

· 特邀综述 ·

非编码RNA在植物生长发育及逆境响应中的研究进展

路笃贤^{1, 2, 3, 4}, 张严妍^{1, 2, 3, 4}, 刘艳⁵, 李岩竣^{1, 2, 3, 4}, 左新秀^{1, 2, 3, 4}
林金星^{1, 2, 3, 4}, 崔亚宁^{1, 2, 3, 4*}

¹北京林业大学生物科学与技术学院, 林木遗传育种全国重点实验室, 北京 100083; ²北京林业大学生物科学与技术学院, 林木育种与生态修复国家工程研究中心, 北京 100083; ³北京林业大学生物科学与技术学院, 树木花卉育种生物工程国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083; ⁴北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; ⁵微山县自然资源和规划局, 济宁 277600

摘要 非编码RNA (ncRNA)是一类不具备蛋白质编码能力但有多种生物学功能的RNA分子, 广泛存在于各种生物体内。随着高通量测序技术的不断完善, 大量的非编码RNA被鉴定出来, 其功能和作用机制也逐渐被阐释。大量研究表明, 非编码RNA在植物生长发育和逆境胁迫响应中发挥重要作用。尽管对某一类非编码RNA调控植物生长发育及逆境响应的总结有很多, 但缺少对非编码RNA系统而全面的总结。因此, 该文首先简要介绍非编码RNA的分类及特征, 随后重点介绍非编码RNA在植物生长发育, 如种子休眠和萌发、根和叶的生长发育、花和果实的发育以及果实成熟方面的作用, 最后对非编码RNA在逆境胁迫响应中的功能及作用机制进行总结, 旨在全面论述非编码RNA在植物生长发育和胁迫响应中的分子调控机理, 以期改良品种、提高农林生产的产量和品质提供参考。

关键词 微小RNA, 环状RNA, 长链非编码RNA, 生长发育, 胁迫应答

路笃贤, 张严妍, 刘艳, 李岩竣, 左新秀, 林金星, 崔亚宁 (2024). 非编码RNA在植物生长发育及逆境响应中的研究进展. 植物学报 59, 709–725.

非编码RNA (non-coding RNA, ncRNA)是一类不具备蛋白质编码能力但有多种生物学功能的RNA分子, 广泛存在于包括动物、植物、细菌和真菌在内的各种生物体内(王佳伟等, 2016)。自21世纪以来, 非编码RNA的研究取得了显著进展。随着高通量测序技术的不断进步, 非编码RNA已经成为研究热点, 大量的非编码RNA被鉴定, 其功能及作用机制也逐渐被揭示。从广义上讲, 非编码RNA可分为持家型ncRNA和调节型ncRNA, 其中细胞中含量最丰富的持家型ncRNA是核糖体RNA (ribosomal RNA, rRNA)和转运RNA (transfer RNA, tRNA); 而狭义上的非编码RNA是指除rRNA和tRNA之外主要起到调节作用的不具备蛋白质编码能力的RNA分子(图1)(王佳伟等, 2016)。由于其结构和存在状态的不同, 非编码RNA可分为线状非编码RNA (linear ncRNA)和环状非编码RNA (circular RNA, circRNA)。根据核苷

酸的长度, 线状非编码RNA可分为长链非编码RNA (long non-coding RNA, lncRNA)和短链非编码RNA, 其中短链非编码RNA包括miRNA (microRNA)、siRNA (small interfering RNA)和piRNA (piwi-interacting RNA)等。一般而言, 细胞中lncRNA的数量较miRNA更为丰富。尽管非编码RNA不能翻译成蛋白质执行特定的生物学功能, 但它们能够以特定的方式在表观遗传、转录和转录后等水平上调控基因表达, 从而影响各种生物学过程。

随着对非编码RNA的特点和功能的逐渐认识, 人们发现非编码RNA在生物体内发挥关键调控作用。本综述将简要介绍非编码RNA的分类及特征, 然后从植物种子休眠和萌发、根和叶的生长发育、花和果实的发育以及果实成熟等几方面重点介绍非编码RNA的作用, 同时对非编码RNA在胁迫响应中的功能及作用机制进行总结, 最后展望了非编码RNA

收稿日期: 2024-03-18; 接受日期: 2024-06-21

基金项目: 国家自然科学基金(No.32370740, No.32000483)、北京市科技新星计划(No.20230484251)和北大分中心开放课题(No.KF-202202)

* 通讯作者。E-mail: cuiyaning@bjfu.edu.cn

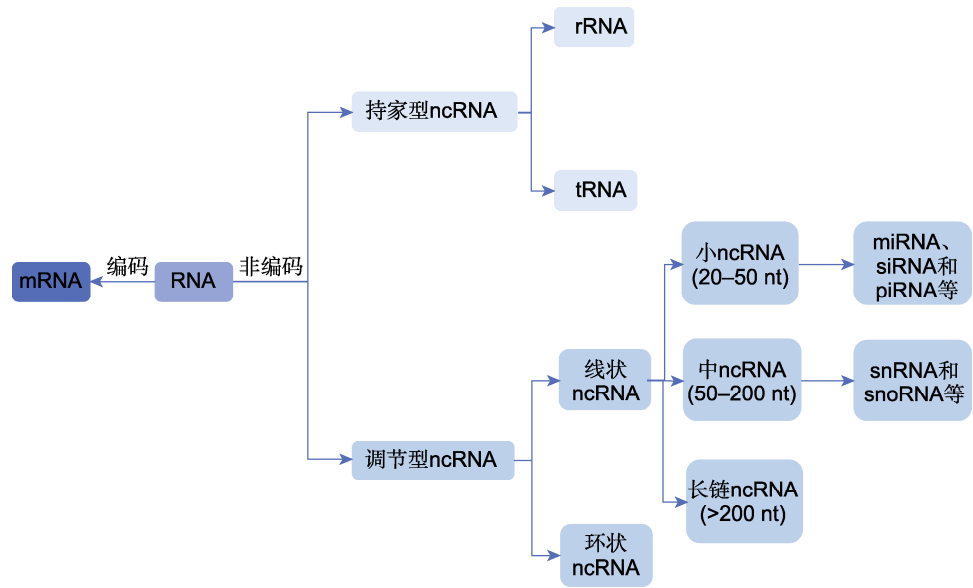


图1 非编码RNA (ncRNA)的分类

Figure 1 Classification of non-coding RNA (ncRNA)

的研究前景。

1 非编码RNA的分类及特征

生物体内，非编码RNA主要分为调节型和持家型两种。在调节型ncRNA中，由于其结构和存在状态不同，可以分为线状ncRNA和环状ncRNA (circRNA)，其中线状ncRNA包括长链ncRNA (lncRNA)和短链ncRNA (miRNA和siRNA等) (图1)。本文对miRNA、circRNA和lncRNA的特点、产生和作用机制进行概述。

1.1 微小RNA (miRNA)

miRNA是一类真核生物内源性非编码小RNA，平均长度约为22个核苷酸，不含有开放阅读框(open reading frame, ORF)，因此不具备蛋白质编码能力。早在20世纪90年代，miRNA就已经被发现(Lee et al., 1993)，但直到21世纪初miRNA才被认定为参与植物生长发育与胁迫响应的重要调控因子。通常情况下，miRNA在转录后通过切割mRNA或翻译抑制的方式负调控其靶基因的表达(Cuperus et al., 2011)。截至目前，在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) (Ren et al., 2021; Bernardi et al., 2022)、水稻(*Oryza sativa*) (Liu et al., 2022a; Sekhar et al., 2022; Yuan et al., 2022)、玉米(*Zea mays*) (Du et al., 2018; Jiang et al.,

2021; Jiao et al., 2022; Wang et al., 2022)、烟草(*Nicotiana tabacum*) (Chen et al., 2015)和小麦(*Triticum aestivum*) (Li et al., 2022b; Shamloo-Dashtpajardi et al., 2022)等植物中发现了多种miRNA参与植物生长发育和胁迫应答。植物中的miRNA由MIR基因编码，经RNA聚合酶II (RNA polymerase II, pol II)催化转录形成不完全配对的茎环结构以及单链初级转录本(pri-miRNA)，再经DCL1 (Dicer-like1)核酸内切酶切割后产生前体miRNA (pre-miRNA)，最后通过剪切复合体的切割形成成熟miRNA/miRNA*双链，其中的1条被降解，最终形成成熟的miRNA (图2) (熊雪梅等, 2014; Gao et al., 2021)。在基因表达的调控过程中，1个miRNA可以影响多个基因，同时1个基因也可能受到多个miRNA的影响，从而形成一种miRNA-靶标相互作用的调控网络(Komatsu et al., 2023)。研究表明，miRNA还可以与其它非编码RNA (如circRNA和lncRNA)相互作用并构成复杂的ceRNA (竞争性内源RNA)调控网络，进而调控相关基因的表达(Li et al., 2023; Liu et al., 2023a)。当前，miRNA的研究已经深入并且广泛，涵盖了几乎所有常见物种。miRNA在生长发育、信号转导以及生物胁迫响应等方面表现出重要的调节作用，表明miRNA作为一种分子调控器在生物系统中发挥普遍而关键的作用，对生物体的

多个层面产生影响。此外, miRNA在不同物种间具有高度保守性, 近年来的研究显示, 植物miRNA不仅在其体内及植物间进行信号传递, 还能跨越物种界限进入动物或微生物体内, 从而调控基因表达(Shahid et al., 2018; Zhou et al., 2020)。作为植物外泌体中的关键调节因子, miRNA在评估植物生理状态和胁迫响应中发挥重要作用, 并可作为生物标志物用于植物疾病的诊断和预防(Yang et al., 2023)。

1.2 环状RNA (circRNA)

circRNA是一种广泛存在于生物体内的内源性非编码

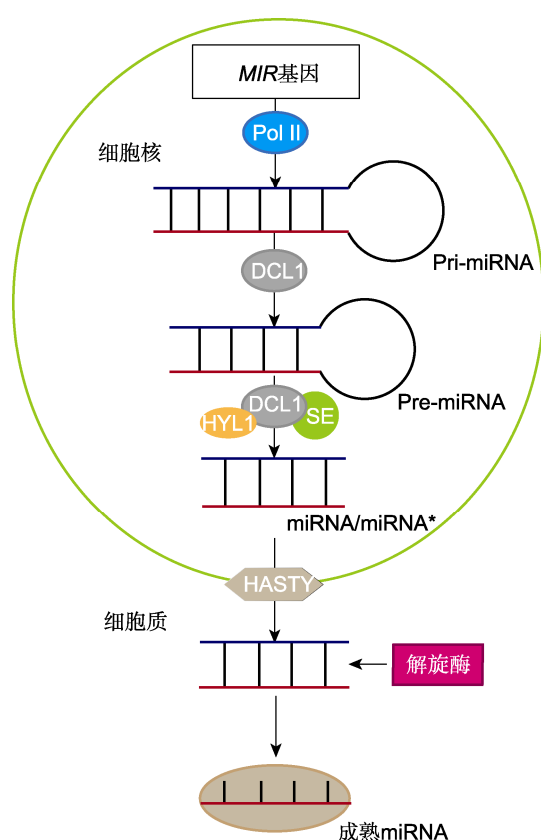


图2 微小RNA (miRNA)的形成机制

Pol II: RNA聚合酶II; Pri-miRNA: 初级miRNA; Pre-miRNA: 前体miRNA; DCL1: Dicer-like1核酸内切酶; HYL1: RNA结合蛋白Hyponastic Leaves1; SE: RNA结合蛋白SERRAT。DCL1、HYL1和SE共同组成复合体, 用来切割Pre-miRNA。

Figure 2 The formation mechanism of microRNA (miRNA)
Pol II: RNA polymerase II; Pri-miRNA: Primary miRNA; Pre-miRNA: Precursor miRNA; DCL1: Dicer-like1 endonuclease; HYL1: RNA binding protein Hyponastic Leaves1; SE: RNA binding protein SERRAT. DCL1, HYL1 and SE together form a complex for cutting Pre-miRNA.

RNA, 由前体mRNA (pre-mRNA)反向剪接形成, 其长度通常取决于来源基因外显子或内含子的长度和数量。早在1976年, Sanger将circRNA首次描述为“单链、共价闭合的环状RNA分子”(Sanger et al., 1976), 但由于circRNA的特殊结构, 经典的RNA测序技术无法很好地检测其存在。进入21世纪, 随着高通量测序技术的快速发展, circRNA在植物、动物和微生物中被大量发现, 但在植物中的研究相对较晚。根据来源circRNA主要分为4类: 外显子环状RNA (ecircRNA)、内含子环状RNA (ciRNA)、外显子-内含子环状RNA (elciRNA)和基因间环状RNA。circRNA的形成方式主要是通过反向剪接, 即下游5'端剪接供应位点与上游3'端剪接受体位点相连(Zhang and Dai, 2022)。然而, 在circRNA被发现的初期, 由于其丰度较低, 曾被误认为是错误的剪接产物。与多数线性非编码RNA不同, circRNA无5'端甲基化帽子和3'端poly(A)尾巴结构, 因此不易被RNA酶降解, 表现出很高的稳定性以及较长的半衰期(Zhou et al., 2022)。此外, circRNA还具有序列保守和种类丰富等特点, 并且在不同细胞以及组织中特异性表达。circRNA作为一种在真核生物中稳定表达的非编码RNA分子, 具有丰富的生物学功能。具体而言, circRNA可以与miRNA和RBP (RNA结合蛋白)相互作用调控基因的表达(图3A, B), 同时许多核定位的circRNA还可以调控基因转录过程(图3D)。尽管circRNA被定义为不具备蛋白质编码能力的RNA分子, 但也有研究发现circRNA具有蛋白质编码潜能, 通过编码多肽行使生物学功能(Song et al., 2023) (图3C)。

1.3 长链非编码RNA (lncRNA)

lncRNA是一类长度大于200个核苷酸的非编码RNA分子, 主要存在于真核生物细胞核中(Zhang et al., 2022; Wang et al., 2023)。在植物中, lncRNA通常由RNA聚合酶II (Pol II)转录而成(pol III、pol IV和pol V也可以参与lncRNA的转录), 其剪切加工效率较低。整个序列中一般无ORF或者ORF很短, 因此一般不具有蛋白质编码能力。然而, 在动物和植物体内陆续发现并鉴定了一些可以编码长度较短小肽的lncRNA (Nelson et al., 2016; Zhang et al., 2022)。这些小肽由lncRNA序列中一些较短的ORF翻译得到, 通过小肽发挥特定功能, 进而调控生物过程。lncRNA的核苷

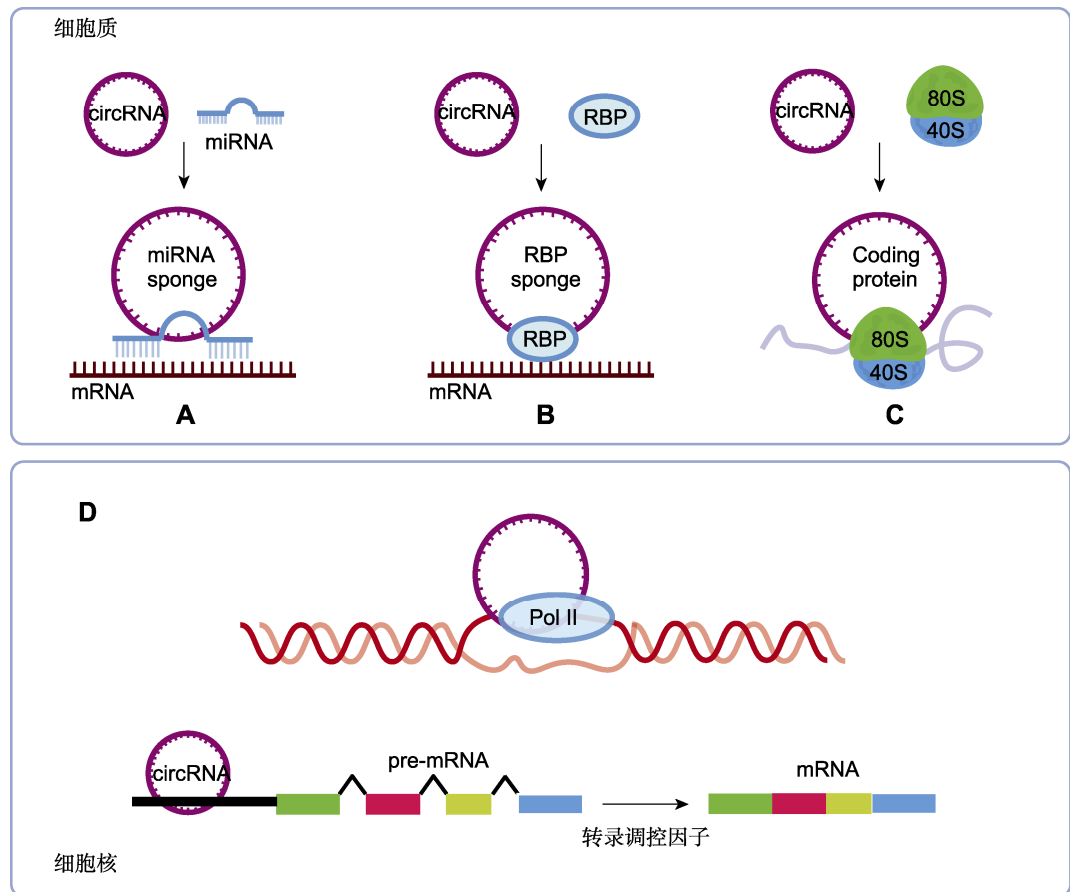


图3 环状RNA (circRNA)在生物体内的作用机制
细胞质内circRNA主要通过3种方式调控生物过程: **(A)** 与miRNA相互作用(circRNA通过与miRNA相互作用形成竞争性内源RNA (ceRNA), 负向调节miRNA的活性及其对下游靶基因的调控作用); **(B)** 与RBP (RNA结合蛋白)相互作用(RBP参与circRNA的剪接、加工和折叠等过程); **(C)** 编码多肽(一些circRNA具有编码多肽的潜能, 通过多肽调控相关基因的表达); **(D)** 细胞核内, circRNA主要通过调控转录过程调控相关基因的表达。

Figure 3 Mechanism of action of circular RNA (circRNA) *in vivo*
In cytoplasm, circRNA regulates biological processes in three main ways: **(A)** Interaction with miRNA (circRNA can form competing endogenous RNA (ceRNA) by interacting with miRNA, negatively regulating the activity of miRNA and its regulatory effect on downstream target genes); **(B)** Interaction with RBP (RNA binding protein) (RBP is involved in the splicing, processing, folding and other processes of circRNA); **(C)** Encoding peptides (some circRNAs have the potential to encode peptides and regulate the expression of related genes through peptides); **(D)** In the nucleus, circRNA regulates the expression of related genes mainly by regulating the transcription process.

酸序列与mRNA结构特征有共同点, 包括具有5'端甲基化帽子和3'端poly(A)尾巴结构, 同时也具备启动子结构, 这些启动子能够与转录因子结合。根据与蛋白质编码基因的相对位置(图4), lncRNA可分为正义lncRNA (sense lncRNA)、反义lncRNA (antisense lncRNA)、内含子lncRNA (intronic lncRNA)、基因间lncRNA (intergenic lncRNA)和双向lncRNA (bidirectional lncRNA) (Traubenik et al., 2024)。在植物体内,

目前已发现的内含子lncRNA相对较少, 而其它类型的lncRNA较为丰富, 尤其是基因间lncRNA。植物中的lncRNA扮演多种调控角色, 包括作为海绵(sponge)、前体(precursor)、剪接体(spliceosome)、稳定因子(stabilization)、支架(scaffold)和相互作用因子(interaction factor)等。lncRNA主要通过顺式或反式调控靶基因表达、与蛋白(包括转录因子、修饰酶和RBP等)相互作用、作为ceRNA调控miRNA、作为

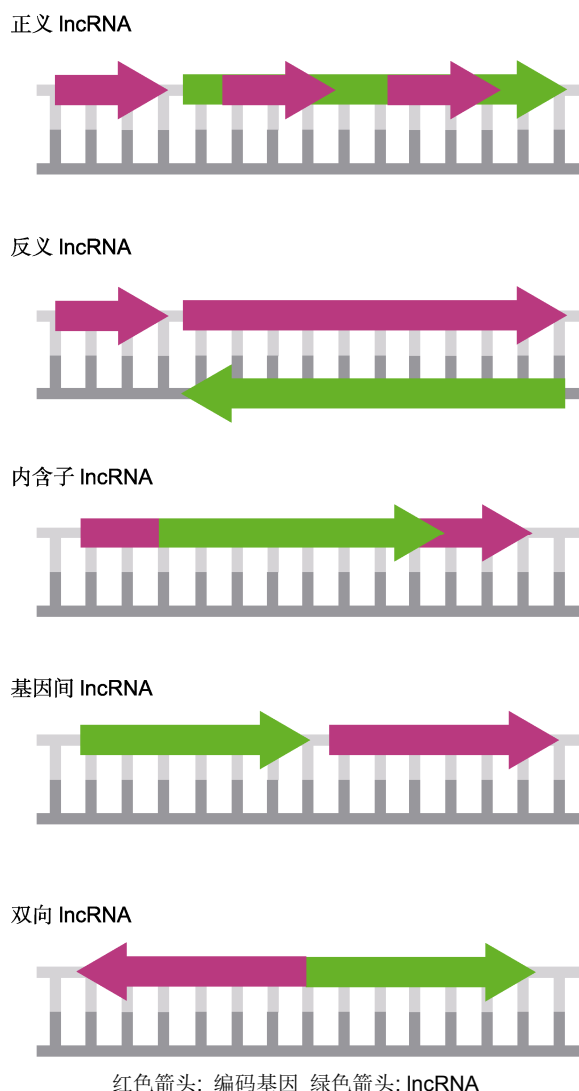


图4 长链非编码RNA (lncRNA)的分类

Figure 4 Classification of long non-coding RNA (lncRNA)

表观遗传调控因子以及编码小肽等方式对植物体内的各种生物学过程进行调控(Zhang et al., 2023)。

2 非编码RNA在植物生长发育中的作用

植物的营养生长和生殖生长过程受多种内在因素调控, 包括遗传因素、植物内源激素、基因表达调控以及代谢过程中酶的作用等。随着种子萌发, 植物将经历幼苗生长、营养生长、生殖生长和开花结果等, 每个阶段都与遗传因素和基因表达调控密不可分。而植物体内的基因表达调控网络极为复杂, 不仅包括编码基因, 还涉及大量的非编码基因, 它们共同参与并影

响植物的生长发育过程。因此, 非编码RNA在植物营养生长和生殖生长中发挥至关重要的作用。有研究表明, 非编码RNA在表观遗传、转录以及转录后等水平进行调控, 对植物的营养生长和生殖生长产生重要影响, 主要表现在种子萌发和幼苗生长、植物生长发育以及开花结果等方面(Koyama et al., 2017; Wu et al., 2019; Chen et al., 2023b)。

2.1 非编码RNA调控种子休眠和萌发及幼苗生长

影响种子休眠和萌发的因素包括外部环境因素和内部遗传因素。非编码RNA作为内部遗传因素参与植物一系列与种子相关的生物学过程, 包括种子成熟、休眠和萌发等(Tognacca and Botto, 2021)。Chung等(2016)在对拟南芥种子萌发和早期发育的研究中发现, 在光诱导条件下, 拟南芥种子中的miR163通过靶向编码甲基转移酶的*PXMT1*, 促进种子萌发和初生根伸长, 表明miR163在光信号下促进种子萌发和调节初生根的生长。非编码RNA也可以调控激素信号转导途径或激素的合成与分解过程, 进而调控植物种子休眠和萌发。例如, miR159主要通过调节ABA和GA信号来调控种子休眠和萌发, 反过来ABA和GA的含量也可以调控miR159的表达(Achard et al., 2004; Martin et al., 2010)。Miao等(2019)在对水稻赤霉素途径调节种子休眠的研究表明, miR156的突变通过抑制靶基因*IPA1* (*Ideal Plant Architecture 1*)的表达抑制GA信号通路, 从而增强种子休眠。此外, 研究表明miRNA在林木种子休眠和萌发过程中也发挥重要作用。在杉木(*Cunninghamia lanceolata*)种子休眠机制研究中, Cao等(2016)运用透射电子显微技术、转录组测序、降解组测序、miRNA测序和高效液相色谱-质谱联用等多种技术, 对新成熟种子(PD)、经12天低温层积处理种子(ND)、35°C储存40天种子(SD)在休眠释放和诱导过程中的细胞学、基因表达及激素水平变化等进行深入分析, 发现一些miRNA通过靶向激素信号通路中的关键基因调控杉木种子休眠。

lncRNA在种子休眠和萌发过程中也具有重要作用。例如, 最新研究表明, lncRNA *HID1*通过抑制ABA生物合成过程中的关键限速酶基因*NCED9*抑制ABA的合成, 进而抑制种子休眠(表1) (Wang et al., 2023)。此外, Wu等(2019)对甘蓝(*Brassica oleracea*) *BoNR8* lncRNA的研究发现, *BoNR8*主要通过调控

ABA信号通路中关键基因的表达影响甘蓝和拟南芥种子的萌发。拟南芥*AtR8 lncRNA*也在盐胁迫下调控种子萌发(张楠等, 2020)。近年来的研究表明, *miRNA*与其它非编码RNA之间相互作用形成的调控网络在调控种子萌发和休眠过程中发挥重要作用。例如, Guo等(2018)在小麦中发现, *miR9678*靶向*lncRNA WSGAR*触发延迟种子萌发过程中小干扰RNA (siRNA)的产生, 从而调控种子萌发。Zhou等(2021a)在对*circRNA*影响水稻生长发育的研究中, 发现*Os06-circ02797*突变体的种子长度、宽度和千粒重等与野生型无显著差异, 且在常规培养萌发条件下, 萌发率与野生型相当, 然而, 在盐胁迫下突变体种子的萌发率显著降低; 进一步研究发现, *Os06circ02797*可以作为海绵负调控*OsMIR408*进而调控相关靶基因的表达, 从而形成*circRNA-miRNA-mRNA*调控网络, 调控包括种子萌发在内的多种生长发育过程(表2)。

2.2 非编码RNA调控植物营养器官的发育

大量研究表明, 非编码RNA在调控植物营养器官发育过程中具有关键作用, 且已在多种植物中鉴定到多种非编码RNA参与调控植物营养器官的发育。例如, 在拟南芥中过表达*miR163*导致主根长度增加, 根尖分生区和伸长区细胞变长、细胞体积增大, 在沉默*PXMT1*后也观察到类似的效应, 表明*miR163*在调节根生长中发挥重要作用(Chung et al., 2016)。此外, Bao等(2014)在对拟南芥幼苗根系发育的研究中发现, *miRNA396a*通过负调控作用靶向转录因子*bHLH74*, 抑制根尖伸长区细胞分化, 从而抑制主根伸长。除在根生长发育中的作用以外, *miRNA396*还通过调控生长调节因子(growth-regulating factor, GRF)参与调控叶片细胞的增殖和分生组织大小, 最终影响叶片细胞数量(Rodriguez et al., 2010)。此外, *miRNA*还影响叶片形态。例如, Koyama等(2010, 2017)在对拟南芥叶片形态的研究中发现, 敲除*TCP*基因导致叶片卷曲且锯齿状加深, 而在*miR319*突变体植株中, 叶片锯齿状变浅, *TCP*表达显著下调, 在过表达*TCP*或沉默*miR319*后, 叶片的衰老速度减缓, 表明*miR319*通过靶向调控*TCP*既影响叶片形态, 也对叶片的衰老产生一定的减缓作用。

研究发现多种*circRNA*也可以调控植物营养器官的发育。例如, Cheng等(2018)聚焦于拟南芥中来自

*At5g37720*的特定环状RNA——*laciRNA*, 通过比较有或无内含子过表达*laciRNA*的转基因拟南芥, 发现这种特定的*circRNA*导致大量基因表达发生变化, 从而调控植物的多种表型, 包括叶片卷曲、簇状叶、开花时间和育性等。在对水稻叶片*circRNA*的系统鉴定中, 发现有113个与叶片衰老相关的差异表达*circRNA*, 其中有39个被认为与叶片衰老高度相关(Huang et al., 2021)。此外, *lncRNA*调控植物营养器官发育的相关研究也屡见不鲜。已在拟南芥幼根中鉴定出695个*lncRNA*, 其中*lncRNA T5120*的过表达通过促进幼根对硝酸盐的响应增强硝酸盐同化, 提高氮利用率, 从而改善生物量和根系发育(Liu et al., 2019)。在水稻中发现了许多反义*lncRNA*参与叶片的形成和发育, 其中*lncRNA TL*在多种组织中表达, 对*OsMYB60*在叶片形态发育中具有顺式调控作用, 影响叶片的平展, 从而揭示了植物叶片扁平化的一种新的调控机制(Liu et al., 2018)。通过对番茄(*Solanum lycopersicum*)叶片衰老过程中ncRNA和mRNA相互作用的转录组学分析, 以及ncRNA的功能验证, Li等(2022a)揭示了2个*lncRNA* *MSTRG.16920*和*MSTRG.7613*分别调控靶基因*Solyc02g069960* (编码衰老相关的NAC转录因子)和*Solyc06g050440* (编码活性氧相关的过氧化物酶)的表达, 这些*lncRNA*通过抑制黑暗诱导的叶片衰老发挥其在调控植物衰老过程中的关键作用。同样, Zhou等(2021b)对水稻种子发育过程中*lncRNA*的潜在作用进行了研究, 发现*lncRNA MISSEN*在水稻胚乳中表达, 并与解旋酶家族蛋白相互作用, 在胚乳发育过程中起到调节微管蛋白的作用, 进而负调控胚乳发育并导致种子形态异常。此外, *lncRNA*在植物细胞的发育过程中也起重要作用, 被命名为LINDA的*lncRNA*参与拟南芥DNA损伤反应(DNA damage response, DDR)。研究表明LINDA以依赖于*ATM* (共济失调毛细血管突变基因, 与DNA损伤相关)和*SOG1* (DNA损伤修复因子)的方式参与侧翼基因和DDR的调控, 对拟南芥细胞的破坏具有抑制作用(Herbst et al., 2023)。

2.3 调控植物开花和果实发育

植物营养生长到一定阶段后, 便转入生殖生长, 包括开花、结果并形成种子。近年来, 大量研究表明非编码RNA影响植物开花和果实发育。在对模式植物的研

表1 近5年发现的植物lncRNA及其主要功能

Table 1 lncRNA discovered in recent 5 years and their main functions in plant

物种	lncRNA	生物学功能	参考文献
拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	APOLO	侧根发育和避阴反应	Mammarella et al., 2023
	FLAIL	开花	Liu et al., 2023b
	PUAR	下胚轴伸长	Zhu et al., 2023
	HID1	种子萌发	Wang et al., 2023
	FL7	病原菌抗性	Ai et al., 2023
	SABC1	水杨酸合成和免疫	Liu et al., 2022b
	lncRNA109897	病原菌抗性	Zhou et al., 2023b
	T5120	根发育和硝酸盐同化	Liu et al., 2019
水稻(<i>Oryza sativa</i>)	Ef-cd	开花	Fang et al., 2019
	RIFLA	开花	Shin et al., 2022
	MISSEN	胚乳发育	Zhou et al., 2021b
	ALEX1	病原菌抗性	Yu et al., 2020
小麦(<i>Triticum aestivum</i>)	VAS	开花	Xu et al., 2021
玉米(<i>Zea mays</i>)	GARR2	茎高和叶鞘长度等	Li et al., 2022c
苹果(<i>Malus × domestica</i>)	MLNC3.2MLNC4.6	花青素合成	Yang et al., 2019
	MdLNC499	花青素合成	Ma et al., 2021
	MdLNC610	花青素合成	Yu et al., 2022
番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	XLOC_1662和XLOC_033910	果实开裂	Xue et al., 2020
	MSTRG.16920和MSTRG.7613	叶片衰老	Li et al., 2022a
	lncRNA33732	晚疫病抗性	Cui et al., 2019
柑橘(<i>Citrus reticulata</i>)	XLOC_016898和XLOC_017200	果实成熟	Ke et al., 2019
棉花(<i>Gossypium hirsutum</i>)	lnc-Ga13g0352	棉纤维发育	Zheng et al., 2021
	MSTRG.2723.1、MSTRG.3390.1、 MSTRG.48719.1和MSTRG.31176.1	棉纤维发育	Zou et al., 2022
	lncRNA973	盐胁迫反应	Zhang et al., 2019b
	XH123	冷胁迫反应	Cao et al., 2021
	lncRNA2和lncRNA7	病原菌抗性	Zhang et al., 2022
杨树(<i>Populus</i>)	lncWOX5	不定根发育	Qi et al., 2023
	MSL-lncRNAs	性别稳定性	Mao et al., 2023
	LNC_004484、LNC_008014和 LNC010781等	木质部发育	Sun et al., 2023
毛果杨(<i>P. trichocarpa</i>)	Ptlinc-NAC72	耐盐性	Ye et al., 2022
毛白杨(<i>P. tomentosa</i>)	MSTRG.22608.1和MSTRG.5634.1	镉胁迫反应	Quan et al., 2021
白桦(<i>Betula platyphylla</i>)	LncRNA2705.1和LncRNA11415.1等	镉胁迫反应	Wen et al., 2020
	BplncSIR1	盐胁迫反应	Jia et al., 2024
巨桉(<i>Eucalyptus grandis</i>)	TCONS_00004999	茎生长等	Lin et al., 2019

究中, miR156和miR172等多种miRNA已被证明在营养生长到生殖生长的转变过程中发挥关键调控作用。miR156通常通过下调*SPL* (*SQUAMOSA PROMOTER-BINDING PROTEIN-LIKE*)基因的表达间接调

控miR172的表达,进而抑制*AP2* (*APETALA 2*)等下游基因的转录,形成miR156-*SPL*-miR172-*AP2*调控通路,调控植物开花过程(Hyun et al., 2017; Zhou et al., 2023a)。此外, Sharma等(2016)在研究

表2 近5年发现的植物circRNA及其主要功能

Table 2 circRNA discovered in recent 5 years and their main functions in plant

物种	circRNA	生物学功能	参考文献
拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	circGORK	抗旱性	Zhang et al., 2019a
水稻(<i>Oryza sativa</i>)	circR5g05160	抗病原菌	Fan et al., 2020
	Os02circ25329、Os06circ02797、 Os03circ00204和Os05circ02465	种子萌发和耐盐性	Zhou et al., 2021a
葡萄(<i>Vitis vinifera</i>)	Vv-circATS1	抗寒性	Gao et al., 2019
毛果杨(<i>Populus trichocarpa</i>)	circ-CESA4、circ-IRX7和circ-GUX1	纤维素和半纤维素合成	Liu et al., 2021
毛白杨(<i>P. tomentosa</i>)	circ_0003418	耐热性	Song et al., 2021

拟南芥发育过程中非编码RNA的作用时发现, miR858靶向许多参与植物生长发育、激素和胁迫反应等下游基因表达的调控因子, 其过表达导致几个调节类黄酮的MYB转录因子下调, 促进拟南芥植株生长, 并使拟南芥提前开花。在植物花器官发育过程中, miRNA的调控作用不容忽视。Jing等(2023)对月季(*Rosa chinensis*)进行转录组-miRNA组联合分析, 揭示了在花瓣早期发育阶段, miR159-CKX6模块调控细胞分裂素水平, 精确控制花瓣细胞由分裂向扩展转变的时间节点, 从而对花瓣的大小产生影响。此外, 在对circRNA的功能研究中发现, 源自植物特有的MADS-box转录因子SEP3 (SEPALLATA3)的circRNA可通过参与R-loop (RNA:DNA杂合体)的形成, 显著增加母基因跨越外显子的可变剪接程度, 进而调控拟南芥的开花表型(Conn et al., 2017)。Chen等(2018)在对玉米circRNA的研究中发现, LINE1-like元件(LLEs)及其反向互补对(LLERCPs)在circRNA的侧翼区域显著富集并与circRNA-circ1690的表达变异有关, 进而影响玉米的穗高。在拟南芥lncRNA的系统鉴定和功能研究中, 发现了一种可调节开花时间的反义lncRNA MAS, MAS主要受低温诱导, 并且通过与WDR5a相互作用在调节MAF4 (*FLOWERING4*)转录和开花时间方面发挥至关重要的作用(Zhao et al., 2018)。Chen等(2023b)在研究影响玫瑰(*R. rugosa*)开花的机制时, 发现玫瑰lncWD83通过调节花期抑制因子RcMYC2L的泛素化来促进开花, 揭示了lncRNA在玫瑰开花调控过程中泛素介导的蛋白质降解机制。林木lncRNA相关研究中, Wang等(2018)在楸树(*Catalpa bungei*)中鉴定到大量参与花转变过程的lncRNA, 其中lncRNA LXLOC_019956是开花关键因子miR156的前体, 在楸树开花过程中发挥重要作用。

此外, 非编码RNA在调控果实发育和成熟中发挥重要作用。在对番茄果实和叶片miRNA的系统鉴定中, 发现miR156通过调控编码SQUAMOSA启动子结合蛋白(SBP)的CNR基因, 影响番茄果实的成熟过程(Silva et al., 2014)。在对草莓(*Fragaria × ananassa*)果实成熟调控机制研究中, 发现lncRNA FRILAIR含有在多个草莓物种中高度保守的miR397结合位点, FRILAIR过表达与敲低miR397效果类似, 研究表明FRILAIR可作为miR397的非规范靶模拟物来调节草莓果实成熟过程中LAC11a的表达(Tang et al., 2021)。还有研究表明circRNA也参与果实的发育与成熟, 如辣椒(*Capsicum annuum*) (Yang et al., 2020)和番茄(Zhou et al., 2018)等。

3 非编码RNA在植物逆境响应中的作用

与动物相比, 植物由于移动受限, 更容易受到环境胁迫的影响。当面对各种环境胁迫时, 植物通过多种复杂的生理、生化和分子反应来适应环境。植物受到的胁迫分为非生物和生物胁迫两大类。在应对胁迫过程中, 植物常通过信号感知、信号转导、基因表达调控、产生抗逆蛋白、调整生长发育、积累次生代谢产物、细胞膜调节以及胁迫记忆等过程来做出积极反应。大量研究表明, 在基因表达调控阶段, 非编码RNA在植物响应逆境胁迫中发挥关键作用, 常通过调控相应的靶基因, 改变合成、代谢或信号转导等生物学过程以提高适应性, 有助于植物在不同的环境条件下生存和繁殖。

3.1 非编码RNA在非生物胁迫响应中的作用

非生物胁迫是指对植物生长和发育产生负面影响的环境因素, 这些因素不涉及生物性的威胁, 而是由物

理或化学因素引起, 主要包括干旱、高温、光照、养分和盐胁迫等。近期研究表明, 大量非编码RNA参与植物非生物胁迫响应(Zhang et al., 2019b, 2021; Xia et al., 2023)。在对miRNA和circRNA的研究中发现, miRNA和circRNA在植物的抗逆反应中具有重要作用。例如, Xia等(2023)在水稻的研究中发现, miR168通过负调控*OsNPF2.4*的表达来调控氮的转运和分配, 降低高渗胁迫对植物的伤害。Zhu等(2019)在对黄瓜(*Cucumis sativus*)中的circRNA进行分析时发现, circRNA在盐胁迫下可通过调控转录过程、细胞周期、脯氨酸代谢相关基因的表达以及各种生物学过程来应对不良环境。此外, 也有研究表明miRNA和circRNA能够形成调控网络, 通过调控基因表达影响一系列生物学过程。例如, Wang等(2020)对低温条件下的大豆(*Glycine max*)植株进行全基因组鉴定, 鉴定到749个circRNA, 通过生物信息学预测, 发现一些circRNA基于circRNA-miRNA-mRNA调控网络对低温胁迫做出响应, 并且可能具有编码蛋白质的功能。

除了miRNA和circRNA, 研究人员发现lncRNA在植物响应逆境胁迫中也发挥重要作用(王益军等, 2020)。例如, Qin等(2017)在对拟南芥干旱胁迫响应中lncRNA的研究发现, lncRNA DRIR在正常条件下表达水平较低, 但在干旱和盐胁迫以及ABA处理下被显著激活, 过表达DRIR增强了拟南芥对胁迫的耐受性, 暗示lncRNA DRIR通过调节ABA信号、水分转运和其它相关基因的表达来调控植物对干旱和盐胁迫的响应。此外, 在水稻lncRNA响应干旱胁迫研究中发现, 在适当的干旱胁迫下, 水稻可以形成胁迫记忆, 并且lncRNA参与水稻短期干旱记忆, 可能作为记忆因子激活光合作用和脯氨酸生物合成等途径中与干旱相关的记忆转录物, 以响应后续胁迫(Li et al., 2019)。此外, 在木本植物中也发现, lncRNA在非生物胁迫中发挥重要作用。例如, 在对白桦(*Betula platyphylla*)根和叶的研究中鉴定到许多与盐胁迫响应相关的lncRNA, 其中lncRNA LncY1通过调节2个转录因子BpMYB96和BpCDF3来提高耐盐性, 表明木本植物中的lncRNA在调控盐胁迫响应中发挥重要作用(Jia et al., 2023)。此外, Ye等(2022)在lncRNA参与毛果杨(*Populus trichocarpa*)对盐胁迫响应的研究中, 对lncRNA进行系统鉴定, 发现lncRNA在盐胁迫诱导下对邻近基因进行顺式调节或对远端基因进行反式

调节, 并且证明过表达lncRNA PtlinC-NAC72使毛果杨的耐盐性降低, 表明lncRNA主要通过顺式或反式调控作用影响木本植物基因的表达。

3.2 非编码RNA在生物胁迫响应中的作用

植物在生长过程中常受到多种病虫害胁迫, 对农林业产生重大影响。近年的研究发现, 非编码RNA也参与植物应对生物胁迫的过程。例如, Zhang等(2017)在对苹果(*Malus × domestica*)的研究中发现, 过表达转录因子MdWRKNY1或敲除Md-miR156ab可上调WRKY调控的发病相关蛋白编码基因MdPR3-1、MdPR3-2、MdPR4、MdPR5、MdPR10-1和MdPR10-2的表达, 从而增强苹果的抗病性。在其它相关研究中也发现miRNA对植物生长发育起关键作用。Hu等(2020)在对棉花(*Gossypium hirsutum*)黄萎病的研究中发现, GhNAC100结合GhPR3启动子的CGTA-box并抑制其表达, 负向调节植物的抗病性, 而ghr-miR-164通过直接切割GhNAC100提高棉花植株对大丽轮枝菌(*Verticillium dahlia*)的抗性。近期, 水稻miRNA抗虫机制研究揭示了其应对褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)侵害时的双重作用, 研究表明, miR162a在水稻受到褐飞虱侵害时, 一方面可以通过靶向OsDCL1调控 α -亚麻酸代谢以增强抗性, 另一方面miR162a能跨界调控褐飞虱的生殖和发育, 有效降低害虫对水稻的危害(Chen et al., 2023a)。此外, Wong-Bajracharya等(2022)的研究表明, 在巨桉(*Eucalyptus grandis*)与其根部真菌小果豆马勃的互作中, miRNA扮演关键角色, 研究揭示根部真菌可以编码miRNA, 进入宿主细胞调节宿主基因的表达, 促进共生关系的建立与维持。

除miRNA以外, circRNA在植物的生物胁迫中也发挥重要作用(表2)。例如, Fan等(2020)对稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)抗性株系和易感株系进行转录组分析, 并比较两株系中的circRNA的数量和分布, 发现在感染稻瘟病菌后, circRNA的多样性在抗性株系中更高, 并且在感染后一些circRNA的丰度增高, 证实circR5g05160对水稻抗稻瘟病有促进作用, 表明水稻circRNA参与稻瘟病的响应过程并影响水稻的抗性。此外, Ghorbani等(2018)在侵染伊朗玉米花叶病毒(maize Iranian mosaic virus, MIMV)的玉米植株和未被侵染的植株中发现了差异表达的circRNA, 同

时预测33种circRNA可能与23种miRNA结合,通过circRNA和miRNA的协同作用影响玉米植株的代谢和发育,表明circRNA受到病毒感染时会产生有利于自身生长发育的应激反应,其中包括circRNA数量和种类的改变。Zhang等(2022)在对lncRNA调控棉花黄萎病的研究中发现,棉花lncRNA7和lncRNA2能够通过调控细胞壁防御相关基因的表达调控棉花对大丽轮枝菌的抗性,其中lncRNA7编码一种小肽PSK- α ,通过生长素通路上调转录因子ARF5和*GbPMEI13*的表达,正向调控棉花的抗病性,而lncRNA2及其调控基因*GbPG12*负向调控棉花的抗病性,表明lncRNA在植物应对生物胁迫方面通过多种机制发挥重要作用。

4 总结与展望

非编码RNA在植物生长发育和逆境响应中的作用一直是植物生物学领域的研究热点。在过去几年里,对非编码RNA在植物生长发育和逆境响应中的作用研究取得了显著进展,为植物基因表达和调控网络提供了重要见解。miRNA作为起主要调控作用的非编码RNA,其作用机制和功能也大量被揭示。在多种植物中,miRNA通常与靶基因结合,通过负调控基因表达,参与植物的生长发育和胁迫应答过程。近些年,关于lncRNA和circRNA的研究也大量涌现,这2种非编码RNA的作用机制多种多样,通常与miRNA和mRNA协同构成调控网络调控各种生物学过程。尽管非编码RNA在调控植物生长发育和逆境响应等方面取得了一系列重要的研究成果,但当前非编码RNA领域的研究依然面临若干技术挑战和难题。例如,尽管在多种模式植物主要器官和发育阶段积累了丰富的转录组数据,但这些数据在预测和注释非编码RNA方面仍显不足。此外,植物中miRNA和lncRNA的长距离调控机制仍待进一步探索,miRNA的组织特异性和时序性带来的一系列问题亟待解决,而lncRNA在进化过程中的非保守性也为当前研究带来了挑战。此外,目前circRNA相关研究仍主要集中在circRNA的鉴定和功能预测上。现有可应用于circRNA功能验证的方法包括CRISPR-Cas9基因编辑技术和构建circRNA过表达载体等。由于在对circRNA进行敲除或过表达时存在一些目前难以解决的问题,如在敲除circRNA时避免对亲本基因表达的影响或在过表达circRNA时

避免对植物中外源基因和副产物的影响,因此对于circRNA的功能验证仍有欠缺。目前非编码RNA的研究主要集中在模式植物和粮食作物中,对于林木中非编码RNA尤其是lncRNA和circRNA的研究鲜有报道。更重要的是,尽管我们已初步了解非编码RNA的功能,但将这些知识应用于植物品种的改良仍然面临一系列挑战,如何确保这些非编码RNA在转基因或选择育种中的有效性和稳定性值得深入探讨。

因此,未来的研究需要进一步深入探究非编码RNA的作用机制,尤其是在整个生物学网络中的交叉互作。为了解析非编码RNA的表达模式和相互作用网络,我们需要开发更为精准的实验技术和生物信息学工具。近几年,单细胞测序技术(single-cell sequencing)的迅猛发展预示其在植物非编码RNA研究领域的重要作用,该技术有望助力深入探究miRNA的组织特异性与时序性,精确量化circRNA并进行表征,以及揭示细胞间lncRNA的异质性(He et al., 2024)。同时,单分子测序技术(single molecule sequencing)和数字空间多组学分析技术(digital spatial profiler)的发展,也为植物非编码RNA的解析和结构变异研究提供了新的可能。此外,非编码RNA在植物品种改良中的潜在应用是未来的一个重要研究方向,可通过利用这些非编码RNA为农林业生产提供可持续且高效的解决方案。这种应用有望通过调控植物的生长、抗逆性和产量等关键性状,为农业和林业领域带来创新性进展。总而言之,非编码RNA在植物生长发育和逆境响应中的作用研究为我们打开了全新的视角,未来的研究将深化我们对这些RNA在植物生物学中的理解,推动植物科学和农林业领域的发展。通过不断努力,有望揭示更多非编码RNA的功能以及它们在植物生命中的重要作用。

作者贡献声明

路笃贤: 撰写初稿和绘制图表; 张严妍和刘艳: 参与论文和图版修改; 李岩竣和左新秀: 参与文献收集和整理; 崔亚宁和林金星: 确定文章主题, 审阅初稿, 提供基金支持。

参考文献

Achard P, Herr A, Baulcombe DC, Harberd NP (2004).

- Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development* **131**, 3357–3365.
- Ai G, Li TL, Zhu H, Dong XH, Fu XW, Xia CY, Pan WY, Jing MF, Shen DY, Xia A, Tyler BM, Dou DL** (2023). BPL3 binds the long non-coding RNA *nalncFL7* to suppress *FORKED-LIKE7* and modulate HAI1-mediated MPK3/6 dephosphorylation in plant immunity. *Plant Cell* **35**, 598–616.
- Bao ML, Bian HW, Zha YL, Li FY, Sun YZ, Bai B, Chen ZH, Wang JH, Zhu MY, Han N** (2014). miR396a-mediated basic helix-loop-helix transcription factor bHLH74 repression acts as a regulator for root growth in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell Physiol* **55**, 1343–1353.
- Bernardi Y, Ponso MA, Belén F, Vegetti AC, Dotto MC** (2022). MicroRNA miR394 regulates flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep* **41**, 1375–1388.
- Cao DC, Xu HM, Zhao YY, Deng X, Liu YX, Soppe WJJ, Lin JX** (2016). Transcriptome and degradome sequencing reveals dormancy mechanisms of *Cunninghamia lanceolata* seeds. *Plant Physiol* **172**, 2347–2362.
- Cao ZY, Zhao T, Wang LY, Han J, Chen JW, Hao YP, Guan XY** (2021). The lincRNA *XH123* is involved in cotton cold-stress regulation. *Plant Mol Biol* **106**, 521–531.
- Chen J, Liu Q, Yuan LY, Shen WZ, Shi QX, Qi GJ, Chen T, Zhang ZF** (2023a). Osa-miR162a enhances the resistance to the brown planthopper via α -linolenic acid metabolism in rice (*Oryza sativa*). *J Agric Food Chem* **71**, 11847–11859.
- Chen L, Luan YS, Zhai JM** (2015). Sp-miR396a-5p acts as a stress-responsive genes regulator by conferring tolerance to abiotic stresses and susceptibility to *Phytophthora nicotianae* infection in transgenic tobacco. *Plant Cell Rep* **34**, 2013–2025.
- Chen L, Zhang P, Fan Y, Lu Q, Li Q, Yan JB, Muehlbauer GJ, Schnable PS, Dai MQ, Li L** (2018). Circular RNAs mediated by transposons are associated with transcriptional and phenotypic variation in maize. *New Phytol* **217**, 1292–1306.
- Chen YQ, Lu J, Wang WN, Fan CG, Yuan GZ, Sun JJ, Liu JY, Wang CQ** (2023b). Rose long noncoding RNA *Inc-WD83* promotes flowering by modulating ubiquitination of the floral repressor RcMYC2L. *Plant Physiol* **193**, 2573–2591.
- Cheng JP, Zhang Y, Li ZW, Wang TY, Zhang XT, Zheng BL** (2018). A lariat-derived circular RNA is required for plant development in *Arabidopsis*. *Sci China Life Sci* **61**, 204–213.
- Chung PJ, Park BS, Wang H, Liu J, Jang IC, Chua NH** (2016). Light-inducible MiR163 targets *PXMT1* transcripts to promote seed germination and primary root elongation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **170**, 1772–1782.
- Conn VM, Hugouvieux V, Nayak A, Conos SA, Capovilla G, Cildir G, Jourdain A, Tergaonkar V, Schmid M, Zubieta C, Conn SJ** (2017). A circRNA from *SEPALLATA3* regulates splicing of its cognate mRNA through R-loop formation. *Nat Plants* **3**, 17053.
- Cui J, Jiang N, Meng J, Yang GL, Liu WW, Zhou XX, Ma N, Hou XX, Luan YS** (2019). LncRNA33732-respiratory burst oxidase module associated with WRKY1 in tomato-*Phytophthora infestans* interactions. *Plant J* **97**, 933–946.
- Cuperus JT, Fahlgren N, Carrington JC** (2011). Evolution and functional diversification of *MIRNA* genes. *Plant Cell* **23**, 431–442.
- Du QG, Wang K, Zou C, Xu C, Li WX** (2018). The *PILNC-R1*-miR399 regulatory module is important for low phosphate tolerance in maize. *Plant Physiol* **177**, 1743–1753.
- Fan J, Quan WL, Li GB, Hu XH, Wang Q, Wang H, Li XP, Luo XT, Feng Q, Hu ZJ, Feng H, Pu M, Zhao JQ, Huang YY, Li Y, Zhang Y, Wang WM** (2020). circRNAs are involved in the rice-*Magnaporthe oryzae* interaction. *Plant Physiol* **182**, 272–286.
- Fang J, Zhang FT, Wang HR, Wang W, Zhao F, Li ZJ, Sun CH, Chen FM, Xu F, Chang SQ, Wu L, Bu QY, Wang PR, Xie JK, Chen F, Huang XH, Zhang YJ, Zhu XG, Han B, Deng XJ, Chu CC** (2019). *Ef-cd* locus shortens rice maturity duration without yield penalty. *Proc Natl Acad Sci USA* **116**, 18717–18722.
- Gao Z, Li J, Luo M, Li H, Chen QJ, Wang L, Song SR, Zhao LP, Xu WP, Zhang CX, Wang SP, Ma C** (2019). Characterization and cloning of grape circular RNAs identified the cold resistance-related *Vv-circATS1*. *Plant Physiol* **180**, 966–985.
- Gao ZH, Nie JT, Wang HS** (2021). MicroRNA biogenesis in plant. *Plant Growth Regul* **93**, 1–12.
- Ghorbani A, Izadpanah K, Peters JR, Dietzgen RG, Mitter N** (2018). Detection and profiling of circular RNAs in uninfected and maize Iranian mosaic virus-infected maize. *Plant Sci* **274**, 402–409.
- Guo GH, Liu XY, Sun FL, Cao J, Huo N, Wuda B, Xin MM, Hu ZR, Du JK, Xia R, Rossi V, Peng HR, Ni ZF, Sun QX, Yao YY** (2018). Wheat miR9678 affects seed germination by generating phased siRNAs and modulating abscisic acid/gibberellin signaling. *Plant Cell* **30**, 796–814.
- He ZH, Lan YM, Zhou XK, Yu BJ, Zhu T, Yang F, Fu LY,**

- Chao HY, Wang JH, Feng RX, Zuo SM, Lan WZ, Chen CL, Chen M, Zhao X, Hu KM, Chen DJ (2024). Single-cell transcriptome analysis dissects lncRNA-associated gene networks in *Arabidopsis*. *Plant Commun* **5**, 100–717.
- Herbst J, Nagy SH, Vercauteren I, De Veylder L, Kunze R (2023). The long non-coding RNA LINDA restrains cellular collapse following DNA damage in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **116**, 1370–1384.
- Hu G, Lei Y, Liu JF, Hao MY, Zhang ZN, Tang Y, Chen AM, Wu JH (2020). The ghr-miR164 and *GhNAC100* modulate cotton plant resistance against *Verticillium dahlia*. *Plant Sci* **293**, 110438.
- Huang XP, Zhang HY, Guo R, Wang Q, Liu XZ, Kuang WG, Song HY, Liao JL, Huang YJ, Wang ZH (2021). Systematic identification and characterization of circular RNAs involved in flag leaf senescence of rice. *Planta* **253**, 26.
- Hyun Y, Richter R, Coupland G (2017). Competence to flower: age-controlled sensitivity to environmental cues. *Plant Physiol* **173**, 36–46.
- Jia YQ, Zhao HM, Niu YN, Wang YC (2023). Identification of birch lncRNAs and mRNAs responding to salt stress and characterization of functions of lncRNA. *Hortic Res* **10**, uhac277.
- Jia YQ, Zhao HM, Niu YN, Wang YC (2024). Long non-coding RNA from *Betula platyphylla*, *BplncSIR1*, confers salt tolerance by regulating BpNAC2 to mediate reactive oxygen species scavenging and stomatal movement. *Plant Biotechnol J* **22**, 48–65.
- Jiang YL, Li ZW, Liu XZ, Zhu TT, Xie K, Hou QC, Yan TW, Niu CF, Zhang SW, Yang MB, Xie RR, Wang J, Li JP, An XL, Wan XY (2021). *ZmFAR1* and *ZmABCG26* regulated by microRNA are essential for lipid metabolism in maize anther. *Int J Mol Sci* **22**, 7916.
- Jiao P, Ma RQ, Wang CL, Chen NN, Liu SY, Qu J, Guan SY, Ma YY (2022). Integration of mRNA and microRNA analysis reveals the molecular mechanisms underlying drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Front Plant Sci* **13**, 932667.
- Jing WK, Gong FF, Liu GQ, Deng YL, Liu JQ, Yang WJ, Sun XM, Li YH, Gao JP, Zhou XF, Ma N (2023). Petal size is controlled by the MYB73/TPL/HDA19-miR159-CKX6 module regulating cytokinin catabolism in *Rosa hybrida*. *Nat Commun* **14**, 7106.
- Ke LL, Zhou ZW, Xu XW, Wang X, Liu YL, Xu YT, Huang Y, Wang ST, Deng XX, Chen LL, Xu Q (2019). Evolutionary dynamics of lincRNA transcription in nine citrus species. *Plant J* **98**, 912–927.
- Komatsu S, Kitai H, Suzuki HI (2023). Network regulation of microRNA biogenesis and target interaction. *Cells* **12**, 306.
- Koyama T, Mitsuda N, Seki M, Shinozaki K, Ohme-Takagi M (2010). TCP transcription factors regulate the activities of ASYMMETRIC LEAVES1 and miR164, as well as the auxin response, during differentiation of leaves in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **22**, 3574–3588.
- Koyama T, Sato F, Ohme-Takagi M (2017). Roles of miR319 and TCP transcription factors in leaf development. *Plant Physiol* **175**, 874–885.
- Lee RC, Feinbaum RL, Ambros V (1993). The *C. elegans* heterochronic gene *lin-4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin-14*. *Cell* **75**, 843–854.
- Li BQ, Feng C, Zhang WH, Sun SM, Yue DD, Zhang XL, Yang XY (2023). Comprehensive non-coding RNA analysis reveals specific lncRNA/circRNA-miRNA-mRNA regulatory networks in the cotton response to drought stress. *Int J Biol Macromol* **253**, 126558.
- Li MZ, Si XY, Liu Y, Liu YC, Cheng X, Dai ZR, Yu XL, Ali M, Lu G (2022a). Transcriptomic analysis of ncRNA and mRNA interactions during leaf senescence in tomato. *Int J Biol Macromol* **222**, 2556–2570.
- Li N, Liu TT, Guo F, Yang JW, Shi YG, Wang SG, Sun DZ (2022b). Identification of long non-coding RNA-microRNA-mRNA regulatory modules and their potential roles in drought stress response in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Plant Sci* **13**, 1011064.
- Li P, Yang H, Wang L, Liu HJ, Huo HQ, Zhang CJ, Liu AZ, Zhu AD, Hu JY, Lin YJ, Liu L (2019). Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice. *Front Genet* **10**, 55.
- Li W, Chen YD, Wang YL, Zhao J, Wang YJ (2022c). Gypsy retrotransposon-derived maize lncRNA *GARR2* modulates gibberellin response. *Plant J* **110**, 1433–1446.
- Lin Z, Long JM, Yin Q, Wang B, Li HL, Luo JZ, Wang HC, Wu AM (2019). Identification of novel lncRNAs in *Eucalyptus grandis*. *Ind Crop Prod* **129**, 309–317.
- Liu F, Xu YR, Chang KX, Li SN, Liu ZG, Qi SD, Jia JB, Zhang M, Crawford NM, Wang Y (2019). The long non-coding RNA *T5120* regulates nitrate response and assimilation in *Arabidopsis*. *New Phytol* **224**, 117–131.
- Liu H, Yuan K, Hu YY, Wang S, He QG, Feng CT, Liu JP, Wang ZH (2023a). Construction and analysis of the tap-

- ping panel dryness-related lncRNA/circRNA-miRNA-mRNA ceRNA network in latex of *Hevea brasiliensis*. *Plant Physiol Biochem* **205**, 108156.
- Liu HJ, Shen EL, Wu H, Ma WH, Chen H, Lin YJ (2022a). Trans-kingdom expression of an insect endogenous microRNA in rice enhances resistance to striped stem borer *Chilo suppressalis*. *Pest Manag Sci* **78**, 770–777.
- Liu NK, Xu YZ, Li Q, Cao YX, Yang DC, Liu SS, Wang XK, Mi YJ, Liu Y, Ding CX, Liu Y, Li Y, Yuan YW, Gao G, Chen JF, Qian WQ, Zhang XM (2022b). A lncRNA fine-tunes salicylic acid biosynthesis to balance plant immunity and growth. *Cell Host Microbe* **30**, 1124–1138.
- Liu X, Li DY, Zhang DL, Yin DD, Zhao Y, Ji CJ, Zhao XF, Li XB, He Q, Chen RS, Hu SN, Zhu LH (2018). A novel antisense long noncoding RNA, *TWISTED LEAF*, maintains leaf blade flattening by regulating its associated sense *R2R3-MYB* gene in rice. *New Phytol* **218**, 774–788.
- Liu XQ, Gao YB, Liao JK, Miao M, Chen K, Xi FH, Wei WT, Wang HH, Wang YS, Xu X, Reddy ASN, Gu LF (2021). Genome-wide profiling of circular RNAs, alternative splicing, and R-loops in stem-differentiating xylem of *Populus trichocarpa*. *J Integr Plant Biol* **63**, 1294–1308.
- Liu Y, Zhu QF, Li WY, Chen P, Xue J, Yu Y, Feng YZ (2023b). The pivotal role of noncoding RNAs in flowering time regulation. *Genes* **14**, 2114.
- Ma HY, Yang T, Li Y, Zhang J, Wu T, Song TT, Yao YC, Tian J (2021). The long noncoding RNA MdLNC499 bridges *MdWRKY1* and *MdERF109* function to regulate early-stage light-induced anthocyanin accumulation in apple fruit. *Plant Cell* **33**, 3309–3330.
- Mammarella MF, Lucero L, Hussain N, Muñoz-Lopez A, Huang Y, Ferrero L, Fernandez-Milmanda GL, Manavella P, Benhamed M, Crespi M, Ballare CL, Marcos JG, Cubas P, Ariel F (2023). Long noncoding RNA-mediated epigenetic regulation of auxin-related genes controls shade avoidance syndrome in *Arabidopsis*. *EMBO J* **42**, e113941.
- Mao JY, Wei SY, Chen YN, Yang YH, Yin TM (2023). The proposed role of MSL-lncRNAs in causing sex lability of female poplars. *Hortic Res* **10**, uhad042.
- Martin RC, Liu PP, Goloviznina NA, Nonogaki H (2010). microRNA, seeds, and Darwin? Diverse function of miRNA in seed biology and plant responses to stress. *J Exp Bot* **61**, 2229–2234.
- Miao CB, Wang Z, Zhang L, Yao JJ, Hua K, Liu X, Shi HZ, Zhu JK (2019). The grain yield modulator miR156 regulates seed dormancy through the gibberellin pathway in rice. *Nat Commun* **10**, 3822.
- Nelson BR, Makarewich CA, Anderson DM, Winders BR, Troupes CD, Wu FF, Reese AL, McAnally JR, Chen XW, Kavalali ET, Cannon SC, Houser SR, Bassel-Duby R, Olson EN (2016). A peptide encoded by a transcript annotated as long noncoding RNA enhances SERCA activity in muscle. *Science* **351**, 271–275.
- Qi HR, Wu L, Shen TF, Liu SA, Cai H, Ran N, Wang JL, Xu M (2023). Overexpression of the long non-coding RNA *lncWOX5* negatively regulates the development of adventitious roots in *Populus*. *Ind Crop Prod* **192**, 116054.
- Qin T, Zhao HY, Cui P, Albeshier N, Xiong LM (2017). A nucleus-localized long non-coding RNA enhances drought and salt stress tolerance. *Plant Physiol* **175**, 1321–1336.
- Quan MY, Liu X, Xiao L, Chen PF, Song FY, Lu WJ, Song YP, Zhang DQ (2021). Transcriptome analysis and association mapping reveal the genetic regulatory network response to cadmium stress in *Populus tomentosa*. *J Exp Bot* **72**, 576–591.
- Ren YJ, Li MS, Wang WZ, Lan W, Schenke D, Cai DG, Miao Y (2021). MicroRNA840 (*MIR840*) accelerates leaf senescence by targeting the overlapping 3'UTRs of *PPR* and *WHIRLY3* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **109**, 126–143.
- Rodriguez RE, Mecchia MA, Debernardi JM, Schommer C, Weigel D, Palatnik JF (2010). Control of cell proliferation in *Arabidopsis thaliana* by microRNA miR396. *Development* **137**, 103–112.
- Sanger HL, Klotz G, Riesner D, Gross HJ, Kleinschmidt AK (1976). Viroids are single-stranded covalently closed circular RNA molecules existing as highly base-paired rod-like structures. *Proc Natl Acad Sci USA* **73**, 3852–3856.
- Sekhar S, Das S, Panda D, Mohanty S, Mishra B, Kumar A, Navadagi DB, Sah RP, Pradhan SK, Samantaray S, Baig MJ, Behera LB, Mohapatra T (2022). Identification of microRNAs that provide a low light stress tolerance-mediated signaling pathway during vegetative growth in rice. *Plants* **11**, 2558.
- Shahid S, Kim G, Johnson NR, Wafula E, Wang F, Coruh C, Bernal-Galeano V, Phifer T, Depamphilis CW, Westwood JH, Axtell MJ (2018). MicroRNAs from the parasitic plant *Cuscuta campestris* target host messenger RNAs. *Nature* **553**, 82–85.
- Shamloo-Dashtpajardi R, Sisakht JN, Tahmasebi A (2022). MicroRNA *miR1118* contributes to wheat (*Triticum aestivum* L.) salinity tolerance by regulating the *Plasma Membrane Intrinsic Proteins1;5* (*PIP1;5*) gene. *J Plant*

- Physiol* **278**, 153827.
- Sharma D, Tiwari M, Pandey A, Bhatia C, Sharma A, Trivedi PK** (2016). MicroRNA858 is a potential regulator of phenylpropanoid pathway and plant development. *Plant Physiol* **171**, 944–959.
- Shin WJ, Nam AH, Kim JY, Kwak JS, Song JT, Seo HS** (2022). Intronic long noncoding RNA, RICE FLOWERING ASSOCIATED (RIFLA), regulates OsMADS56-mediated flowering in rice. *Plant Sci* **320**, 111278.
- Silva GFFE, Silva EM, Da Silva Azevedo M, Guivin MAC, Ramiro DA, Figueiredo CR, Carrer H, Peres LEP, Nogueira FTS** (2014). microRNA156-targeted SPL/SBP box transcription factors regulate tomato ovary and fruit development. *Plant J* **78**, 604–618.
- Song RJ, Ma SQ, Xu JJ, Ren X, Guo PL, Liu HJ, Li P, Yin F, Liu M, Wang Q, Yu L, Liu JL, Duan BW, Rahman NA, Wołczyński S, Li GM, Li XD** (2023). A novel polypeptide encoded by the circular RNA ZKSCAN1 suppresses HCC via degradation of mTOR. *Mol Cancer* **22**, 16.
- Song YP, Bu CH, Chen PF, Liu P, Zhang DQ** (2021). Miniature inverted repeat transposable elements *cis*-regulate circular RNA expression and promote ethylene biosynthesis, reducing heat tolerance in *Populus tomentosa*. *J Exp Bot* **72**, 1978–1994.
- Sun N, Bu YF, Wu XY, Ma XC, Yang HB, Du L, Li XJ, Xiao JW, Lin JX, Jing YP** (2023). Comprehensive analysis of lncRNA-mRNA regulatory network in *Populus* associated with xylem development. *J Plant Physiol* **287**, 154055.
- Tang YJ, Qu ZP, Lei JJ, He RQ, Adelson DL, Zhu YL, Yang ZB, Wang D** (2021). The long noncoding RNA *FRILAIR* regulates strawberry fruit ripening by functioning as a noncanonical target mimic. *PLoS Genet* **17**, e1009461.
- Tognacca RS, Botto JF** (2021). Post-transcriptional regulation of seed dormancy and germination: current understanding and future directions. *Plant Commun* **2**, 100169.
- Traubenik S, Charon C, Blein T** (2024). From environmental responses to adaptation: the roles of plant lncRNAs. *Plant Physiol* **195**, 232–244.
- Wang JW, Mao YB, Qi YJ** (2016). Recent progress and prospects for plant non-coding RNAs. *China Basic Sci* **18**(2), 22–29. (in Chinese)
- 王佳伟, 毛颖波, 戚益军 (2016). 植物非编码RNA的研究进展与展望. *中国基础科学* **18**(2), 22–29.
- Wang WW, Liu Z, An XY, Jin YZ, Hou JM, Liu T** (2022). Integrated high-throughput sequencing, microarray hybridization and degradome analysis uncovers microRNA-mediated resistance responses of maize to pathogen *Curvularia lunata*. *Int J Mol Sci* **23**, 14038.
- Wang XS, Chang XC, Jing Y, Zhao JL, Fang QW, Sun MY, Zhang YZ, Li WB, Li YG** (2020). Identification and functional prediction of soybean circRNAs involved in low-temperature responses. *J Plant Physiol* **250**, 153188.
- Wang YJ, Wang YL, Chen YD** (2020). Transposon-derived long noncoding RNA in plants. *Chin Bull Bot* **55**, 768–776. (in Chinese)
- 王益军, 王亚丽, 陈煜东 (2020). 转座子来源的植物长链非编码RNA. *植物学报* **55**, 768–776.
- Wang YQ, Fan YY, Fan D, Zhou XL, Jiao YT, Deng XW, Zhu DM** (2023). The noncoding RNA *HIDDEN TREASURE 1* promotes phytochrome B-dependent seed germination by repressing abscisic acid biosynthesis. *Plant Cell* **35**, 700–716.
- Wang Z, Zhu TQ, Ma WJ, Wang N, Qu GZ, Zhang SG, Wang JH** (2018). Genome-wide analysis of long non-coding RNAs in *Catalpa bungei* and their potential function in floral transition using high-throughput sequencing. *BMC Genet* **19**, 86.
- Wen XJ, Ding Y, Tan ZL, Wang JX, Zhang DY, Wang YC** (2020). Identification and characterization of cadmium stress-related lncRNAs from *Betula platyphylla*. *Plant Sci* **299**, 110601.
- Wong-Bajracharya J, Singan VR, Monti R, Plett KL, Ng V, Grigoriev IV, Martin FM, Anderson IC, Plett JM** (2022). The ectomycorrhizal fungus *Pisolithus microcarpus* encodes a microRNA involved in cross-kingdom gene silencing during symbiosis. *Proc Natl Acad Sci USA* **119**, e2103527119.
- Wu J, Liu CX, Liu ZG, Li S, Li DD, Liu SY, Huang XQ, Liu SK, Yukawa Y** (2019). Pol III-dependent cabbage *BoNR8* long ncRNA affects seed germination and growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol* **60**, 421–435.
- Xia KF, Pan XQ, Chen HP, Xu XL, Zhang MY** (2023). Rice miR168a-5p regulates seed length, nitrogen allocation and salt tolerance by targeting *OsOFP3*, *OsNPF2.4* and *OsAGO1a*, respectively. *J Plant Physiol* **280**, 153905.
- Xiong XM, Wu Y, Wang Y** (2014). Research progresses in the regulation of miRNAs biogenesis and function in plants. *Bull Bot Res* **34**, 282–288. (in Chinese)
- 熊雪梅, 吴莹, 王洋 (2014). 植物体内调控miRNA合成与功能的机制研究进展. *植物研究* **34**, 282–288.
- Xu SJ, Dong Q, Deng M, Lin DX, Xiao J, Cheng PL, Xing LJ, Niu YD, Gao CX, Zhang WH, Xu YY, Chong K** (2021). The vernalization-induced long non-coding RNA *VAS* functions with the transcription factor TaRF2b to

- promote *TaVRN1* expression for flowering in hexaploid wheat. *Mol Plant* **14**, 1525–1538.
- Xue LZ, Sun MT, Wu Z, Yu L, Yu QH, Tang YP, Jiang FL (2020). LncRNA regulates tomato fruit cracking by coordinating gene expression via a hormone-redox-cell wall network. *BMC Plant Biol* **20**, 162.
- Yang SB, Yang T, Tang YP, Aisimutuola P, Zhang GR, Wang BK, Li N, Wang J, Yu QH (2020). Transcriptomic profile analysis of non-coding RNAs involved in *Capsicum chinense* Jacq. fruit ripening. *Sci Hortic* **264**, 109158.
- Yang T, Ma HY, Zhang J, Wu T, Song TT, Tian J, Yao YC (2019). Systematic identification of long noncoding RNAs expressed during light-induced anthocyanin accumulation in apple fruit. *Plant J* **100**, 572–590.
- Yang XQ, Fu TT, Yu RE, Zhang LC, Yang YZ, Xiao DD, Wang YY, Wang YL, Wang YW (2023). miR159a modulates poplar resistance against different fungi and bacteria. *Plant Physiol Biochem* **201**, 107899.
- Ye XX, Wang S, Zhao XJ, Gao N, Wang Y, Yang YM, Wu E, Jiang C, Cheng YX, Wu WW, Liu SK (2022). Role of lncRNAs in *cis*- and *trans*-regulatory responses to salt in *Populus trichocarpa*. *Plant J* **110**, 978–993.
- Yu JX, Qiu KN, Sun WJ, Yang T, Wu T, Song TT, Zhang J, Yao YC, Tian J (2022). A long noncoding RNA functions in high-light-induced anthocyanin accumulation in apple by activating ethylene synthesis. *Plant Physiol* **189**, 66–83.
- Yu Y, Zhou YF, Feng YZ, He H, Lian JP, Yang YW, Lei MQ, Zhang YC, Chen YQ (2020). Transcriptional landscape of pathogen-responsive lncRNAs in rice unveils the role of ALEX1 in jasmonate pathway and disease resistance. *Plant Biotechnol J* **18**, 679–690.
- Yuan ZD, Pan JH, Chen CP, Tang YL, Zhang HS, Guo J, Yang XR, Chen LF, Li CY, Zhao K, Wang Q, Yang B, Sun CH, Deng XJ, Wang PR (2022). DRB2 modulates leaf rolling by regulating accumulation of microRNAs related to leaf development in rice. *Int J Mol Sci* **23**, 11147.
- Zhang L, Liu JL, Cheng JR, Sun Q, Zhang Y, Liu JG, Li HM, Zhang Z, Wang P, Cai CW, Chu ZY, Zhang X, Yuan YL, Shi YZ, Cai YF (2022). *lncRNA7* and *lncRNA2* modulate cell wall defense genes to regulate cotton resistance to Verticillium wilt. *Plant Physiol* **189**, 264–284.
- Zhang LL, Lin T, Zhu GN, Wu B, Zhang CJ, Zhu HL (2023). LncRNAs exert indispensable roles in orchestrating the interaction among diverse noncoding RNAs and enrich the regulatory network of plant growth and its adaptive environmental stress response. *Hortic Res* **10**, uhad-234.
- Zhang N, Liu ZG, Sun SC, Liu SY, Lin JH, Peng YF, Zhang XX, Yang H, Cen X, Wu J (2020). Response of AtR8 lncRNA to salt stress and its regulation on seed germination in *Arabidopsis*. *Chin Bull Bot* **55**, 421–429. (in Chinese)
- 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 (2020). 拟南芥AtR8 lncRNA对盐胁迫响应及其对种子萌发的调节作用. *植物学报* **55**, 421–429.
- Zhang P, Dai MQ (2022). CircRNA: a rising star in plant biology. *J Genet Genomics* **49**, 1081–1092.
- Zhang P, Fan Y, Sun XP, Chen L, Terzaghi W, Bucher E, Li L, Dai MQ (2019a). A large-scale circular RNA profiling reveals universal molecular mechanisms responsive to drought stress in maize and *Arabidopsis*. *Plant J* **98**, 697–713.
- Zhang QL, Li Y, Zhang Y, Wu CB, Wang SN, Hao L, Wang SY, Li TZ (2017). Md-miR156ab and Md-miR395 target WRKY transcription factors to influence apple resistance to leaf spot disease. *Front Plant Sci* **8**, 526.
- Zhang XP, Dong J, Deng FN, Wang W, Cheng YY, Song LR, Hu MJ, Shen J, Xu QJ, Shen FF (2019b). The long non-coding RNA lncRNA973 is involved in cotton response to salt stress. *BMC Plant Biol* **19**, 459.
- Zhang XP, Shen J, Xu QJ, Dong J, Song LR, Wang W, Shen FF (2021). Long noncoding RNA lncRNA354 functions as a competing endogenous RNA of miR160b to regulate ARF genes in response to salt stress in upland cotton. *Plant Cell Environ* **44**, 3302–3321.
- Zhao XY, Li JR, Lian B, Gu HQ, Li Y, Qi YJ (2018). Global identification of *Arabidopsis* lncRNAs reveals the regulation of *MAF4* by a natural antisense RNA. *Nat Commun* **9**, 5056.
- Zheng XM, Chen YJ, Zhou YF, Shi KK, Hu X, Li DY, Ye HZ, Zhou Y, Wang K (2021). Full-length annotation with multistrategy RNA-seq uncovers transcriptional regulation of lncRNAs in cotton. *Plant Physiol* **185**, 179–195.
- Zhou BY, Luo Q, Shen YH, Wei L, Song X, Liao HQ, Ni L, Shen T, Du XL, Han JY, Jiang MY, Feng SJ, Wu G (2023a). Coordinated regulation of vegetative phase change by brassinosteroids and the age pathway in *Arabidopsis*. *Nat Commun* **14**, 2608.
- Zhou J, Yang LY, Jia CL, Shi WG, Deng SR, Luo ZB (2022). Identification and functional prediction of poplar root circRNAs involved in treatment with different forms of nitrogen. *Front Plant Sci* **13**, 941380.
- Zhou JP, Yuan MZ, Zhao YX, Quan Q, Yu D, Yang H, Tang X, Xin XH, Cai GZ, Qian Q, Qi YP, Zhang Y

- (2021a). Efficient deletion of multiple circle RNA loci by CRISPR-Cas9 reveals *Os06circ02797* as a putative sponge for *OsMIR408* in rice. *Plant Biotechnol J* **19**, 1240–1252.
- Zhou LK, Zhou Z, Jiang XM, Zheng YS, Chen X, Fu Z, Xiao GF, Zhang CY, Zhang LK, Yi YX** (2020). Absorbed plant MIR2911 in honeysuckle decoction inhibits SARS-CoV-2 replication and accelerates the negative conversion of infected patients. *Cell Discov* **6**, 54.
- Zhou R, Dong YH, Wang CX, Liu JN, Liang Q, Meng XY, Lang XY, Xu SY, Liu WJ, Zhang SH, Wang N, Yang KQ, Fang HC** (2023b). LncRNA109897-JrCCR4-JrTLP1b forms a positive feedback loop to regulate walnut resistance against anthracnose caused by *Colletotrichum gloeosporioides*. *Hortic Res* **10**, uhad086.
- Zhou R, Xu LP, Zhao LP, Wang YL, Zhao TM** (2018). Genome-wide identification of circRNAs involved in tomato fruit coloration. *Biochem Biophys Res Commun* **499**, 466–469.
- Zhou YF, Zhang YC, Sun YM, Yu Y, Lei MQ, Yang YW, Lian JP, Feng YZ, Zhang Z, Yang L, He RR, Huang JH, Cheng Y, Liu YW, Chen YQ** (2021b). The parent-of-origin lncRNA *MISSEN* regulates rice endosperm development. *Nat Commun* **12**, 6525.
- Zhu TD, Yang CW, Xie Y, Huang S, Li L** (2023). Shade-induced lncRNA *PUAR* promotes shade response by repressing *PHYA* expression. *EMBO Rep* **24**, e56105.
- Zhu YX, Jia JH, Yang L, Xia YC, Zhang HL, Jia JB, Zhou R, Nie PY, Yin JL, Ma DF, Liu LC** (2019). Identification of cucumber circular RNAs responsive to salt stress. *BMC Plant Biol* **19**, 164.
- Zou XY, Ali F, Jin SX, Li FG, Wang Z** (2022). RNA-Seq with a novel glabrous-ZM24fl reveals some key lncRNAs and the associated targets in fiber initiation of cotton. *BMC Plant Biol* **22**, 61.

Recent Advances of Non-coding RNA in Plant Growth, Development and Stress Response

Duxian Lu^{1, 2, 3, 4}, Yanyan Zhang^{1, 2, 3, 4}, Yan Liu⁵, Yanjun Li^{1, 2, 3, 4}, Xinxiu Zuo^{1, 2, 3, 4},
Jinxing Lin^{1, 2, 3, 4}, Yaning Cui^{1, 2, 3, 4*}

¹National Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²National Engineering Research Center of Tree Breeding and Ecological Restoration, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ³Key Laboratory of Bioengineering for Tree and Flower Breeding, State Forestry and Grassland Administration, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ⁴College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ⁵Natural Resources and Planning Bureau of Weishan County, Jining 277600, China

Abstract Non-coding RNA (ncRNA) is a class of RNA molecules that do not have the ability of protein coding but have a variety of biological functions, and widely exist in various organisms. With the continuous improvement of high-throughput sequencing technology, a large number of ncRNAs have been identified, and their functions and mechanisms of action are gradually being elucidated. A large number of studies have shown that ncRNAs play an important role in plant growth, development and response to stress. Although there are many reviews on the regulation of plant growth, development and stress response by a certain class of ncRNAs, it still lacks systematic and comprehensive summaries for all ncRNAs. This review first briefly introduced the classification and characterization of non-coding RNAs, followed by a focus on their roles in various stages of plant growth and development, such as seed dormancy and germination, root and leaf growth and development, flower and fruit development, fruit ripening. Furthermore, we summarized the functions and mechanisms of ncRNAs in response to stress. This review provides some theoretical references for improving varieties and improving the yield and quality of agricultural and forestry production.

Key words miRNA, circRNA, lncRNA, growth and development, stress response

Lu DX, Zhang YY, Liu Y, Li YJ, Zuo XX, Lin JX, Cui YN (2024). Recent advances of non-coding RNA in plant growth, development and stress response. *Chin Bull Bot* **59**, 709–725.

* Author for correspondence. E-mail: cuiyaning@bjfu.edu.cn

(责任编辑: 朱亚娜)

通讯作者/团队简介

崔亚宁, 北京林业大学副教授、硕士生导师。目前担任 *Journal of Plant Physiology* 和 *Advanced Biotechnology* 杂志的青年编委以及中国电子显微镜学会共聚焦专业委员会委员(秘书)等。长期从事植物逆境胁迫过程中囊泡运输的功能及蛋白活性调控机制方面的研究。以第一作者或者通讯作者在 *Molecular Plant*、*eLife*、*New Phytologist* 和 *Plant Physiology* 等国际杂志上发表SCI论文多篇。先后主持国家自然科学基金面上项目、青年项目、北京市科技新星项目、科技部高端外国专家引进计划项目, 以及博士后特别资助项目等。以第一完成人身份申请发明专利10余项。荣获中国电子显微镜学会的优秀青年学者奖和 *Science China Life Sciences* 杂志社的优秀论文奖等多项奖励, 2023年入选北京市科技新星。