

王瑞华, 韩敏, 李媛媛. 大白菜长链非编码 RNA 研究进展 [J]. 广东农业科学, 2025, 52 (1): 124–134.

WANG Ruihua, HAN Min, LI Yuanyuan. Progress in research on the long non-coding RNAs in Chinese cabbage [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2025, 52 (1): 124–134.

大白菜长链非编码 RNA 研究进展

王瑞华, 韩敏, 李媛媛

(潍坊学院现代农学院, 山东 潍坊 261000)

摘要: 长链非编码 RNA (lncRNAs) 是一种长度至少为 200 个核苷酸且缺乏显著编码能力的功能性非编码 RNA 分子, 在植物的生长发育和胁迫应对过程中发挥重要调控作用。大白菜 (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) 属于芸薹属蔬菜作物, 是我国种植面积最大的蔬菜作物之一。大白菜杂交种具有明显的杂种优势, 杂合状态下基因表达调控网络发生改变, 激发新的调控机制, 使得基因表达水平发生波动, 引起各种生理生化反应的变化, 进而导致性状改变、形成优势表型。lncRNAs 作为非编码调控 RNA, 可以通过顺式作用和反式作用直接调控基因表达, 或作为 miRNAs 前体或者靶标间接调控基因表达, 导致基因差异性表达。因此, lncRNAs 可能在大白菜杂种优势的形成中起重要调控作用。随着高通量测序技术的不断发展和芸薹属作物相关参考基因组数据的发表, 大白菜 lncRNAs 的种类、数量和功能被不断探索。研究发现, 大白菜中存在 5 种类型的 lncRNAs: 基因间、内含子、正义、反义和双向 lncRNAs, 其中基因间 lncRNAs 的数量最多。lncRNAs 可调控大白菜的春化和花粉发育过程, 还可调控大白菜应对生物和非生物胁迫, 如霜霉病菌、尖孢镰刀菌和高温等。该文总结了植物 lncRNAs 的来源、分类和调控蛋白质编码基因表达的方式, 以及大白菜中鉴定到的 lncRNAs 种类、数量及其生物学功能, 为研究 lncRNAs 在大白菜的生长发育和遗传调控中的生物学功能提供重要参考。

关键词: 大白菜; 长链非编码 RNA; 基因表达调控; 分子机制; 生物学功能; 杂种优势

中图分类号: S634

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2025) 01-0124-11

Progress in Research on the Long Non-coding RNAs in Chinese Cabbage

WANG Ruihua, HAN Min, LI Yuanyuan

(School of Advanced Agricultural Sciences, Weifang College, Weifang 261000, China)

Abstract: Long non-coding RNAs (lncRNAs) are functional non-coding RNA molecules that are at least 200 nucleotides in length and lack significant coding ability, having important regulation effects on plant growth and development and response to stress. Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) belongs to the *Brassica* vegetable crop and is one of the vegetable crops with the largest planting area in China. Chinese cabbage hybrids exhibit significant hybrid vigor. In the hybrid state, the gene expression regulatory network undergoes alterations that stimulate new regulatory mechanisms, resulting in variations in gene expression levels. These changes subsequently affect various physiological and biochemical reactions, ultimately leading to modifications in traits and the emergence of a dominant phenotype. As a type of non-coding regulatory RNA, lncRNAs can directly regulate gene expression through both cis-acting and trans-acting mechanisms, or indirectly regulate gene expression as either precursors or targets of miRNAs, which contributes to differential gene expression. Consequently, lncRNAs may play

收稿日期: 2024-10-18

基金项目: 山东省自然科学基金 (ZR2023QC147); 潍坊市科学技术发展计划项目 (2021GX003)

作者简介: 王瑞华 (1990—), 女, 博士, 讲师, 研究方向为大白菜基因表达调控, E-mail: wangruihua@whu.edu.cn

通信作者: 李媛媛 (1979—), 女, 博士, 教授, 研究方向为特色蔬菜品质机理及相关分子标记开发, E-mail: yylilove@126.com

a crucial regulatory role in the heterosis formation of Chinese cabbage hybrids. With the continuous development of high-throughput sequencing technology and the publication of reference genome data related to *Brassica*, the types, number and functions of Chinese cabbage lncRNAs have been continuously explored. The studies find that there are five types of lncRNAs in Chinese cabbage: intergenic lncRNAs, intron lncRNAs, sense lncRNAs, antisense lncRNAs and bidirectional lncRNAs, of which the number of intergenic lncRNAs is the largest. lncRNAs can regulate the vernalization and pollen development in Chinese cabbage. In addition, lncRNAs can also regulate Chinese cabbage's response to biotic and abiotic stresses, such as downy mildew, fusarium oxysporum, and high temperature. This paper summarizes the source, classification and ways that regulate the expression of protein-encoding genes in plant lncRNAs, as well as the types, number and biological functions of lncRNAs identified in Chinese cabbage, providing important references for studying the biological functions of lncRNAs in regulating the growth, development and genetic regulation of Chinese cabbage.

Key words: Chinese cabbage; long non-coding RNA; gene expression regulation; molecular mechanism; biological function; heterosis

长链非编码 RNA (lncRNAs) 最初被认为是基因组转录时产生的“噪音”, 是 RNA 聚合酶 II 转录过程中形成的副产物, 无生物学功能。后来, lncRNAs 被证实动物的生长发育和遗传调控中发挥重要作用^[1-2], 这才引起研究者的广泛关注。随着高通量测序技术的发展, 多种植物中的 lncRNAs 被鉴定与研究, 如拟南芥、水稻、银杏、木薯、毛白杨等^[3-8]。lncRNAs 的一级结构与 mRNAs 相似, 具有内含子区域, 5' 末端有帽子结构, 3' 末端有 poly A 尾巴。但是, 与 mRNAs 相比, lncRNAs 无长的开放阅读框, 表达量偏低, 一级结构的序列保守性也偏低, 二级结构具有一定的保守性^[9-11]。lncRNAs 可调控农作物生长发育过程和应对生物与非生物胁迫。例如, lncRNAs 可与 miRNAs 互作调控小麦籽粒的发育和籽粒性状的形成^[12]; lncRNAs 通过调控叶绿素生物合成和激素信号转导等过程增强水稻抵御干旱胁迫的能力^[13], 并可通过调控激素信号转导和植物病原菌互作等过程协助西葫芦响应霜霉病^[14]。目前, 植物 lncRNAs 数据库的开发利用为研究 lncRNAs 在农作物生长发育中的生物学功能提供了重要的参考信息, 如 lncPheDB、CANTATAdb 3.0 和 JustRNA^[15-17]。大白菜 (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) 属于芸薹属十字花科农作物, 是人们日常生活中不可缺少的蔬菜。其耐贮运, 供应期长, 兼备食用价值与药用价值, 在我国蔬菜周年生产、周年供应和稳定市场等方面起着重要作用。为了满足人们的需要, 大白菜杂交种应运而生, 其具有明显的产

量优势^[18]。研究表明, 大白菜杂交种中基因的差异表达与杂种优势的形成密切相关^[19]。关于大白菜杂交种杂种优势的研究主要集中在基因表达水平, 缺乏在基因表达调控水平上的探索。lncRNAs 对基因表达具有重要的调控作用, 可导致基因的差异性表达, 目前关于 lncRNAs 调控大白菜杂种优势形成的分子机制研究较少。先确定与大白菜杂种优势形成有关的 lncRNAs, 再针对性地进行生物学功能分析, 进而阐明杂种优势形成的分子机理是一种新的研究杂种优势的策略。近年来, 大白菜中 lncRNAs 的种类、数量及其在大白菜生长发育和应对胁迫中的调控作用被不断探索。本文概述了植物 lncRNAs 的来源、分类和其调控蛋白质编码基因表达的方式, 以及大白菜中鉴定出的 lncRNAs 的种类、数量和生物学功能, 为后续研究与大白菜杂种优势形成相关的 lncRNAs 提供参考。

1 植物 lncRNAs 的来源、分类和作用方式

1.1 植物 lncRNAs 的来源

目前, 植物 lncRNAs 主要有 5 种来源方式:

- (1) 开放阅读框插入到蛋白质编码基因序列中导致该基因序列发生变化, 失去蛋白质编码能力, 产生 lncRNAs;
- (2) 染色质发生重组或重排导致最初不相连的两个非转录区域串联合并到一起, 产生具有多个外显子的 lncRNAs;
- (3) 非编码基因序列通过逆转座复制形成具有功能性的反转录基因或非功能性的假基因, 产生 lncRNAs;
- (4) 局部两段重复基因序列串联产

生 lncRNAs; (5) 基因组中插入转座元件产生 lncRNAs^[20]。植物 lncRNAs 大多数是由 RNA 聚合酶 II 转录而来,但也有少部分可以由植物特有的 RNA 聚合酶 IV 和 V 转录而来^[21]。此外,在拟南芥中还发现 lncRNAs 可由 RNA 聚合酶 III 转录而来^[22]。

1.2 植物 lncRNAs 的分类

根据蛋白质编码基因在基因组的相对位置,植物 lncRNAs 至少可以分为下列 6 种: (1) 正义 lncRNA: 转录于蛋白质编码基因正义链,与对应 mRNA 至少有 1 个外显子重叠,二者转录方向相同; (2) 反义 lncRNA: 转录于蛋白质编码基因的反义链,与对应的 mRNA 存在完全或部分互补序列,二者转录方向相反; (3) 双向 lncRNA: lncRNA 与蛋白编码基因共用 1 个启动子,但其转录方向与蛋白质编码基因相反; (4) 内含子 lncRNA: 转录于蛋白质编码基因内含子区域,与对应的 mRNA 外显子没有重叠; (5) 基因间 lncRNA: 转录于两个蛋白质编码基因之间的序列; (6) 环状 lncRNA: 丰度较低,源自 pre-mRNA 内部外显子的反向剪接反应,具有共价闭合结构,且比线性 lncRNA 表现出更高的序列保守性^[23-24]。

根据 lncRNAs 在基因组中的转录位置,植物 lncRNAs 可分为转座子相关 lncRNA、增强子相关 lncRNA、启动子上游 lncRNA、启动子相关 lncRNA、转录起始位点 lncRNA 和非翻译区 lncRNA。此外,根据 lncRNAs 的作用方式,其又可分为信号分子类 lncRNA、诱饵分子类 lncRNA、引导类 lncRNA 和支架分子类 lncRNA^[25]。

1.3 lncRNAs 调控蛋白质编码基因表达的方式

一级结构的 lncRNAs 可以直接与 mRNAs 结合,影响 mRNAs 剪切和翻译,甚至诱发 mRNA 降解;还可以在结合后间接影响蛋白质编码基因的表达。相对保守的二级结构是 lncRNAs 发挥功能的主要形式,通过与调控蛋白结合改变组蛋白和 DNA 修饰,从而引起染色质重塑或影响转录因子功能等。作为一种具有调控蛋白质编码基因表达功能的非编码 RNAs, lncRNAs 可通过以下多种方式调控蛋白质编码基因表达: (1)

lncRNAs 通过招募修饰蛋白或者复合体改变组蛋白或 DNA 的修饰,激活或抑制蛋白质编码基因转录^[26-28]。(2) lncRNAs 与转录因子相互作用,激活或抑制蛋白质编码基因表达^[29-30]。(3) lncRNAs 与剪接因子或蛋白质相互作用,通过调节 mRNAs 的选择性剪接影响蛋白质编码基因的表达^[31-33]。(4) lncRNAs 吸附 miRNAs,阻止 miRNAs 对 mRNAs 发挥作用,间接调节蛋白质编码基因表达^[34-36]。(5) lncRNAs 作为 miRNAs、小干扰 RNAs (siRNAs) 或阶段性小干扰 RNAs (phasiRNAs) 前体,影响蛋白质编码基因表达^[37-39]。(6) lncRNAs 通过与 mRNAs 结合诱发 mRNAs 降解,降低蛋白质编码基因表达水平^[40]。(7) lncRNAs 与 RNA 甲基转移酶或去甲基酶相互作用,从而调节蛋白质编码基因的表达^[41]。(8) lncRNAs 通过改变调控蛋白的定位影响蛋白质编码基因表达^[42]。(9) lncRNAs 通过调节 mRNAs 的稳定性和翻译过程,进而改变蛋白质编码基因表达水平^[43-44]。此外,有些 lncRNAs 可以翻译成多肽,或者与蛋白质相互作用,在翻译后水平上控制蛋白质的磷酸化、乙酰化和泛素化^[45-46]。

2 大白菜 lncRNAs 的鉴定

高通量测序技术是鉴别植物 lncRNAs 的一种有效手段^[47]。利用高通量测序技术已经在全基因组范围内鉴定出不同类型的大白菜 lncRNAs (表 1)。Shea 等^[48]在冷处理后的大白菜 ‘RJKB-T24’ 叶片中鉴定出 2 088 个 lncRNAs,其中 1 444 个是基因间 lncRNAs。在两个抗霜霉病大白菜自交系 (‘T12-85’ 和 ‘T12-19’) 和一个易感霜霉病大白菜自交系 (‘91-112’) 叶片中共鉴定出 3 711 个 lncRNAs,其中 2 591 个是基因间 lncRNAs^[49]。Song 等^[50]对大白菜 ‘Chiifu-401-42’ 进行不同时间的热处理,然后对叶片进行高通量测序,共检测到 18 253 个 lncRNAs,基因间 lncRNAs 占比 41.5%。Aker 等^[51]在大白菜镰刀菌黄化敏感系和抗性自交系 (‘RJKB-T24’ 和 ‘RJKB-T23’) 中共发现了 1 173 个基因间 lncRNAs。在耐抽薹大白菜 ‘桔红心’ 种芽春化过程中鉴定到 3 382 个 lncRNAs,数量最多的是

表 1 通过高通量测序鉴定出的大白菜 lncRNAs 的种类和数量

大白菜品种 Chinese cabbage cultivar	lncRNAs 数量 Number of lncRNAs	lncRNAs 种类 Type of lncRNAs	参考文献 Reference
RJKB-T24	2088	1 444 个基因间 lncRNAs、551 个反义 lncRNAs、93 个内含子 lncRNAs	[48]
T12-85、T12-19、91-112	3711	2 591 个基因间 lncRNAs、61 个内含子 lncRNAs、218 个正义 lncRNAs、563 个反义 lncRNAs、278 个双向 lncRNAs	[49]
Chiifu-401-42	18253	7 575 个基因间 lncRNAs、6 754 个内含子 lncRNAs、3 924 个反义 lncRNAs	[50]
RJKB-T24、RJKB-T23	1794	1 173 个基因间 lncRNAs、529 个反义 lncRNAs、92 个内含子 lncRNAs	[51]
桔红心 Juhongxin	3382	1 319 个基因间 lncRNAs、33 个内含子 lncRNAs、237 个双向 lncRNAs、1 218 个反义 lncRNAs、34 个正义 lncRNAs、其他类型 541 个	[52]
DH line FT	407	289 个基因间 lncRNAs、79 个正义 lncRNAs、33 个反义 lncRNAs、6 个内含子 lncRNAs	[53]
BJN 222	12971	9 847 个基因间 lncRNAs、616 个双向 lncRNAs、212 个内含子 lncRNAs、2 274 个反义 lncRNAs、22 个正义 lncRNAs	[54]

基因间 lncRNAs^[52]。在大白菜双单倍体‘FT’(‘DH line FT’)中鉴定到 407 个 lncRNAs, 其中 289 个是基因间 lncRNAs^[53]。对接种非致病型根肿菌和致病型根肿菌的大白菜‘BJN 222’进行全转录组测序, 共鉴定出 12 971 个 lncRNAs, 9 847 个是基因间 lncRNAs^[54]。Li 等^[55]在大白菜雄性不育系和其保持系花药中共发现 3 312 个 lncRNAs, 但这些 lncRNAs 未被具体分类。类似地, Wei 等^[56]在雄性不育突变系(‘366-2S’)和野生型(‘366-2F’)花药中分别发现 1 781 和 2 057 个 lncRNAs, 同样也没有被具体分类。综上所述, 针对大白菜不同品系、不同处理、不同组织的 lncRNAs 高通量测序研究中有一个共同的特点: 基因间 lncRNAs 的数量最多, 由此推测其是大白菜中最常见的 lncRNA 类型。目前, 大白菜中尚未见环状 lncRNAs 的报道, 可能是因为环状 lncRNAs 在大白菜中的表达量过低而难于检测, 或者是因为研究者未对环状 lncRNAs 进行筛选, 只针对于线性的 lncRNAs。

3 lncRNAs 在大白菜中的生物学功能

3.1 lncRNAs 参与调控大白菜春化过程

春化过程对大白菜的开花和种子产量起着至关重要的作用。*FLC* 基因是主要的开花抑制基因, 春化过程中, 抑制 *FLC* 基因的表达才能促进花期转变^[57]。在拟南芥中, *COOLAIR* 起源于 *FLC* 基因位点的一个反义 lncRNA, 通过

组蛋白去甲基化酶 FLD (FLOWERING LOCUS D) 导致 H3 组蛋白第 4 位赖氨酸的去甲基化, 从而抑制 *FLC* 基因转录、诱导开花。此外, *COOLAIR* 还参与 H3 组蛋白第 36 位赖氨酸甲基化 (H3K36me3) 的丢失, H3K36me3 是春化过程中 *FLC* 位点转录激活的一种组蛋白修饰^[58]。在大白菜中发现了与拟南芥 *COOLAIR* 功能相似的 3 个 lncRNAs (*lncFLC1*、*lncFLC2a* 和 *lncFLC2b*), 三者过量表达会明显降低 *FLC* 的表达量, 并提高了两个促进开花基因 (*FT* 和 *SOC*) 的表达量^[59]。此外, 在耐抽薹大白菜‘桔红心’种芽春化研究中, 发现 6 个反义 lncRNAs 可调控 *FLC* 基因表达: *MSTRG.33720.1* 调控 *BrFLC1* 表达, *MSTRG.3687.1*、*MSTRG.3687.2*、*MSTRG.3687.3*、*MSTRG.3687.4* 和 *MSTRG.3687.5* 调控 *BrFLC2* 表达^[52]。Shea 等^[48]在大白菜‘RJKB-T24’中除找到调控 *BrFLC2* 的 1 个反义 lncRNA (*BrFLC2as*) 外, 还发现了两个调控 *MAF* 基因 (春化后表达受到抑制) 表达的反义 lncRNAs (*Bra024350as* 和 *Bra024351as*)。在大白菜双单倍体‘FT’春化研究中确定了 151 个差异表达的 lncRNAs, 这些 lncRNAs 的靶基因显著性富集于 5 个代谢途径: 光合作用、硫代葡萄糖苷生物合成、脂质代谢、色氨酸代谢和苯并恶唑类生物合成; 并构建了与春化相关的竞争性内源 RNA 网络, 包含 108 个 miRNA-mRNA 互作对、67 个 miRNA-lncRNA 互作对和 12 个 miRNA-

circRNA 互作对, 其中涉及几个重要的春化相关基因, 这些基因参与抽薹、花器官形成、开花和开花时间的调节^[10]。

3.2 lncRNAs 参与调控大白菜花粉发育

大白菜是典型的异花授粉农作物, 其杂交种具有明显的杂种优势^[60]。大白菜雄性不育是一个重要的研究领域, 直接关系到优良大白菜杂交种的培育。在配制大白菜杂交种的过程中, 雄性不育系是一种理想的杂交制种材料^[61]。为找到与花粉发育相关的 lncRNAs, Wei 等^[56]以雄性不育突变系(‘366-2S’)和野生型(‘366-2F’)为研究材料进行高通量测序, 利用生物信息学方法分析出 3 个与花粉发育相关的 lncRNA-mRNA 调控关系对: *MSTRG.9997-BraA04g004630.3C*、*MSTRG.5212-BraA02g040020.3C* 和 *MSTRG.13532-BraA05g030320.3C*。其中, *BraA04g004630.3C* 编码一种 β 葡聚糖酶, 可特异性催化花粉发育过程中胼胝质壁的水解; *BraA02g040020.3C* 和 *BraA05g030320.3C* 编码果胶酯酶, 该酶可使果胶去甲基化, 然后被内聚半乳糖醛酸酶裂解, 导致细胞壁松弛; 多项研究发现果胶酯酶在花粉和花粉管发育中发挥重要作用, 其功能缺陷可能导致雄性不育。以大白菜雄性不育系 ‘BVRC-CMS96’ 和保持系 ‘18BCM’ 为材料, Li 等^[55]通过生物信息学分析方法预测到了一个与 *AGO 6* 基因互作的反义 lncRNA (*TCONS_00005770*), *AGO 6* 基因在成熟花粉粒中具有较高的表达水平, 其编码的蛋白质是不同小 RNA 调控途径的关键参与者。在研究大白菜双单倍体 ‘FT’ 花药发育过程中, Shi 等^[62]构建了花粉发育相关的竞争性内源 RNA 网络, 包含 97 个 miRNA-mRNA 互作对、281 个 miRNA-lncRNA 互作对和 23 个 miRNA-circRNA 互作对, 其中涉及几个重要的花药发育相关基因, 这些基因参与小孢子形成、绒毡层和胼胝质层发育、花药壁形成和花药开裂的调节。

3.3 lncRNAs 参与调控大白菜响应生物胁迫

3.3.1 lncRNAs 调控大白菜抵御霜霉病菌 霜霉病是大白菜常见真菌病害之一, 严重时会造成大白菜叶片变黄枯死, 直接影响大白菜的品质和产量。Zhang 等^[49]在对抗霜霉病和易感霜霉病大白菜接种霜霉病菌后, 发现抗性大白菜中顺式

和反式功能的 lncRNAs 显著多于易感大白菜, 并且这些 lncRNAs 调控的靶基因主要参与防御反应。此外, 还确定了一个抗性相关的 lncRNA (*MSTRG.19915*), 它是 *BrMAPK15* 基因的长链非编码反义转录本; 利用病毒诱导的基因沉默 (VIGS) 技术沉默 *MSTRG.19915* 和其靶基因 *BrMAPK15* 后, 结果显示沉默 *MSTRG.19915* 可显著提高易感大白菜的抗病能力, 而沉默 *BrMAPK15* 可显著降低抗病大白菜的抗病性; 利用瞬时过表达体系在大白菜子叶中验证后, 推测 *MSTRG.19915* 是通过与 *BrMAPK15* 的 mRNA 形成互补双链来调控 *BrMAPK15* 基因的表达, 进而参与调控大白菜抗霜霉病反应。

3.3.2 lncRNAs 调控大白菜抵御尖孢镰刀菌 尖孢镰刀菌是存在于土壤中的真菌, 可在大白菜维管束内大量繁殖, 形成的菌丝和分生孢子可堵塞大白菜的维管束导管, 导致大白菜因缺水而萎蔫死亡。尖孢镰刀菌也是导致大白菜根腐病的病原菌之一^[63]。大白菜抗尖孢镰刀菌系在接种尖孢镰刀菌后, 反义 lncRNA *MSTRG.4734* 显著性上调表达, 其从 *Bra029414* 基因的反义链转录而来; *Bra029414* 基因在接种尖孢镰刀菌后也会显著性上调表达, 与 *MSTRG.4734* 的表达水平呈正相关, 表明 *MSTRG.4734* 正向调控 *Bra029414* 基因的表达; *Bra029414* 的拟南芥直系同源基因属于 2-氧戊二酸铁 (II) 依赖性双加氧酶超家族, 该酶在病原体感染或水杨酸 (Salicylic acid, SA) 处理后会上调表达, *Bra029414* 是镰刀菌黄化抗性的重要基因, 可能参与抗性品系在感染尖孢镰刀菌后的 SA 稳态调节^[51]。

3.3.3 lncRNAs 调控大白菜抵御芸薹根肿菌 芸薹根肿菌是粘菌门根肿菌纲的代表生物, 寄生于十字花科农作物的根部。根肿病是由芸薹根肿菌侵染诱发的一种专性寄主土传性真菌病害, 导致农作物叶片变黄、根部膨大, 阻碍营养输送, 整个植株逐渐枯萎, 严重影响农作物的产量和品质^[64]。利用高通量测序技术对接非致病型根肿菌和致病型根肿菌的大白菜 ‘BJN 222’ 进行全转录组测序, 筛选出差异表达的 lncRNAs、miRNAs 和 mRNAs, 确定了一组与抗根肿病相关的 lncRNA-miRNA-mRNA 调控关

系(*TONS_0025646-novel-m0732-3p-CRa*); *novel-m0732-3p* 作为一个信号应答调节器,通过靶向抗病基因 *CRa* 调节植物的抗根肿病反应;表达量分析显示抗病基因 *CRa* 与 *TONS_0025646* 的表达量呈正相关,与 *novel-m0732-3p* 的表达量呈负相关,*TONS_0025646-novel-m0732-3p-CRa* 通过激活植物激素信号转导途径,显著升高 SA 和茉莉酸(Jasmonic acid, JA)的含量,提高大白菜的抗病性^[54]。

3.4 lncRNAs 参与调控大白菜响应非生物胁迫

3.4.1 lncRNAs 调控大白菜响应高温 高温会引起大白菜发生严重的氧化应激反应,显著降低大白菜中类胡萝卜素的含量,直接影响大白菜的生长发育^[65]。高温也会导致大白菜提早抽薹和抗病能力减弱,因而降低大白菜的产量和品质^[66]。近年来,我国夏季持续高温,增强大白菜的高温耐抽薹性已成为大白菜品质改良的重要方向。Song 等^[50]在大白菜中找到了 1 229 个与热响应相关的 lncRNAs,它们的靶基因高度富集于内质网蛋白质加工和植物激素信号转导途径;内质网蛋白质加工途径中的 *HSP* 基因编码热休克蛋白,该蛋白作为分子伴侣,通过重建功能性蛋白质构象在响应热胁迫中发挥主要作用。此外,其构建了与热胁迫响应相关的竞争性内源 RNA 网络,包含 38 个 lncRNAs、16 个 miRNAs 和 167 个 mRNAs, lncRNAs 与这些 miRNA 的相互作用也可能在大白菜耐热性中发挥重要的调节作用。Eom 等^[67]在大白菜中鉴定出 93 个热响应相关的 lncRNAs,其中有 65 个 lncRNAs 被预测为 miRNA 的靶标。

3.4.2 lncRNAs 调控大白菜响应 SA SA 是植物体内形成的重要胁迫激素,可调节植物应对非生物胁迫^[68]。在拟南芥中, *AtR8lncRNA* 在种子吸胀和萌发阶段会大量表达,其缺失可显著性降低 SA 应激条件下种子的萌发率;在大白菜中, *BrpR8lncRNA* 是 *AtR8lncRNA* 的同源物,表达量分析表明 *BrpR8lncRNA* 在白菜种子萌发阶段呈现高表达趋势,也会明显响应 SA,表明 *BrpR8lncRNA* 参与响应 SA 应激环境,在调控大白菜应对非生物胁迫中发挥重要作用^[69]。

4 结语与展望

越来越多的研究表明, lncRNAs 的调控作用与植物杂种优势的形成密切相关。张硕等^[70]发现杂交水稻中 lncRNA-*Ef-cd* 可调控 *OsSOC1* 基因的表达,提高了杂交水稻氮素利用率及光合效率,促进了杂交水稻早熟但产量不降低。此外,在杂交水稻 lncRNAs 研究中,研究者还构建了与叶片优势表型相关的 lncRNA-mRNA 共表达调控网络,功能注释分析显示这些 lncRNAs 的靶标 mRNAs 涉及氨基酸代谢、类胡萝卜素生物合成和油菜素类固醇生物合成等与叶片形态发育密切相关的代谢过程,推测 lncRNAs 参与杂交水稻叶片优势表型的形成^[71]。Shu 等^[72]运用生物信息学方法将辣椒杂交种与亲本之间差异表达的 lncRNAs、miRNAs 和 mRNAs 进行联合分析,构建了 lncRNA-mRNA 和 lncRNA-miRNA-mRNA 共表达调控网络,靶标 mRNAs 的 KEGG 分析表明这些靶标基因涉及叶绿素生物合成、花青素生物合成和植物激素信号转导等途径,推测 lncRNAs 在辣椒杂种优势表型形成中发挥重要调控作用。对棉花杂交种与亲本之间差异表达 lncRNAs 的靶标基因进行代谢分析,结果表明这些靶标基因涉及甘油酯代谢、烟酸和烟酰胺代谢和半乳糖代谢等途径;甘油酯作为类囊体膜的成分,在光合作用中起着不可或缺的作用,甘油酯代谢途径相关基因在杂交种中的表达水平显著提高,可能是由于 lncRNAs 的调控引起,因此 lncRNAs 在棉花杂交种优势表型形成中发挥一定作用^[73]。

大白菜是具有较强杂种优势的异花授粉作物,目前很多栽培品种均为 F_1 杂交种,与亲本相比,大白菜杂交种有明显的杂种优势^[36-19,74]。研究表明,大白菜杂交种中基因的差异表达与杂种优势的形成密切相关^[19]。lncRNAs 对基因表达具有重要的调控作用,可导致基因的差异性表达。因此, lncRNAs 的调控作用可能有助于大白菜杂种优势的形成。目前,关于 lncRNAs 调控大白菜杂交种杂种优势形成的研究较少。高通量测序技术及相关生物信息分析已经应用于植物 lncRNAs 的鉴定和功能预测,这为研究 lncRNAs

参与大白菜杂交种杂种优势形成的分子机理提供了技术支持。针对这方面的分子机理研究,可以采取以下策略:

(1) 挖掘与杂种优势相关的 lncRNAs。以大白菜杂交种和其亲本为研究材料,利用高通量测序技术,找出杂交种和亲本之间差异表达的 lncRNAs 和 mRNAs; 针对大白菜杂交种的优势,选择一个要研究的杂种优势性状,测量与该性状相关的几个生理指标; 将生理指标数据与差异表达的 lncRNAs 和 mRNAs 进行加权基因共表达网络分析 (WGCNA) 分析,挖掘出与关注的生理指标密切相关的一些核心 lncRNAs 和 mRNAs。对核心 lncRNAs 和 mRNAs 进行互作分析 (顺式和反式) 确定核心 lncRNA-mRNA 互作关系对,再对靶标 mRNAs 进行 GO 和 KEGG 分析,筛选出几个关键的 lncRNA-mRNA 互作关系对。

(2) 验证 lncRNA-mRNA 互作关系对。先利用 qRT-PCR 检测关键 lncRNAs 和 mRNAs 表达量的变化是否与高通量测序数据一致,然后利用 VIGS 或者 CRISPR-Cas9 技术沉默大白菜杂交种中关键 lncRNAs,得到关键 lncRNAs 沉默表达的植株后,利用 qRT-PCR 检测对应的靶标 mRNAs 的表达量是否有明显变化,选择靶标 mRNAs 表达量发生明显变化的,进而确定最终要研究的目标 lncRNAs。

(3) 目标 lncRNAs 功能研究。利用核质 qRT-PCR、荧光原位杂交 (FISH) 或 RNAscope 原位杂交技术检测目标 lncRNAs 的亚细胞定位,确定 lncRNAs 在细胞中发挥功能的位置。根据位置选择不同的功能研究方法: 若定位在细胞核,可以采用 CHIRP (Chromatin isolation by RNA purification) 和 CHART (capture hybridization of RNA target) 等技术研究目标 lncRNAs 与 DNA 结合位点,检测目标 lncRNAs 是否在转录前水平调控靶基因转录。此外,可以利用 RNA-Pull down 和 RIP (RNA Binding Protein Immunoprecipitation) 等技术确定与目标 lncRNAs 互作的调控蛋白 (转录因子、剪切因子、表观遗传修饰因子等),检测目标 lncRNAs 是否通过与调控蛋白结合在转录前或者转录水平调控靶基因转录。还可以利用 RRI-Seq (RNA-RNA

Interactome) 技术,确定目标 lncRNAs 是否与靶标 mRNA 直接结合从而调控靶基因表达。若定位在细胞质,可以利用双荧光素酶基因报告系统分析目标 lncRNAs 的 UTR 区域是否有 miRNAs 的靶位点,检测目标 lncRNAs 是否通过 miRNAs 调控靶基因表达。

目前,关于 lncRNAs 如何调控大白菜杂交种杂种优势形成的研究较少,但植物 lncRNAs 的鉴定和生物学功能验证技术均较为成熟,可以深入探索 lncRNAs 调控大白菜杂交种杂种优势形成的分子机制。

参考文献 (References):

- [1] PACHNIS V, BELAYEW A, TILGHMAN S M. Locus unlinked to alpha-fetoprotein under the control of the murine raf and rif genes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1984, 81(17): 5523-5527. DOI: 10.1073/pnas.81.17.5523.
- [2] BORSANI G, TONLORENZI R, SIMMLER M C, DANDOLO L, ARNAUD D, CAPRA V, GROMPE M, PIZZUTI A, MUZYNY D, LAWRENCE C, WILLARD H F, AVNER P, BALLABIO A. Characterization of a murine gene expressed from the inactive X chromosome [J]. *Nature*, 1991, 351(6324): 325-329. DOI: 10.1038/351325a0.
- [3] CHEN M, WANG C L, BAO H, CHEN H, WANG Y W. Genome-wide identification and characterization of novel lncRNAs in *Populus* under nitrogen deficiency [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2016, 291(4): 1663-1680. DOI: 10.1007/s00438-016-1210-3.
- [4] LU Z G, XIA X, JIANG B, MA K B, ZHU L K, WANG L, JIN B. Identification and characterization of novel lncRNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2017, 488(2): 348-354. DOI: 10.1016/j.bbrc.2017.05.051.
- [5] LI S X, YU X, LEI N, CHENG Z H, ZHAO P J, HE Y K, WANG W Q, PENG M. Genome-wide identification and functional prediction of cold and/or drought-responsive lncRNAs in cassava [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 45981. DOI: 10.1038/srep45981.
- [6] WANG L, XIA X, JIANG H R, LU Z G, CUI J W, CAO F L, JIN B. Genome-wide identification and characterization of novel lncRNAs in *Ginkgo biloba* [J]. *Trees-Structure and Function*, 2018, 32(5): 1429-1442. DOI: 10.1007/s00468-018-1724-x.
- [7] ZHAO J, AJADI A A, WANG Y F, TONG X H, WANG H M, TANG L Q, LI Z Y, SHU Y Z, LIU X X, LI S F, WANG S, LIU W N, ZHANG J. Genome-wide identification of lncRNAs during rice seed development [J]. *Genes*, 2020, 11(3): 12. DOI: 10.3390/genes11030243.
- [8] WANG J J, CHEN Q, WU W Y, CHEN Y J, ZHOU Y C, GUO G J, CHEN M. Genome-wide analysis of long non-coding RNAs responsive to multiple nutrient stresses in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2021, 21(1): 17-30. DOI: 10.1007/s10142-

- 020-00758-5.
- [9] WU H, YANG L, CHEN L L. The diversity of long noncoding RNAs and their generation [J]. *Trends in Genetics*, 2017, 33(8): 540-552. DOI: 10.1016/j.tig.2017.05.004.
- [10] SHI F Y, XU H Z, LIU C H, TAN C, REN J, YE X L, FENG H, LIU Z Y. Whole-transcriptome sequencing reveals a vernalization-related ceRNA regulatory network in Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *BMC Genomics*, 2021, 22(1): 819. DOI: 10.1186/s12864-021-08110-2.
- [11] 张爱晶, 郭兴玉, 何浩博, 马博涵, 李泽远, 赵秋竹, 刘明, 明姚丹. 主要农作物 lncRNA 鉴定与分析研究进展 [J]. 广东农业科学, 2020, 47(5): 1-10. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2020.05.001.
- ZHANG A J, GUO X Y, HE H B, MA B H, LI Z Y, ZHAO Q Z, LIU M, MING Y D. Research progress on identification and analysis of lncRNA in major crops [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(5): 1-10. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2020.05.001.
- [12] WANG M, WANG L, WANG S H, ZHANG J L, FU Z, WU P P, YANG A Q, WU D X, SUN, G L, WANG C Y. Identification and analysis of lncRNA and circRNA related to wheat grain development [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(10): 5484. DOI: 10.3390/ijms25105484.
- [13] YANG X S, LIU C Y, NIU X L, WANG L, LI L Y, YUAN Q H, PEI X W. Research on lncRNA related to drought resistance of Shanlan upland rice [J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 336. DOI: 10.1186/s12864-022-08546-0.
- [14] TIAN J X, ZHANG G Y, ZHANG F, MA J, WEN C L, LI H Z. Genome-wide identification of powdery mildew responsive long non-coding RNAs in *Cucurbita pepo* [J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 933022. DOI: 10.3389/fgene.2022.933022.
- [15] LOU D J, LI F, GE J Y, FAN W Y, LIU Z R, WANG Y Y, HUANG J F, XING M, GUO W L, WANG S Z, QIAO W H, HAN Z Y, QIAN Q, YANG Q W, ZHENG X M. LncPheDB: A genome-wide lncRNAs regulated phenotypes database in plants [J]. *aBiotech*, 2022, 3(3): 169-177. DOI:10.1007/s42994-022-00084-3.
- [16] TSENG K C, WU N Y, CHOW C N, ZHENG H Q, CHOU C Y, YANG C W, WANG M J, CHANG S B, CHANG W C. JustRNA: A database of plant long noncoding RNA expression profiles and functional network [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(17): 4949-4958. DOI:10.1093/jxb/erad186.
- [17] SZCZESNIAK M W, WANOWSKA E. CANTATAdb 3.0: An updated repository of plant long non-coding RNAs [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2024, 65(9): 1486-1493. DOI:10.1093/pcp/pcae081.
- [18] YUE L X, ZHANG S J, ZHANG L K, LIU Y J, CHENG F, LI G L, ZHANG S F, ZHANG H, SUN R F, LI F. Heterotic prediction of hybrid performance based on genome-wide SNP markers and the phenotype of parental inbred lines in heading Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 296(11): 110907. DOI: 10.1016/j.scienta.2022.110907.
- [19] KONG X P, CHEN L, WEI T Z, ZHOU H W, BAI C F, YAN X P, MIAO Z J, XIE J M, ZHANG L G. Transcriptome analysis of biological pathways associated with heterosis in Chinese cabbage [J]. *Genomics*, 2020, 112(6): 4732-4741. DOI: 10.1016/j.ygeno.2020.08.011.
- [20] 刘琳营, 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. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2021.12.002.
- LIU L Y, SU X J, MIN L. Research progress of long non-coding RNA in plants: A review [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49(12): 12-19. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2021.12.002.
- [21] WIERZBICKI A T, HAAG J R, PIKAARD C S. Noncoding transcription by RNA polymerase Pol IVb/Pol V mediates transcriptional silencing of overlapping and adjacent genes [J]. *Cell*, 2008, 135(4): 635-648. DOI: 10.1016/j.cell.2008.09.035.
- [22] 张楠, 刘自广, 孙世臣, 刘圣怡, 林建辉, 彭凝芳, 张晓旭, 杨贺, 岑曦, 吴娟. 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, 2020, 55(4): 421-429. DOI: 10.11983/CBB19244.
- ZHANG N, LIU Z G, SUN S C, LIU S Y, LIN J H, PENG Y F, ZHANG X X, YANG H, CEN X, WU J. Response of *AtR8* lncRNA to salt stress and its regulation on seed germination in *Arabidopsis* [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2020, 55(4): 421-429. DOI: 10.11983/CBB19244.
- [23] JHA U C, NAYYAR H, JHA R, KHURSHID M, ZHOU M, MANTRI N, SIDDIQUE K H M. Long non-coding RNAs: Emerging players regulating plant abiotic stress response and adaptation [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 1-20. DOI: 10.1186/s12870-020-02595-x.
- [24] LI J N, HE H Y, LI Y Q, WANG A Q, HE L F. Role of long non-coding RNA in plant responses to abiotic stresses [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2022, 44(5): 13. DOI:10.1007/s11738-022-03387-6.
- [25] 张红娜, 王灿. 长链非编码RNA在园艺植物中的研究进展 [J]. 广东农业科学, 2023, 50(7): 11-25. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2023.07.002.
- ZHANG H N, WANG C. Research progress of long non-coding RNA in horticultural plants [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2023, 50(7): 11-25. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2023.07.002.
- [26] ARIEL F, LUCERO L, CHRIST A, MAMMARELLA M F, JEGU T, VELUCHAMY A, MARIAPPAN K, LATRASSE D, BLEIN T, LIU C, BENHAMED M, CRESPI M. R-loop mediated trans action of the APOLO long noncoding RNA [J]. *Molecular Cell*, 2020, 77(5): 1055-1065.e4. DOI: 10.1016/j.molcel.2019.12.015.
- [27] ZHANG D Y, ZHOU Y F, HUANG R, ZHAI Y H, WU D, AN X L, ZHANG S, SHI L J, LI Q, KONG X J, YU H, LI Z Y. LncRNA affects epigenetic reprogramming of porcine embryo development by regulating global epigenetic modification and the downstream gene *SIN3A* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2022, 13: 971965. DOI: 10.3389/fphys.2022.971965.
- [28] CAI J J, ZHANG Y D, HE R Q, JIANG L Y, QU Z P, GU J B, YANG J, LEGASCUE M F, WANG Z Y, ARIEL F, ADELSON D L, ZHU Y L, WANG D. LncRNA DANA1 promotes drought tolerance and histone deacetylation of drought responsive genes in *Arabidopsis* [J]. *EMBO Reports*, 2024, 25(2): 796-812. DOI:10.1038/s44319-023-00030-4.
- [29] MOISON M, PACHECO J M, LUCERO L, FONOUNI-FARDE C, RODRÍGUEZ-MELO J, MANSILLA N, CHRIST A, BAZIN J, BENHAMED M, IBAÑEZ F, CRESPI M, ESTEVEZ J M, ARIEL F.

- The lncRNA APOLO interacts with the transcription factor WRKY42 to trigger root hair cell expansion in response to cold [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(6): 937–948. DOI: 10.1016/j.molp.2021.03.008.
- [30] GONZALES L R, SHI L, BERGONZI S B, OORTWIJN M, FRANCO-ZORRILLA J M, SOLANO-TAVIRA R, VISSER R G F, ABELENDA J A, BACHEM C W B. Potato CYCLING DOF FACTOR 1 and its lncRNA counterpart StFLORE link tuber development and drought response [J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(4): 855–869. DOI: 10.1111/tpj.15093.
- [31] RIGO R, BAZIN J, ROMERO-BARRIOS N, MOISON M, LUCERO L, CHRIST A, BENHAMED M, BLEIN T, HUGUET S, CHARON C, CRESPI M, ARIEL F. The *Arabidopsis* lncRNA ASCO modulates the transcriptome through interaction with splicing factors [J]. *EMBO Reports*, 2020, 21(5): e48977. DOI: 10.15252/embr.201948977.
- [32] PANDA A K, RAWAL H C, JAIN P, MISHRA V, NISHAD J, CHOWRASIA S, SARKAR A K, SEN P, NAIK S K, MONDAL T K. Identification and analysis of miRNAs–lncRNAs–mRNAs modules involved in stem–elongation of deepwater rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Physiologia Plantarum*, 2022, 174(4): e13736. DOI: 10.1111/pl.13736.
- [33] MALAKAR P, SHUKLA S, MONDAL M, KAR R K, SIDDIQUI J A. The nexus of long noncoding RNAs, splicing factors, alternative splicing and their modulations [J]. *RNA Biology*, 2024, 21(1): 1–20. DOI: 10.1080/15476286.2023.2286099.
- [34] ZHOU Y, MUMTAZ M A, ZHANG Y H, YANG Z, HAO Y Y, SHU H Y, ZHU J, BAO W L, CHENG S H, ZHU G P, WANG Z W. Response of anthocyanin biosynthesis to light by strand–specific transcriptome and miRNA analysis in *Capsicum annuum* [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 79. DOI: 10.1186/s12870-021-03423-6.
- [35] YUE Z, PAN X A, LI J Y, SI F F, YIN L J, HOUY J, CHEN X Y, LI X, ZHANG Y, MA J X, YANG J Q, LI H, LUAN F S, HUANG W F, ZHANG X, YUAN L, ZHANG R M, WEI C H. Whole–transcriptome analyses identify key differentially expressed mRNAs, lncRNAs, and miRNAs associated with male sterility in watermelon [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1138415. DOI: 10.3389/fpls.2023.1138415.
- [36] RAKHI R, KOHLI P S, ALAM N B, YADAV N, JAIN A, MUSTAFIZ A. Target mimicry: The interplay of lncRNAs and miRNAs in the complex network of abiotic stress responses in *Oryza sativa* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2024, 22: 105742. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2024.105742.
- [37] KHEMKA N, RAJKUMAR M S, GARG R, JAIN M. Genome–wide analysis suggests the potential role of lncRNAs during seed development and seed size/weight determination in chickpea [J]. *Planta*, 2022, 256(4): 79. DOI: 10.1007/s00425-022-03986-0.
- [38] ZHU M, DONG Q S, BING J, SONGBUERBATU, ZHENG L M, DORJEE T, LIU Q, ZHOU Y J, GAO F. Combined lncRNA and mRNA expression profiles identified the lncRNA–miRNA–mRNA modules regulating the cold stress response in *Ammopiptanthus nanus* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 20. DOI: 10.3390/ijms24076502.
- [39] KUMAR B, SAHA B, JAISWAL S, ANGADI U B, RAI A, IQUEBAL M A. Genome–wide identification and characterization of tissue–specific non–coding RNAs in black pepper (*Piper nigrum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1079221. DOI: 10.3389/fpls.2023.1079221.
- [40] KHAN I, KHAN S, AKHOUNDIAN M, SHAH D W, SHAH S S, JAN S A. Biogenesis of non–coding RNAs (ncRNAs) and their biological role in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2023, 12. DOI: 10.1007/s11105-023-01371-z.
- [41] HEO J B, SUNG S. Vernalization–mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA [J]. *Science*, 2011, 331(6013): 76–79. DOI: 10.1126/science.1197349.
- [42] LAPORTE P, SATIAT-JEUNEMAÎTRE B, VELASCO I, CSORBA T, VAN DE VELDE W, CAMPALANS A, JOSZEF B, AREVALO-RODRIGUEZ M, CRESPI M. A novel RNA–binding peptide regulates the establishment of the Medicago truncatula–Sinorhizobium meliloti nitrogen–fixing symbiosis [J]. *Plant Journal*, 2010, 62(1): 24–38. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.04121.x.
- [43] STATELLO L, GUO C J, CHEN L L, HUARTE M. Gene regulation by long non–coding RNAs and its biological functions [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2021, 22(2): 96–118. DOI: 10.1038/s41580-020-00315-9.
- [44] KU Y S, CHEUNG M Y, CHENG S S, NADEEM M A, CHUNG G, LAM H M. Using the knowledge of post–transcriptional regulations to guide gene selections for molecular breeding in soybean [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 867731. DOI: 10.3389/fpls.2022.867731.
- [45] CHEKANOVA J A. Plant long non–coding RNAs in the regulation of transcription [J]. *Non-Coding Genome*, 2021, 65(4): 751–760. DOI: 10.1042/EBC20200090.
- [46] LIU X X, LUO M M, LI M F, WEI J H. Transcriptomic analysis reveals lncRNAs associated with flowering of *Angelica sinensis* during vernalization [J]. *Current Issues in Molecular Biology*, 2022, 44(5): 1867–1888. DOI: 10.3390/cimb44050128.
- [47] 于洋, 朱庆锋, 薛曦, 陈沛, 冯彦钊. 非编码遗传资源在作物重要农艺性状调控中的研究进展 [J]. *广东农业科学*, 2024, 51(9): 1–17. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2024.09.001.
- YU Y, ZHU Q F, XUE J, CHEN P, FENG Y Z. Research progress on the regulation of important agronomic traits in crops by non–coding genetic resource [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2024, 51(9): 1–17. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2024.09.001.
- [48] SHEA D J, NISHIDA N, TAKADA S, ITABASHI E, TAKAHASHI S, AKTER A, MIYAJI N, OSABE K, MEHRAJ H, SHIMIZU M, SEKI M, KAKIZAKI T, OKAZAKI K, DENNIS E S, FUJIMOTO R. Long noncoding RNAs in *Brassica rapa* L. following vernalization [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 9302. DOI: 10.1038/s41598-019-45650-w.
- [49] ZHANG B, SU T B, LI P R, XIN X Y, CAO Y Y, WANG W H, ZHAO X Y, ZHANG D S, YU Y J, LI D Y, YU S C, ZHANG F L. Identification of long noncoding RNAs involved in resistance to downy mildew in Chinese cabbage [J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 44. DOI: 10.1038/s41438-021-00479-1.
- [50] SONG X M, HU J J, WU T, YANG Q H, FENG X H, LIN H, FENG S Y, CUI C L, YU Y, ZHOU R, GONG K, YU T, PEI Q Y, LI N.

- Comparative analysis of long noncoding RNAs in angiosperms and characterization of long noncoding RNAs in response to heat stress in Chinese cabbage [J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 48. DOI: 10.1038/s41438-021-00484-4.
- [51] AKTER M A, MEHRAJ H, MIYAJI N, TAKAHASHI S, TAKASAKI-YASUDA T, SEKI M, DENNIS E S, FUJIMOTO R, OSABE K. Transcriptional association between mRNAs and their paired natural antisense transcripts following *Fusarium oxysporum* inoculation in *Brassica rapa* L. [J]. *Horticulturae*, 2022, 8(1): 17. DOI: 10.3390/horticulturae8010017.
- [52] DAI Y, LI G L, GAO X Y, WANG S X, LI Z, SONG C, ZHANG S F, LI F, FANG Z Y, SUN R F, ZHANG H, ZHANG S J. Identification of long noncoding RNAs involved in plumule-vernalization of Chinese cabbage [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1147494. DOI: 10.3389/fpls.2023.1147494.
- [53] TAN C, LIU H X, REN J, YE X L, FENG H, LIU Z Y. Single-molecule real-time sequencing facilitates the analysis of transcripts and splice isoforms of anthers in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 517. DOI: 10.1186/s12870-019-2133-z.
- [54] 刘慧珊. 大白菜根肿病抗性相关非编码RNA的挖掘与抗病机理研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023.
- LIU H S. Mechanism of ncRNAs response to *Plasmodiophora brassicae* infection in *Brassica rapa* [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2023.
- [55] LI P R, ZHANG D S, SU T B, WANG W H, YU Y J, ZHAO X Y, LI Z X, YU S C, ZHANG F L. Genome-wide analysis of mRNA and lncRNA expression and mitochondrial genome sequencing provide insights into the mechanisms underlying a novel cytoplasmic male sterility system, BVRC-CMS96, in *Brassica rapa* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(7): 2157-2170. DOI: 10.1007/s00122-020-03587-z.
- [56] WEI X C, WANG X Q, ZHAO Y Y, CHEN W W, NATH U K, YANG S J, SU H N, WANG Z Y, ZHANG W J, TIAN B M, WEI F, YUAN Y Y, ZHANG X W. Transcriptome analysis reveals the potential lncRNA-mRNA modules involved in genetic male sterility and fertility of Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 289. DOI: 10.1186/s12870-024-05003-w.
- [57] ZHU P, SCHON M, QUESTA J, NODINE M, DEAN C. Causal role of a promoter polymorphism in natural variation of the *Arabidopsis* floral repressor gene *FLC* [J]. *Current Biology*, 2023, 33(20): 4381-4391. e3. DOI: 10.1016/j.cub.2023.08.079.
- [58] JAMPALA P, GARHEWAL A, LODHA M. Functions of long non-coding RNA in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2021, 16(9): 1925440. DOI: 10.1080/15592324.2021.1925440.
- [59] DAI Y, GAO X Y, ZHANG S F, LI F, ZHANG H, LI G L, SUN R F, ZHANG S J, HOU X L. Exploring the regulatory dynamics of *BrFLC*-associated lncRNA in modulating the flowering response of Chinese cabbage [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(3): 1924. DOI: 10.3390/ijms25031924.
- [60] 王树彬, 王荣花, 张志刚, 王立华, 刘栓桃, 李巧云, 许念芳, 赵智中. 叠抱大白菜杂种优势利用模式分析[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2024, 45(2): 108-117. DOI: 10.16872/j.cnki.1671-4652.2024.02.013.
- WANG S B, WANG R H, ZHANG Z G, WANG L H, LIU S T, LI Q Y, XU N F, ZHAO Z Z. Analysis of heterosis pattern of stacked Chinese cabbage [J]. *Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition)*, 2024, 45(2): 108-117. DOI: 10.16872/j.cnki.1671-4652.2024.02.013.
- [61] 魏小春, 原玉香, 赵艳艳, 杨双娟, 苏贺楠, 王志勇, 王晓青, 冉冉, 李林, 牛刘静, 张晓伟. 大白菜 *Ogura* 胞质雄性不育恢复材料的创制与检测[J]. 中国瓜菜, 2023, 36(4): 37-46. DOI: 10.16861/j.cnki.zggc.20230414.004.
- WEI X C, YUAN Y X, ZHAO Y Y, YANG S J, SU H N, WANG Z Y, WANG X Q, RAN R, LI L, NIU L J, ZHANG X W. Development and detection of fertility-restored BC3 progenies in *Ogura* CMS Chinese cabbage [J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2023, 36(4): 37-46. DOI: 10.16861/j.cnki.zggc.20230414.004.
- [62] SHI F Y, PANG Z J, LIU C H, ZHOU L, TAN C, REN J, YE X L, FENG H, LIU Z Y. Whole-transcriptome analysis and construction of an anther development-related ceRNA network in Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 2667. DOI: 10.1038/s41598-022-06556-2.
- [63] 宋雨萌, 刘文杰, 宗茂, 罗兰. 青岛胶州大白菜根腐病原菌鉴定及其生物防治[J]. 山东农业科学, 2023, 55(9): 148-153. DOI: 10.14083/j.issn.1001-4942.2023.09.020.
- SONG Y M, LIU W J, ZONG M, LUO L. Identification and biological control of pathogen causing Chinese cabbage root rot in jiaozhou of Qingdao [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2023, 55(9): 148-153. DOI: 10.14083/j.issn.1001-4942.2023.09.020.
- [64] 左丹丹, 尚静, 黄云. 芸薹根肿菌遗传多样性分析[J]. 安徽农业科学, 2024, 52(9): 79-83, 115. DOI: 10.3969/j.issn.0517-6611.2024.09.017.
- ZUO D D, SHANG J, HUANG Y. Evaluation of genetic diversity of *Plasmodiophora brassicae* [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2024, 52(9): 79-83, 115. DOI: 10.3969/j.issn.0517-6611.2024.09.017.
- [65] 尹莲, 孙玉东, 罗德旭, 刘璐, 张雪莲, 白甜, 顾妍, 王林闯, 许文钊, 赵建锋. 高温胁迫对大白菜类胡萝卜素的响应[J]. 江西农业学报, 2024, 36(1): 42-48. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.01.007.
- YIN L, SUN Y D, LUO D X, LIU L, ZHANG X L, BAI T, GU Y, WANG L C, XU W Z, ZHAO J F. Effect of high temperature stress on carotenoids of Chinese cabbage [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2024, 36(1): 42-48. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.01.007.
- [66] 孟凡珍. 不同季节生态型大白菜对温度胁迫的生理响应[D]. 山东: 山东农业大学, 2002.
- MENG F Z. The physiological response of different Chinese cabbages in seasonal ecotype to temperature stress [D]. Shandong: Shandong Agricultural University, 2002.
- [67] EOM S H, LEE H J, WI S H, KIM S K, HYUN T K. Identification and functional prediction of long non-coding RNAs responsive to heat stress in heading type Chinese cabbage [J]. *Zemdirbyste-Agriculture*, 2021, 108(4): 371-376. DOI: 10.13080/

- z-a.2021.108.047.
- [68] 涂米雪, 周宏丹, 罗晓萍, 李忠光. 水杨酸与硫化氢交互作用提高植物胁迫耐性的研究进展 [J/OL]. 分子植物育种, 1-17 [2025-01-03]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20231212.1639.004.html>.
- TU M X, ZHOU H D, LUO X P, LI Z G. Advance in interaction between salicylic acid and hydrogen sulfide improves plant stress tolerance [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 1-17 [2025-01-03]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20231212.1639.004.html>.
- [69] 岑曦, 李丹丹, 刘自广, 刘春晓, 杨贺, 黄小庆, 李爽, 汤川泰, 吴娟. 白菜中 *BrpR8* 长非编码 RNA 表达特性 [J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(10): 4641-4646. DOI: 10.13417/j.gab.038.004641.
- CEN X, LI D D, LIU Z G, LIU C X, YANG H, HUANG X Q, LI S, TANG C T, WU J. Expression characteristics of *BrpR8* long non-coding RNA in Chinese cabbage [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2019, 38(10): 4641-4646. DOI: 10.13417/j.gab.038.004641.
- [70] 张硕, 吴昌银. 长链非编码 RNA 基因 *Ef-cd* 调控水稻早熟与稳产 [J]. 植物学报, 2019, 54(5): 550-553. DOI: 10.11983/CBB19163.
- ZHANG S, WU C Y. Long noncoding RNA *Ef-cd* promotes maturity without yield penalty in rice [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2019, 54(5): 550-553. DOI: 10.11983/CBB19163.
- [71] WANG M Y, WANG J B. Non-coding RNA expression analysis revealed the molecular mechanism of flag leaf heterosis in inter-subspecific hybrid rice [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 990656. DOI: 10.3389/fpls.2022.990656.
- [72] SHU H Y, ZHOU H, MU H L, WU S H, JIANG Y L, YANG Z, HAO Y Y, ZHU J, BAO W L, CHENG S H, ZHU G P, WANG Z W. Integrated analysis of mRNA and non-coding RNA transcriptome in pepper (*Capsicum chinense*) hybrid at seedling and flowering stages [J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 685788. DOI: 10.3389/fgene.2021.685788.
- [73] 李莹. 中棉所 63 苗期杂种优势的转录组学分析 [D]. 河南: 河南大学, 2018.
- LI Y. Transcriptome analysis of heterosis at seedling stage of CCRI63 [D]. Henan: Henan University, 2018.
- [74] XIE F, YUAN J L, LI Y X, WANG C J, TANG H Y, XIA J H, YANG Q Y, WAN Z J. Transcriptome analysis reveals candidate genes associated with leaf etiolation of a cytoplasmic male sterility line in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(4): 922. DOI: 10.3390/ijms19040922.

【责任编辑 马春敏】