, ASL 受拟南芥 RRP6L 的调控, RRP6L 功能的丧失会导致拟南芥开花延迟<sup>[40]</sup>。MAF4 是 *FLC* 在拟南芥中的同源基因, 也会对春化作用介导的开花时间产生影响。MAS 是由 MAF4 基因位点产生的天然反义 lncRNA。在春化作用下, 拟南芥 MAS 受低温诱导表达, 通过招募 COMPASS-like 复合物的核心成分 WDR5a 到 MAF4 基因上增强 H3K27me3 组蛋白修饰, 使 MAF4 基因表达沉默, 从而促进开花<sup>[41]</sup>。在拟南芥中还发现受日照长度变化诱导表达的 lncRNA FLORE, 通过抑制 CDFs (cycling dof factors) 转录因子基因 *CDF5*、*CDF1* 和 *CDF3* 的表达水平, 从而提高 *FT* 基因的表达来促进开花<sup>[42]</sup>。植物的开花途径包括春化促进途径、光周期促进途径、自主开花途径和赤霉素途径。依据已报道的文献显示, lncRNA 参与了植物的春化途径和光周期途径, 而 lncRNA 是否也同时参与了其他两种开花途径仍需探究。

4.3.2 调控花粉、胚珠发育 花粉形成和授粉受精是种子植物完成有性生殖及世代交替的重要环

节,与生产上雄性不育系的利用、种子产量的高低与质量的优劣等息息相关。Zm401是已报道的调节玉米雄性不育的一个重要的lncRNA<sup>[43]</sup>。研究发现,Zm401在玉米雄蕊中特异表达,通过调控花药发育关键基因Zm3-3、ZmMADS2和ZmC5的表达,从而影响绒毡层和花粉粒发育。Zm401功能的丧失会使Zm3-3基因的表达上调,ZmMADS2基因和ZmC5基因的表达下调,导致绒毡层和花粉粒发育异常,最终造成雄性不育<sup>[43]</sup>。在甘蓝型油菜中也鉴定到一个名为BcMF11的lncRNA在调节花粉和雄蕊育性中行使功能。BcMF11的低表达会阻碍绒毡层的降解,造成花粉粒无法成熟,使花粉败育,但对营养生长没有任何影响,可见BcMF11是调节生殖发育的一类特异性lncRNA<sup>[44]</sup>。其实,在植物中lncRNA的特异性尤为显著,包括组织特异性和种系特异性,由于lncRNA位点在进化过程中比较容易获得和丢失,因此这种特异性被认为与物种的适应性进化有关。在水稻中,DING等<sup>[45]</sup>发现了受长日照诱导表达的lncRNA LDMAR,它是长日照条件下水稻花粉发育的必需因子。LDMAR的低表达会引起花药绒毡层细胞的程序性死亡,从而造成光敏雄性不育。WUNDERLICH等<sup>[46]</sup>在拟南芥发现了受热诱导表达的lncRNA asHSFB2a,它通过调控热应激转录因子HSFB2a影响胚珠发育。asHSFB2a的过表达会抑制HSFB2a的表达,导致胚珠败育。HUANG等<sup>[47]</sup>在甘蓝型油菜中发现,lncRNA bra-eTM160-1和bra-eTM160-2通过诱捕miRNA160,从而上调miRNA160靶基因ARF17的表达。ARF17基因是花粉壁形成和花粉发育的关键调控因子,ARF17基因功能的丧失会导致花粉壁缺陷和花粉降解<sup>[47]</sup>。WANG等<sup>[48]</sup>在水稻中发现lncRNA MSTRG.66289.1和MSTRG.52515.5分别诱捕miRNA156和miRNA396,从而上调miRNA156靶基因SPL和miRNA396靶基因GRF的表达。基因SPL和GRF功能的丧失会导致花粉粒败育,形成雄性不育<sup>[48]</sup>。由此可知,在植物花粉形成和授粉受精过程中,lncRNA可以作为信号分子响应光、热等的诱导,或作为miRNA诱捕分子调控花粉、胚珠发育过程中目标基因的表达。

**4.3.3 调控果实发育、成熟** 果实成熟是一个由复杂的内源和外源信号网络调控的发育过程,涵盖生长素、乙烯生物合成和代谢、糖类生物合成和代谢、脱落酸等多种信号通路<sup>[49]</sup>。目前报道较多的是关于lncRNA如何参与花青素合成过程而对果实发

育、成熟产生影响。TANG等<sup>[50]</sup>从草莓成熟果实中鉴定出了25 613个lncRNAs,获得了一个与果实成熟相关的lncRNA FRILAIR,且它含有miR397结合位点。研究发现,FRILAIR能够通过诱捕miRNA397,使miRNA397靶基因LAC11a的表达上调,随后促进花青素生物合成相关基因的表达,从而加速草莓果实成熟。ZHANG等<sup>[51]</sup>在沙棘果实发育过程中鉴定出了118个差异表达的lncRNAs,发现这些lncRNAs主要富集在抗坏血酸、类胡萝卜素和类黄酮的生物合成中,其中有两个lncRNA LNC1和LNC2是花青素生物合成的重要调节因子,但它们的作用完全相反。LNC1通过诱捕miRNA156,使miRNA156靶基因SPL9的表达上调,从而促进沙棘果实中花青素的生物合成,而LNC2通过诱捕miRNA828,使miRNA828靶基因MYB114的表达上调,从而降低沙棘果实中花青素的生物合成。MA等<sup>[52]</sup>在苹果中发现了一个参与果皮早期花青素积累的lncRNA MdLNC499,且它能够诱导乙烯反应因子(ethylene response factor,ERF)蛋白ERF109的表达,而MdERF109蛋白参与光诱导的花青素生物合成,通过直接结合花青素相关基因启动子来促进苹果着色。MA等<sup>[52]</sup>进一步发现,MdLNC499基因受转录因子MdWRKY1的调控,MdWRKY1被光诱导增强了MdLNC499基因的转录,进而诱导MdERF109表达。因此,今后对于lncRNAs在果实成熟中的调控作用还有很多方面可以探索,例如lncRNAs在果实发育、成熟过程是否有通过DNA甲基化机制来影响基因表达,因为已经有越来越多的研究证实DNA高甲基化是肉质果实能够正常成熟的关键<sup>[53-54]</sup>。

## 5 lncRNA参与植物逆境胁迫

近年来,lncRNA在植物逆境胁迫中的作用受到诸多关注。研究发现,在逆境胁迫下,lncRNA的表达可能比编码蛋白质的mRNA更加活跃,这些lncRNA能够作用于逆境相关基因,影响植物形态和生理生化进而使其产生对胁迫的应答<sup>[55]</sup>。lncRNA调控机制的深入研究及新lncRNA的鉴定,为植物抗逆研究提供了大量的新见解和新思路。

### 5.1 响应干旱胁迫

干旱是影响植物生长发育和作物产量最主要的逆境因子。目前已有许多研究证实lncRNA在植物干旱胁迫应答中发挥着重要作用。在玉米

中, PANG等<sup>[56]</sup>鉴定出1 535个lncRNA可响应干旱胁迫, 发现了lncRNA MSTRG.6838.1的潜在靶基因*ZmVPP1*。VPP(vacuolar pyrophosphatase)是结合在植物液泡膜上的一类焦磷酸酶, 具有焦磷酸酶活性和质子泵功能, *ZmVPP1*基因的过表达可以促进根系发育、增加侧根数目、提高叶片的光合速率和水分利用效率, 从而增强玉米的抗旱能力。昆明植物研究所刘莉课题组<sup>[57]</sup>首次在水稻中验证了干旱“记忆”的存在, 发现lncRNA、DNA甲基化以及内源激素(特别是ABA)均参与到这一短期干旱“记忆”的形成过程, 进一步获得3个响应水稻短期干旱“记忆”的关键性lncRNA(TCONS\_00028567、OS02T0626200-01和OS04T0412225-00), 它们分别激活了植物激素信号转导、苯丙氨酸代谢、光合作用等途径中基因*SAPK10*(stress-activated protein kinase 10)、*PAL*(phenylalanine ammonia-lyase)、*Fd*(ferredoxin)转录本的表达。DING等<sup>[58]</sup>在木薯中获得了27个干旱响应性lncRNAs, 发现这些lncRNA主要通过激素代谢、RNA转录调节和受体激酶信号转导等方式调节其相邻基因的表达, 从而提高木薯的抗旱性。XIAO等<sup>[59]</sup>在同一年证实木薯的抗旱性还与气孔密度及气孔关闭程度有关, 并发现2个重要的lncRNA LNC\_001148和LNC\_000160靶向6个编码枯草杆菌蛋白酶的基因影响木薯气孔密度, 从而响应干旱胁迫。TAN等<sup>[60]</sup>认为, 衡量作物的耐旱性不仅应包括对干旱胁迫的耐受性, 还应考虑水分胁迫解除后的恢复能力。因此, 他对油菜干旱失水和复水处理下的叶片进行转录组分析, 发现多个响应干旱胁迫的lncRNA参与了不同的调节机制, 其中一些lncRNAs与ABF同源基因*BnaC07g44670D*共表达, 提示与植物激素信号转导有关, 另外一些lncRNAs与XLOC\_074677、XLOC\_093758、XLOC\_044363和XLOC\_076449共表达主要参与信号传输和防御、应激反应。QIN等<sup>[61]</sup>在拟南芥中发现了一种新的干旱诱导lncRNA DRIR, 经研究发现DRIR突变体和DRIR过表达均能增强转基因植株对干旱的耐受性, 并在突变体和过表达植株中发现参与ABA信号、水运输和其他胁迫减轻过程的大量基因的表达水平发生了改变。由此可见, lncRNA对植物干旱胁迫产生的生理生化响应机制包括了光合作用调节、渗透调节、活性氧去除和植物激素(特别是ABA)调节等。随着对lncRNA研究的深入, 人们发现lncRNA在介

导干旱胁迫调控的同时并未对植物生长带来任何明显损害。因此, 在未来lncRNA可作为改善植物耐旱能力的重要突破口。

## 5.2 响应盐胁迫

盐胁迫的分子响应机制一直以来都是植物逆境研究的重点。近年来, 越来越多相关的lncRNA被预测或鉴定。WAN等<sup>[62]</sup>在茶树中鉴定到lncRNA MSTRG.139242.1, 发现它参与Ca<sup>2+</sup>转运, 能够缓解盐胁迫对植物细胞的伤害作用。ZHANG等<sup>[63]</sup>在棉花中发现, lncRNA973可以调节盐胁迫响应相关基因[包括活性氧清除系统相关基因、Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>逆向转运蛋白编码基因(*NHX7*)、脱水诱导蛋白编码基因(*RD22*)以及转录因子编码基因(*MYB5*、*WRKY46*、*NAC29*、*ERF62*)等]的表达从而增强耐盐性。有研究显示, lncRNA还能作为miRNA的靶模拟物间接调控盐胁迫响应基因的表达。SUN等<sup>[64]</sup>在甜高粱中鉴定到5个lncRNAs(lncRNA13472、lncRNA11310、lncRNA2846、lncRNA26929、lncRNA14798)可作为参与盐胁迫反应miRNA(miRNA5567、miRNA169)的靶模拟物, 这些lncRNA通过调节与离子转运相关的靶基因(*VHA-A*)、与蛋白质修饰相关的靶基因(*BPM1*、*MSRA2-1*、*BAG6*)、与转录调节相关的靶基因(*bZIP23*、*NAC007*、*HSE44D*)以及与物质合成和运输相关的靶基因(*XTH31*、*NPF5.2*、*FLAI*)的表达, 影响植物对盐胁迫的反应。FU等<sup>[65]</sup>也在浮萍中发现3个lncRNAs(TCONS\_00033722、TCONS\_00044328和TCONS\_00059333)可作为miRNA的靶模拟物, 这些lncRNAs介导生长素信号转导相关基因参与盐胁迫响应。QIN等<sup>[61]</sup>研究证实, ABA处理会对lncRNA的盐响应过程产生影响。他们发现盐胁迫条件下, 拟南芥中的lncRNA DRIR表达量很低, 当外源施加ABA时, DRIR水平会迅速增加, 植株耐盐性增强。从以上的文献报道可以看出, lncRNA主要通过离子调控、活性氧清除、激素的合成及信号转导等机制响应盐胁迫。近期, ZHAO等<sup>[66]</sup>在*The Innovation*杂志上发表了一篇综述, 提出植物对盐胁迫的适应需要达到体内离子、激素和活性氧的动态平衡, 表明三者盐胁迫的调控中存在互作, 由此猜测相关的lncRNA在机体内可能也存在协同表达。

## 5.3 响应高温胁迫

在众多的逆境胁迫中, 高温胁迫被认为是对植

物生长繁殖影响最大且最不易控制的因素之一。因此,国内外在lncRNA响应高温胁迫方面也开展了较多的研究。赵雷等<sup>[67]</sup>通过链特异转录组测序在拟南芥野生型材料中找到一个重要的高温胁迫响应lncRNA HAL6,在拟南芥中超表达HAL6能够明显地提高转基因株系的高温胁迫抗性, RNAi株系则对高温胁迫敏感,推测HAL6参与调控植物高温胁迫耐受性。他们进一步证实HAL6可能在HSFA2和HSP101的下游发挥作用,可能通过影响脯氨酸合成中的酶活性,来调控植物的高温胁迫抗性。SONG等<sup>[68]</sup>研究证实, lncRNA参与植物光合作用对高温胁迫的响应过程。他们发现lncRNA TCONS\_00202587和lncRNA TCONS\_00260893靶点的异质表达促进了拟南芥在热胁迫下的光合保护和恢复,抑制了膜过氧化,抑制了DNA损伤,其中TCONS\_00202587通过其二级结构与上游序列结合,并干扰靶基因*Potri.012G002800*(编码蛋白磷酸酶2C)的转录; TCONS\_00260893干扰靶基因*Potri.017G089800*(编码环核苷酸门控离子通道蛋白)的转录。在水稻中lncRNA也可以通过调控热胁迫靶基因发挥作用。钟华等<sup>[69]</sup>发现lncRNA TCONS\_00092993的靶基因*Os02g0711300*和*Os01g0337900*参与热胁迫下细胞氧化还原稳态的维持, lncRNA TCONS\_00100154的靶基因*Os06g0195800*是一个重要的热激蛋白, lncRNA TCONS\_00005591的靶基因*Os01g0719100*参与水稻热胁迫下的气孔开放度调节等。此外, HE等<sup>[70]</sup>发现lncRNA可与miRNA相互作用并在黄瓜高温胁迫响应中产生影响,他们还发现lncRNA TCNS\_00031790、TCNS\_00014332、TCNS\_00014717、TCNS\_00005674通过乙烯和IAA介导的信号通路与miRNA9748相互作用以响应高温胁迫。由此可知,在植物受到高温伤害时, lncRNA能够通过渗透调节物质(脯氨酸)累积、钙离子调节、细胞膜保护、气孔调节以及激素转导和合成等多种途径来响应胁迫。在干旱、盐和高温胁迫下, lncRNA所介导的响应机制存在一定相似性,推测某种lncRNA可能同时参与多种非生物胁迫的响应过程,在未来鉴定并验证这些关键的lncRNA对深入解析植物抗逆机理具有指导意义。

#### 5.4 响应低温胁迫

低温是限制全世界作物产量和分布的因素之一,解析低温响应关键基因的功能和作用机理意义

重大。目前,人们已经从多个物种中预测或鉴定到响应低温胁迫的lncRNAs。WANG等<sup>[71]</sup>利用高通量测序技术研究了低温胁迫下葡萄中lncRNAs的表达动态,发现多个差异表达的lncRNAs靶向应激反应相关基因,如*CBF4*基因、过氧化物酶基因和*WRKY*基因等。CAO等<sup>[72]</sup>在棉花中获得响应低温胁迫的lncRNA XH123,并发现XH123的功能丧失会导致棉花幼苗叶绿体损伤以及活性氧水平增加。在冬小麦抗寒机制研究中, LU等<sup>[73]</sup>发现了3个lncRNA(lncR9A、lncR117、lncR616)是miRNA398的靶模拟物。3个lncRNA通过竞争性结合miRNA398间接上调*CSD1*(copper/zinc-superoxide dismutase 1)基因的表达,提高超氧化物歧化酶活性,清除冗余的活性氧,增强植株的抗寒性。在拟南芥中, KINDGREN等<sup>[74]</sup>鉴定到了一个lncRNA SVALKA, SVALKA的突变会影响*CBF1*基因的表达和植物的耐寒性。CALIXTO等<sup>[75]</sup>发现,在拟南芥中的这些lncRNAs存在冷依赖性差异表达和差异选择性剪接。此外,转录因子也在lncRNA的响应过程中起着重要作用。MOISON等<sup>[76]</sup>的研究结果表明, lncRNA APOLO与转录因子WRKY42相互作用并调节其与根毛缺陷基因*RHD6*(root hair defective 6)启动子的结合,从而触发根毛细胞响应冷胁迫。PACHECO等<sup>[77]</sup>进一步研究发现,在低温条件下, lncRNA APOLO和转录因子WRKY42共同靶向细胞壁伸展基因*EXT3*(extensin3)以触发根毛细胞伸长。由此可知, lncRNA可以通过促进耐冷基因及转录因子的转录、提高抗氧化酶类活性、减少活性氧伤害等机制响应低温胁迫。然而,由于植物对低温胁迫表现出复杂的生理生化反应,因此lncRNA功能一直未得到深入验证。

## 6 展望

随着RNA-Seq高通量测序技术在植物功能基因组学中的应用,人们发现了调控植物生长发育、应激反应等各种生物学过程的新型lncRNA(表1)。然而,目前对这些lncRNA的发现、特征描述和功能注释仍然有限,并且不同长度的RNA之间存在相互作用,之前的方法主要依靠前人的大量实验数据手动提取特征,缺乏精确性。因此,在未来应该基于RNA结构序列特征以及内源性靶标特性等,构建lncRNA-miRNA-靶mRNA相互作用网络,从而高效准确地识别植物lncRNA并预测其功能。lncRNA-

miRNA-靶mRNA互作过程是指lncRNA在转录后水平上作为竞争性内源RNA, 与miRNA相互作用, 参与靶基因的表达调控。目前, lncRNA-miRNA-靶

mRNA调控网络研究主要应用于人类肿瘤的病理及治疗研究中, 包括筛选肿瘤早期诊断标志物、恶性评估及预后判断指标等<sup>[78-79]</sup>。未来将这种研究引入

表1 近5年发现的植物中的长链非编码RNA  
Table 1 Long non-coding RNA in plants discovered in recent 5 years

长链非编码RNA名称 lncRNA name	物种 Species	分子作用机制 Molecular mechanism of action	生物学功能 Biological function	参考文献 References
AtR8	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Signal	Response to salt stress and control seed germination	[16]
BoNR8	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>	Signa	Response to salt stress and control seed germination	[17]
WSGAR	<i>Triticum aestivum</i>	Pre-miRNA	Control seed germination	[18]
bra-eTM160-1	<i>Brassica napus</i>	Decoy	Control pollen development	[47]
bra-eTM160-2				
MSTRG.66289.1	<i>Oryza sativa</i>	Decoy	Control pollen development	[48]
MSTRG.52515.5				
FRILAIR	<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> Duch.	Decoy	Control fruit development	[50]
LNC1	<i>Hippophae rhamnoides</i>	Decoy	Control the biosynthesis of anthocyanins in fruit	[51]
LNC2				
MdLNC499	<i>Malus pumila</i> Mill.	Signa	Control fruit coloration	[52]
MSTRG.6838.1	<i>Zea mays</i>	Signa	Respond to drought stress	[56]
TCONS_00028567	<i>Oryza sativa</i>	Signa	Respond to drought stress	[57]
OS02T0626200-01			Respond to drought stress	
OS04T0412225-00			Respond to drought stress	
LNC_001148	<i>Manihot esculenta</i>	Signa	Respond to drought stress	[59]
LNC_000160	<i>Crantz</i>			
lncRNA973	<i>Gossypium spp</i>	Signa	Response to salt stress	[63]
lncRNA13472	<i>Sorghum bicolor</i>	Decoy	Response to salt stress	[64]
lncRNA11310				
lncRNA2846				
lncRNA26929				
lncRNA14798				
TCONS_00033722	<i>Lemna minor</i>	Decoy	Response to salt stress	[65]
TCONS_00044328				
TCONS_00059333				
HAL6	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Signa	Response to high temperature stress	[67]
TCONS_00202587	<i>Populus</i>	Signa	Response to high temperature stress	[68]
TCONS_00260893				
TCONS_00092993	<i>Oryza sativa</i>	Signa	Response to high temperature stress	[69]
TCNS_00031790	<i>Cucumis sativus</i>	Decoy	Response to high temperature stress	[70]
TCNS_00014332				
TCNS_00014717				
TCNS_00005674				
lncR9A	<i>Triticum aestivum</i>	Decoy	Response to low temperature stress	[73]
lncR117				
lncR616				
XH123	<i>Gossypium spp</i>	Signa	Response to low temperature stress	[72]
SVALKA	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Signa	Response to low temperature stress	[74]



植物,对于揭示RNA分子间的相互作用,预测关键基因及阐释其功能均具有重要意义。此外,现阶段植物lncRNA的研究思路通常是利用基因组测序对目标基因进行挖掘,然后通过功能验证探索其作用机制。然而,lncRNA对应突变体的缺乏是新型lncRNA功能分析的一个挑战。在此背景下,利用CRISPR/Cas9技术敲除或插入替换阻断转录起始来抑制lncRNA功能有助于阐明lncRNA的生物学功能和作用机制,同时利用转基因途径提高植物非生物胁迫耐受性也是未来将lncRNA应用于植物育种研究的一个重要方向。

### 参考文献 (References)

- [1] WASEEM M, LIU Y L, XIA R. Long non-coding RNAs, the dark matter: an emerging regulatory component in plants [J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 22(1): 86.
- [2] PACHNIS V, BELAYEW A, TILGHMAN S M. Locus unlinked to  $\alpha$ -fetoprotein under the control of the murine raf and Rif genes [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81(17): 5523-7.
- [3] KAPRANOV P, CHENG J, DIKE S, et al. RNA maps reveal new RNA classes and a possible function for pervasive transcription [J]. *Science*, 2007, 316(5830): 1484-8.
- [4] CAO X W, YEO G, MUOTRI A R, et al. Noncoding RNAs in the mammalian central nervous system [J]. *Annu Rev Neurosci*, 2006, 29: 77-103.
- [5] SHI X, SUN M, LIU H, et al. Long non-coding RNAs: a new frontier in the study of human diseases [J]. *Cancer Lett*, 2013, 339(2): 159-66.
- [6] ZHANG X, WANG W, ZHU W, et al. Mechanisms and functions of long non-coding RNAs at multiple regulatory levels [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(22): 5573.
- [7] 刘琳莹, 苏晓俊, 闵玲. 植物中链非编码RNA研究进展综述[J]. *江苏农业科学*(LIU L Y, SU X J, MIN L. Review on the research progress of long-chain non-coding RNA in plants [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*), 2021, 49(12): 12-9.
- [8] 黄小庆, 李丹丹, 吴娟. 植物长链非编码RNA研究进展[J]. *遗传*(HUANG X Q, LI D D, WU J. Long non-coding RNAs in plants [J]. *Hereditas*), 2015, 37(4): 344-59.
- [9] 王艳芳, 苏婉玉, 张琳, 等. 植物中lncRNAs的研究进展[J]. *西北植物学报*(WANG Y F, SU W Y, ZHANG L, et al. *Advances of long non-coding RNA in plants* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*), 2018, 38(3): 582-8.
- [10] KIM E, SUNG S. Long noncoding RNA: unveiling hidden layer of gene regulatory networks [J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17(1): 16-21.
- [11] ST LAURENT G, WAHLESTEDT C, KAPRANOV P. The landscape of long non-coding RNA classification [J]. *Trends Genet*, 2015, 31(5): 239-51.
- [12] SHLYUEVA D, STAMPFEL G, STARK A. Transcriptional enhancers: from properties to genome-wide predictions [J]. *Nat Rev Genet*, 2014, 15(4): 272-86.
- [13] THIEFFRY A, VIGH M L, BORNHOLDT J, et al. Characterization of *Arabidopsis thaliana* promoter bidirectionality and antisense RNAs by depletion of nuclear RNA decay pathways [J]. *Plant Cell*, 2020, 32(6): 1845-67.
- [14] KAPUSTA A, KRONENBERG Z, LYNCH V J, et al. Transposable elements are major contributors to the origin, diversification, and regulation of vertebrate long noncoding RNAs [J]. *PLoS Genet*, 2013, 9(4): e1003470.
- [15] 孙慧雯, 李金宝, 杨丹丹, 等. 长链非编码RNA在植物中的研究进展[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*(SUN Y W, LI J B, YANG D D, et al. *The research progress of long noncoding RNA in plants* [J]. *Journal of Shandong Agricultural University, Natural Science Edition*), 2020, 51(5): 968-74.
- [16] 张楠, 刘自广, 孙世臣, 等. 拟南芥AtR8 lncRNA对盐胁迫响应及其对种子萌发的调节作用[J]. *植物学报*(ZHANG N, LIU Z G, SUN S C. *Response of Arabidopsis thaliana AtR8lncRNA to salt stress and its regulation on seed germination* [J]. *Chinese Bulletin of Botany*), 2020, 55(4): 421-9.
- [17] WU J, LIU C X, LIU Z G, et al. Pol III-dependent cabbage BoNR8 long ncRNA affects seed germination and growth in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2019, 60(2): 421-35.
- [18] GUO G H, LIU X Y, SUN F L, et al. Wheat miR9678 affects seed germination by generating phased siRNAs and modulating abscisic acid/gibberellin signaling [J]. *Plant Cell*, 2018, 30(4): 796-814.
- [19] XU W, YANG T, WANG B, et al. Differential expression networks and inheritance patterns of long non-coding RNAs in castor bean seeds [J]. *Plant J*, 2018, 95(2): 324-40.
- [20] ZHU M, ZHANG M, XING L J, et al. Transcriptomic analysis of long non-coding RNAs and coding genes uncovers a complex regulatory network that is involved in maize seed development [J]. *Genes*, 2017, 8(10): 274.
- [21] WANG Y, FAN X, LIN F, et al. *Arabidopsis* noncoding RNA mediates control of photomorphogenesis by red light [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(28): 10359-64.
- [22] 王玉秋, 樊德, 邓兴旺, 等. 高等植物中的较长非编码RNA:从序列、功能到分子机理[J]. *生命科学*(WANG Y Q, FAN D, DENG X W, et al. *Longer noncoding RNAs in higher plants: from the sequence, function to the molecular mechanism* [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*), 2016, 28(6): 630-9.
- [23] BARDOU F, ARIEL F, SIMPSON C G, et al. Long noncoding RNA modulates alternative splicing regulators in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2014, 30(2): 166-76.
- [24] ARIEL F, JEGU T, LATRASSE D, et al. Noncoding transcription by alternative RNA polymerases dynamically regulates an auxin-driven chromatin loop [J]. *Mol Cell*, 2014, 55(3): 383-96.
- [25] 黄其通, 李清, 张玉波. 染色质构象与基因功能[J]. *遗传*(HUANG Q T, LI Q, ZHANG Y B. *Linking chromatin conformation to gene function* [J]. *Hereditas*), 2020, 42(1): 1-17.
- [26] ARIEL F, LUCERO L, CHRIST A. R-loop mediated trans action of the APOLO long noncoding RNA [J]. *Mol Cell*, 2020, 77(5): 1055-65.
- [27] RIGO R, BAZIN J, ROMERO-BARRIOS N, et al. The *Arabidopsis* lncRNA ASCO modulates the transcriptome through interaction with splicing factors [J]. *EMBO Rep*, 2020, 21(5): e48977.
- [28] WANG L, MAI Y X, ZHANG Y C, et al. MicroRNA171c-targeted SCL6-II, SCL6-III, and SCL6-IV genes regulate shoot

- branching in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant*, 2010, 3(5): 794-806.
- [29] CHO J, PASZKOWSKI J. Regulation of rice root development by a retrotransposon acting as a microRNA sponge [J]. *eLife*, 2017, 6: e30038.
- [30] 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]. *Plant Cell*, 2004, 16(4): 1047-59.
- [31] XU H, LI Y, ZHANG K, et al. miR169c-NFYA-C-ENOD40 modulates nitrogen inhibitory effects in soybean nodulation [J]. *New Phytol*, 2021, 229(6): 3377-92.
- [32] 肖旭峰, 范淑英. 抽薹开花抑制因子 FLC 表观遗传调控研究进展 [J]. *中国蔬菜* (XIAO X F, FAN S Y. Research progress on epigenetic regulation of flowering repressor FLC [J]. *Chinese Vegetables*), 2013, 1(22): 1-8.
- [33] WHITTAKER C, DEAN C. The FLC locus: a platform for discoveries in epigenetics and adaptation [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2017, 33: 555-75.
- [34] SWIEZEWSKI S, LIU F, MAGUSIN A, et al. Cold-induced silencing by long antisense transcripts of an *Arabidopsis* Polycomb target [J]. *Nature*, 2009, 462(7274): 799-802.
- [35] KIM D, XI Y, SUNG S. Modular function of long noncoding RNA, COLDAIR, in the vernalization response [J]. *PLoS Genet*, 2017, 13(7): e1006939.
- [36] KIM D H, SUNG S. Vernalization-triggered intragenic chromatin-loop formation by long noncoding RNAs [J]. *Dev Cell*, 2018, 40(3): 302-12.
- [37] CSORBA T, I QUESTA J, SUN Q, et al. Antisense COOLAIR mediates the coordinated switching of chromatin states at FLC during vernalization [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(45): 16160-5.
- [38] TIAN Y K, ZHENG H, ZHANG F, et al. PRC2 recruitment and H3K27me3 deposition at FLC require FCA binding of COOLAIR [J]. *Sci Adv*, 2019, 5(4): eaau7246.
- [39] WU Z, FANG X, ZHU D, et al. Autonomous pathway: FLOWERING LOCUS C repression through an antisense-mediated chromatin-silencing mechanism [J]. *Plant Physiol*, 2020, 182(1): 27-37.
- [40] SHIN J H, A CHEKANOVA J. *Arabidopsis* RRP6L1 and RRP6L2 function in FLOWERING LOCUS C silencing via regulation of antisense RNA synthesis [J]. *PLoS Genet*, 2014, 10(9): e1004612.
- [41] ZHAO X Y, LI J R, LIAN B. Global identification of *Arabidopsis* lncRNAs reveals the regulation of MAF4 by a natural antisense RNA [J]. *Nat Commun*, 2018, 9(1): 5056.
- [42] HENRIQUES R, WANG H, LIU J. The antiphasic regulatory module comprising CDF5 and its antisense RNA FLORE links the circadian clock to photoperiodic flowering [J]. *New Phytol*, 2017, 216(3): 854-67.
- [43] MA J X, YAN B X, QU Y Y, et al. Zm401, a short-open reading-frame mRNA or noncoding RNA, is essential for tapetum and microspore development and can regulate the floret formation in maize [J]. *J Cell Biochem*, 2008, 105(1): 136-46.
- [44] SONG J, CAO J, WANG C. BcMF11, a novel non-coding RNA gene from *Brassica campestris*, is required for pollen development and male fertility [J]. *Plant Cell Rep*, 2013; 32(1): 21-30.
- [45] DING J H, LU Q, OUYANG Y D, et al. A long noncoding RNA regulates photoperiod-sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(7): 2654-9.
- [46] WUNDERLICH M, GROSS-HARDT R, SCHÖFFL F. Heat shock factor HSF2a involved in gametophyte development of *Arabidopsis thaliana* and its expression is controlled by a heat-inducible long non-coding antisense RNA [J]. *Plant Mol Biol*, 2014, 85(6): 541-50.
- [47] HUANG L, DONG H, ZHOU D, et al. Systematic identification of long non-coding RNAs during pollen development and fertilization in *Brassica rapa* [J]. *Plant J*, 2018, 96(1): 203-22.
- [48] WANG Y, ZHANG H Y, LI Q, et al. Genome-wide identification of lncRNAs involved in fertility transition in the photo-thermosensitive genic male sterile rice line Wuxiang S [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 11: 580050.
- [49] TIAN Y Y, BAI S L G, DANG Z H, et al. Genome-wide identification and characterization of long non-coding RNAs involved in fruit ripening and the climacteric in *Cucumis melo* [J]. *BMC Plant Biol*, 2019, 19(1):369.
- [50] TANG Y, QU Z, LEI J, et al. The long noncoding RNA FRILAIR regulates strawberry fruit ripening by functioning as a non-canonical target mimic [J]. *PLoS Genet*, 2021, 17(3): e1009461.
- [51] ZHANG G Y, CHEN D G, ZHANG T, et al. Transcriptomic and functional analyses unveil the role of long non-coding RNAs in anthocyanin biosynthesis during sea buckthorn fruit ripening [J]. *DNA Res*, 2018, 25(5): 465-76.
- [52] MA H, YANG T, LI Y, et al. The long noncoding RNA MdLNC499 bridges MdWRKY1 and MdERF109 function to regulate early-stage light-induced anthocyanin accumulation in apple fruit [J]. *Plant Cell*, 2021, 33(10): 3309-30.
- [53] HUANG H, LIU R, NIU Q, et al. Global increase in DNA methylation during orange fruit development and ripening [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116(4): 1430-6.
- [54] CHENG J, NIU Q, ZHANG B, et al. Downregulation of RdDM during strawberry fruit ripening [J]. *Genome Biol*, 2018, 19(1): 212.
- [55] 郑佳秋, 吴永成, 王薇薇, 等. 植物逆境相关长链非编码RNA的研究进展 [J]. *江苏农业科学* (ZHENG J Q, WU Y C, WANG W W, et al. Research progress of plant stress-related long-chain non-coding RNA [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*), 2020, 48(4): 19-23.
- [56] PANG J L, ZHANG X, MA X H, et al. Spatio-temporal transcriptional dynamics of maize long non-coding RNAs responsive to drought stress [J]. *Genes*, 2019, 10(2): 138.
- [57] LI P, YANG H, WANG L, et al. Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice [J]. *Front Genet*, 2019, 10: 55.
- [58] DING Z, FU L, TIE W, et al. Extensive post-transcriptional regulation revealed by transcriptomic and proteomic integrative analysis in cassava under drought [J]. *J Agric Food Chem*, 2019, 67(12): 3521-34.
- [59] XIAO L, SHANG X, CAO S, et al. Comparative physiology and transcriptome analysis allows for identification of lncRNAs imparting tolerance to drought stress in autotetraploid cassava [J]. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 514.
- [60] TAN X Y, LI S, HU L Y, et al. Genome-wide analysis of long non-coding RNAs (lncRNAs) in two contrasting rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes subjected to drought stress and re-

- watering [J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 81.
- [61] QIN T, ZHAO H, CUI P, et al. A nucleus-localized long non-coding RNA enhances drought and salt stress tolerance [J]. Plant Physiol, 2017, 175(3): 1321-36.
- [62] WAN S, ZHANG Y, DUAN M, et al. Integrated analysis of long non-coding RNAs (lncRNAs) and mRNAs reveals the regulatory role of lncRNAs associated with salt resistance in *Camellia sinensis* [J]. Front Plant Sci, 2020, 11: 218.
- [63] ZHANG X, DONG J, DENG F, et al. The long non-coding RNA lncRNA973 is involved in cotton response to salt stress [J]. BMC Plant Biol, 2019, 19(1): 459.
- [64] SUN X, ZHENG H, LI J, et al. Comparative transcriptome analysis reveals new lncRNAs responding to salt stress in sweet sorghum [J]. Front Bioeng Biotechnol, 2020, 8: 331.
- [65] FU L, DING Z, TAN D, et al. Genome-wide discovery and functional prediction of salt-responsive lncRNAs in duckweed [J]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 212.
- [66] ZHAO C, ZHANG H, SONG C, et al. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity [J]. Innovation, 2020, 1(1): 41.
- [67] 赵雷. 拟南芥长链非编码RNA调控高温胁迫响应的机理研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [68] SONG Y P, CHEN P F, LIU P, et al. High-temperature-responsive poplar lncRNAs modulate target gene expression via RNA interference and act as RNA scaffolds to enhance heat tolerance [J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(18): 6808.
- [69] 钟华华. 水稻苗期高温胁迫相关的编码基因与长链非编码RNA解析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.
- [70] HE X, GUO S, WANG Y, et al. Systematic identification and analysis of heat-stress-responsive lncRNAs, circRNAs and miRNAs with associated co-expression and ceRNA networks in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Physiol Plant, 2020, 168(3): 736-54.
- [71] WANG P F, DAI L M, AI J, et al. Identification and functional prediction of cold-related long non-coding RNA (lncRNA) in grapevine [J]. Sci Rep, 2019, 9(1): 6638.
- [72] CAO Z Y, ZHAO T, WANG L Y, et al. The lincRNA XH123 is involved in cotton cold-stress regulation [J]. Plant Mol Biol, 2021, 106(6): 521-31.
- [73] LU Q, XU Q, GUO F, et al. Identification and characterization of long non-coding RNAs as competing endogenous RNAs in the cold stress response of *Triticum aestivum* [J]. Plant Biol, 2020, 22(4): 635-45.
- [74] KINDGREN P, ARD R, IVANOV M, et al. Transcriptional read-through of the long non-coding RNA SValka governs plant cold acclimation [J]. Nat Commun, 2018, 9(1): 4561.
- [75] CALIXTO C, TZIOUTZIOU N A, JAMES A B, et al. Cold-dependent expression and alternative splicing of Arabidopsis long non-coding RNAs [J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 235.
- [76] MOISON M, PACHECO J M, LUCERO L, et al. The lncRNA APOLO interacts with the transcription factor WRKY42 to trigger root hair cell expansion in response to cold [J]. Mol Plant, 2021, 14(6): 937-48.
- [77] PACHECO J M, MANSILLA N, MOISON M, et al. The lncRNA APOLO and the transcription factor WRKY42 target common cell wall EXTENSIN encoding genes to trigger root hair cell elongation [J]. Plant Signal Behav, 2021, 16(8): 1920191.
- [78] 侯敏, 蒋琳, 詹红梅, 等. 乳腺癌相关 lncRNA-miRNA-mRNA 共表达及关键基因网络构建预测[J]. 中华肿瘤防治杂志(HOU M, JIANG L, ZHAN H M, et al. Prediction of breast cancer related lncRNA-miRNA-mRNA co-expression and key genes based on network construction method [J]. Chinese J Cancer Prevention & Treatment), 2018, 25(1): 26-33.
- [79] 李镇宜, 李文鹏, 周志威, 等. 基于 lncRNA-miRNA-mRNA 的 ceRNA 网络构建筛选老年胶质母细胞瘤相关 lncRNAs [J]. 岭南急诊医学杂志 (LI Z Y, LI W P, ZHOU Z W, et al. Construction of ceRNA network to identify old patients of GBM related lncRNAs based on lncRNA-miRNA-mRNA [J]. Lingnan J Emergency Medicine), 2019, 24(2): 114-7.