

张鑫鑫,钱建财,张莉,等. 植物 miRNA 调控烟草烟碱生物合成研究进展[J]. 江苏农业科学,2026,54(15):20-26.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.15.003

植物 miRNA 调控烟草烟碱生物合成研究进展

张鑫鑫¹, 钱建财², 张莉², 黄五星¹

(1. 河南农业大学烟草学院, 河南郑州 450046; 2. 江苏中烟工业有限责任公司, 江苏南京 210015)

摘要:微小 RNA(miRNA)是一类内源性、非编码的小 RNA 分子,通过碱基互补配对切割靶 mRNA 或抑制翻译来调控植物的次生代谢过程。烟碱是烟草(*Nicotiana tabacum*)最主要的生物碱成分,在农业和医学领域有较高的应用价值,同时也是影响烟草品质的关键因素。目前烟碱合成途径的上游部分研究较为清楚,许多关键酶基因已被克隆,但 miRNA 参与烟碱生物合成的研究仍有待深入。本文简要综述了植物 miRNA 的生物合成、作用机制及 miRNA 的研究方法,并对国内外近 15 年 miRNA 参与烟碱生物合成的相关研究进行分析,重点阐述 miRNA 在烟草烟碱生物合成中的调控作用:首先,miRNA 通过靶向调控烟碱合成的关键酶基因(如 *PMT*、*QPT*、*BBL* 等)直接调控烟碱合成;其次,miRNA 可通过调控烟碱合成相关转录因子(*NAC*、*MYB*、*WRKY* 等)间接影响下游基因表达;此外,在打顶等农艺操作引发的胁迫条件下,miRNA 能动态调控烟碱合成关键基因的表达,从而影响烟碱合成。最后,本文展望了 miRNA 在该领域中的研究前景,以期为培育高产优质烟草品种提供一定的参考。

关键词:miRNA;烟草;烟碱;生物合成

中图分类号:S572.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)15-0020-06

microRNA 是一类具有调控作用的、长度为 20~24 nt 的非编码 RNA,它们可与靶 mRNA 中的互补位点相结合,通过切割靶 mRNA 或抑制翻译过程,从而在转录后水平调控基因表达^[1]。Lee 等于 1993 年在秀丽隐杆线虫中首次发现 miRNA *lin-4*,揭示它们可以调控线虫幼虫阶段性转变的基因表达^[2]。Reinhart 等于 2002 年从拟南芥中发现了植物中首个 miRNA,开启了植物 miRNA 的研究^[3]。随后,动植物有关 miRNA 被大量挖掘,植物 miRNA 参与调控多种代谢过程,包括植物生长发育、胁迫响应、信号转导、次生代谢物合成等过程^[4]。

烟碱作为烟草特有生物碱,占烟叶生物碱总量的 90% 以上,是衡量烟叶品质及卷烟质量的关键指标^[5]。作为一种重要的生物碱,烟碱在医药和农业领域具有广泛的应用价值。医学上,烟碱常用于治疗帕金森病和减轻炎症性肠病等;纯度高的烟碱还可用于制作外用药^[6]。在农业应用中,烟碱可作为

一种天然的杀虫剂成分,其杀虫机制被认为是源于对昆虫乙酰胆碱受体的刺激,使昆虫神经元持续处于兴奋状态,进而造成昆虫麻痹,严重时甚至导致死亡^[7]。因此,高烟碱烟草的培育有利于获取更多的烟碱用于生物农药的开发等。近年来,随着测序技术的发展和烟草基因组的改进,一些研究已经使用小 RNA 测序来分析烟草中的 miRNA,但烟碱合成相关 miRNA 的研究仍有待深入。本文综述 miRNA 的生物合成、作用机制及 miRNA 的研究方法,重点阐述近年来 miRNA 参与调控烟草烟碱合成的研究进展,并展望该领域今后可能的研究方向。

1 植物 miRNA 的生物合成与作用机制

1.1 miRNA 的生物合成

miRNA 的生物合成涉及复杂的生理过程,需要多种酶和功能蛋白的参与。植物细胞中 miRNA 的合成主要包括 miRNA 基因的转录、Pri-miRNA 的加工、修饰、转运以及 RNA 诱导沉默复合体(RISC)的组装,主要在细胞核和细胞质中进行^[8]。miRNA 生物合成的起始分子是初级 miRNA(pri-miRNA),它是由细胞核内的 RNA 聚合酶 II(Pol II)转录生成,Pri-miRNA 通常具有发夹结构^[9]。Pri-miRNA 在 Dicer-like1(DELL)酶和辅助蛋白如 HYL1、SE 的作用下,被加工成一个具有茎环结构的 miRNA 前

收稿日期:2025-07-03

基金项目:河南省自然科学基金(编号:252300420183);江苏中烟工业有限责任公司科技项目(编号:20220729)。

作者简介:张鑫鑫(2002—),女,河南平顶山人,硕士研究生,主要从事烟草品质生态与质量评价研究。E-mail:15037503937@163.com。

通信作者:黄五星,博士,教授,主要从事烟草品质生态与质量评价研究。E-mail:wxyhuang@henau.edu.cn。

体物,即 pre-miRNA (70 ~ 90 个碱基)。HYL1 (Hyponastic Leaves1) 是一种双链 RNA 结合蛋白,可以增强 DCL1 的切割效率和准确性;SE (Serrate) 是一种锌指蛋白,可能通过影响 pri-miRNA 的结构或与 DCL1 相互作用来调控 miRNA 的生成^[10]。随后,pre-miRNA 通过 HASTY 蛋白和 Exportin 5 从细胞核转运至细胞质,进一步被 Dicer-TRBP 复合物识别并剪切成长度为 21 nt 的 miRNA/miRNA* 双链体,其中一条链被装载到 AGO1 蛋白上形成 RNA 诱导沉默复合体 (RNA-induced silencing complex, RISC),RISC 可通过碱基互补配对识别靶 mRNA,通过抑制或降解靶 mRNA 的翻译来调节基因的表达,而另一条链 miRNA* 通常被降解。

1.2 miRNA 的作用机制

在植物中,miRNA 主要通过 2 种方式在转录后水平起作用:miRNA 直接对 mRNA 进行剪切或 miRNA 对靶 mRNA 进行翻译抑制^[11]。当 miRNA 与靶 mRNA 高度互补时,两者可通过碱基互补配对原则结合形成稳定的双链结构,AGO 蛋白可与植物体内 miRNA 相结合形成 RISC,通过互补序列配对导致 mRNA 降解或抑制,而 RISC 剪切通常发生在 miRNA 与 mRNA 互补的第 10、11 位核苷酸上^[12]。当 miRNA 与靶 mRNA 的互补程度较低时,RISC 可以通过降解新合成的多肽,或 miRNA 与 mRNA 非翻译区 (UTR) 结合,从而有效抑制基因的表达^[13]。此外,除了 mRNA 剪切和翻译抑制外,miRNA 介导的 DNA 甲基化也参与靶基因的调控过程^[14]。

2 植物 miRNA 的研究方法

2.1 miRNA 筛选

miRNA 的发现直接克隆、生物信息学预测、高通量测序等方法^[15]。直接克隆法是最早应用于 miRNA 分离的方法,最早被发现的 miRNA *let-4*,就是通过直接克隆方法得到的^[2]。直接克隆法能

够直接获得 miRNA 的序列信息,是发现新 miRNA 的有效手段,但试验过程较为繁琐,通量相对较低。随着生物信息学和分子生物学技术的进步,miRNA 的鉴定研究已成为生物学领域的热点。根据 miRNA 具有较大的序列同源性以及前体的茎环结构具有较高保守性的特性,生物信息学方法可以高效挖掘潜在的候选 miRNA^[16]。随后,高通量测序技术的出现极大地推动了 miRNA 研究,RNA-Seq 等方法能够全面解析 miRNA 表达谱,鉴定新颖的 miRNA。目前,高通量测序是鉴定植物 miRNA 高效且准确的方法之一,高通量测序技术被广泛应用于拟南芥、水稻、小麦、玉米、棉花的 miRNA 研究中^[17]。Li 等对茶树进行小 RNA 测序筛选到 272 个差异表达的 miRNA,包括 198 个保守 miRNA 和 74 个新型 miRNA,随后通过 qRT-PCR 验证 3 对 miRNA-靶基因对:miR159-*GAMYB*、miR167-*ARF*、miR396-*GRF*,证实了 miRNA 与靶基因的负调控关系^[18]。

2.2 miRNA 靶基因预测与验证

目前已开发了许多算法和程序来分析 miRNAs 与其靶位点之间的互补性,常见的 miRNA 靶基因预测软件如表 1 所示,主要包括 psRNATarget、TAPIR、PMTED、TargetScan、miRanda 等^[19]。在植物中,psRNATarge 应用最为广泛,它不仅能够预测 miRNA 的潜在靶基因,还可通过靶基因推断出相对应的 miRNA。

虽然使用生物信息学方法能够批量处理高通量测序数据结果,但由于生物信息学预测到的 miRNA 假阳性较高,必须经过试验来进一步验证;用于 miRNA 靶基因验证方法主要包括实时定量聚合酶链式反应 (quantitative real time-PCR, qRT-PCR)、cDNA 末端快速扩增 (rapid amplification of cDNA ends, RACE) 和降解组测序等^[20]。qRT-PCR 在 miRNA 研究中常用于定量检测 miRNA 及其靶基

表 1 植物 miRNA 靶基因预测软件

软件	网站	优势
psRNATarget	https://www.zhaolab.org/psRNATarget/	专为植物 miRNA 靶基因预测设计,支持多种植物物种;可预测 miRNA 与靶基因的切割位点
TAPIR	http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/tapir/	基于植物 miRNA 靶标预测算法;考虑 miRNA 与靶基因的互补性评分和结构特征
PMTED	http://pmted.agrinome.org	试验验证靶标、功能注释整合
TargetScan	http://www.targetscan.org/	预测动物靶基因、保守性分析、翻译抑制预测
miRanda	http://www.microrna.org/	适用范围广,检出率高

因表达水平^[21]。RNA 连接酶介导的 cDNA 末端快速扩增(RLM - RACE)不仅能验证 miRNA 对靶基因的切割作用,还可精准定位 miRNA 的切割位点^[15],Llave 等依据植物 miRNA 剪切靶基因这一特性,利用改进的 RLM - RACE 技术,成功对植物 miRNA 的靶基因进行了验证^[22]。降解组测序也称为平行末端分析技术(parallel analysis of RNA ends, PARE),其原理与 5'RLM - RACE 相近。利用降解组测序,可发现所有被剪切的 mRNA 序列。孔雷等利用高通量测序和降解组测序技术,对茶树 miRNA 进行鉴定,同时对茶树 miR164a 及其靶基因 *NAC1* 进行分析,发现茶树 miR164a 及其靶基因 *CsNAC1* 可能参与茶树生长及抗逆过程^[23]。范菠菠利用 RNA 测序和降解组测序,鉴定分析了蒙古冰草抗旱相关 miRNA 及其靶基因^[24]。上述靶基因验证方法均具有各自的优势与局限性,为确保试验结果的准确,一般会选择 2 种甚至 3 种方法来共同开展试验验证。

2.3 miRNA 功能研究

由表 2 可见,植物 miRNA 功能验证主要采用过表达、短片段串联模拟靶标技术(STTM)、CRISPR/

Cas9、RNA 干扰(RNAi)、人工 miRNA(artificial miRNA,amiRNA)等方式^[25]。miRNA 过表达方法是通过表达载体或 miRNA 模拟物使细胞中 miRNA 过度表达,再利用 mRNA 微阵列或 RNA 测序高通量分析基因表达变化,以评估靶基因表达。STTM 通过在植物细胞内表达含多个重复 miRNA 靶序列的基因片段,这些片段会竞争性结合内源 miRNA,降低其与天然靶基因的结合,导致靶基因表达水平升高,进而可通过观察植物表型变化而验证 miRNA 功能。STTM 技术已广泛应用于拟南芥、大豆、小麦、番茄等作物中^[26]。CRISPR/Cas9 是被设计用于编辑植物基因组的一类核酸酶,它可以通过插入或删除前体 miRNA 中的 indel 来阻止 miRNA 的生物合成^[27]。CRISPR/Cas9 的出现使 miRNA 的敲除易于进行,并且具有阐明 miRNA 功能的潜力。彭廷等利用 CRISPR/Cas9 技术构建水稻 miR1866 的突变体,探讨了 miR1866 在水稻生长发育中的功能^[28]。杨江伟等利用 amiRNA 技术对马铃薯根系成熟过程表达最为显著的 *StIAA22* 进行功能研究,发现 *StIAA22* 在调节马铃薯根系形态建成中起关键作用^[29]。

表 2 植物 miRNA 功能研究方法

方法	优点	缺点
过表达	操作简单,适用于低表达或功能冗余 miRNA	表达量过高可能产生非生理性效应,影响植物生长
STTM	特异性抑制 miRNA 家族;转化植株表型稳定	载体构建复杂,可能存在脱靶效应
CRISPR/Cas9	精准敲除 miRNA 前体或编码基因	技术要求高,载体构建复杂
RNAi	高效沉默目标 miRNA;载体易构建	脱靶风险高;沉默效果有时效性
人工 miRNA	特异性强,对植物毒性低,表达稳定	序列设计繁琐,可能存在脱靶效应

3 烟草烟碱合成相关 miRNA 研究文献分析

2025 年 4 月 15 日,以烟碱合成相关 miRNA 为主题,以烟草、miRNA、烟碱合成、靶基因等为检索关键词,在 CNKI 核心数据库和 WOSTM 核心合集数据库进行综合搜索,基于文献是否为“烟碱合成相关 miRNA”相关内容的筛选标准。首先基于数据库进行关键词搜索,再根据筛选标准审阅文献,最后手动检查以确保数据的准确性和相关性,并在过程中详细记录数据提取和分析方法,以及数据收集和分析过程中可能遇到的限制和偏差,以确保研究结果的可靠性和有效性。通过文献名、文献发表年份、作者等进行分析,发现符合要求的第 1 篇文献是 2012 年,故年限为 2012—2021 年。近年来烟草烟

碱合成相关 miRNA 研究文献汇总如表 3 所示。

3.1 miRNA 对烟碱生物合成相关结构基因的调控

烟碱是烟草中最重要的生物碱,烟碱的生物合成基本由 3 个步骤完成,分别是吡啶环途径、吡咯环途径及两环的结合^[30];两环在根部细胞质中结合形成烟碱,经木质部转运至叶肉细胞,最终储存于液泡中^[31]。近年来,高通量测序技术的发展极大地促进了植物 miRNA 的研究进展。通过高通量测序技术和生物信息学分析方法,筛选到多个参与烟碱生物合成的 miRNA,这些 miRNA 能够通过作用于烟碱合成途径中的关键基因或转录因子,直接或间接地调控烟叶的烟碱含量。

3.1.1 吡啶环合成途径 吡啶环的合成起始于天冬氨酸,在天冬氨酸氧化酶(aspartate oxidase, AO)

表 3 烟碱合成相关 miRNA 文献汇总

序号	作者	标题	发表年份	被引频次	来源期刊
1	Fangfang Li	Regulation of nicotine biosynthesis by an endogenous target mimicry of microRNA in tobacco	2015	69	Plant Physiology
2	Yunpeng Fu	NtNAC - R1, a novel NAC transcription factor gene in tobacco roots, responds to mechanical damage of shoot meristem	2013	30	Plant Physiology and Biochemistry
3	Yuancheng Qi	Comprehensive analysis of differential genes and miRNA profiles for discovery of topping - responsive genes in flue - cured tobacco roots	2012	29	The FEBS Journal
4	Xi Chen	A transcriptomic profile of topping responsive non - coding RNAs in tobacco roots (<i>Nicotiana tabacum</i>)	2019	19	BMC Genomics
5	李珂	根系响应烟株打顶对烟碱生物合成的影响	2014	15	河南农业大学
6	Jingjing Jin	Degradome, small RNAs and transcriptome sequencing of a high - nicotine cultivated tobacco uncovers miRNA's function in nicotine biosynthesis	2020	14	Scientific Reports
7	许亚龙	烟草烟碱相关 miRNA 筛选及验证	2021	5	烟草科技

催化下,天冬氨酸形成 α - 亚氨基琥珀酸^[32]。 α - 亚氨基琥珀酸在喹啉酸合成酶 (quinolinate synthase, QS) 的作用下和 3 - 磷酸甘油醛缩合形成喹啉酸,继而喹啉酸在喹啉酸核糖转移酶 (quinolinate phosphoribosyl transferase, QPT) 作用下生成烟酸单核苷酸肽 (NaMN)^[33],随后转化为烟酰胺腺嘌呤二核苷酸 (NAD),最后经过吡啶核苷酸循环途径合成烟碱^[34]。

QPT 是烟碱生物合成的吡啶核苷酸循环中的限速酶,烟草基因组中存在 2 个高度同源的 *QPT* 基因 (*QPT1*、*QPT2*),其核苷酸序列相似性高达 94%^[35]。先前研究表明,通过 RNAi 抑制 *QPT2* 表达导致根部喹啉酸积累,烟碱含量下降 40% ~ 60%,这证实了 *QPT2* 在烟碱合成途径中的核心调控作用,而 *QPT1* 的组成型表达模式对茉莉酸信号或机械损伤没有反应,暗示该基因可能不参与烟碱合成途径的调控^[36]。Li 等鉴定到 nta - miRX17、nta - miRX27 分别靶向烟碱合成限速酶基因 *QPT1*、*QPT2*,而长链非编码 RNA nta - eTMX27 可竞争性结合 miRX27,解除其对 *QPT2* 的抑制,进而影响烟草中的烟碱含量^[37]。Jin 等对高烟碱栽培烟草进行降解组、小 RNA、转录组测序,鉴定到烟碱生物合成途径中部分 miRNA 及其相应的靶标,如 nov - miR1170 靶向 QPT 等^[38]。许亚龙等对红花大金元中打顶前后差异表达的 miRNAs 进行靶标预测,鉴定到 miR2635 靶向 *QPT2*,随后构建 miR2635 的过表达转基因株系对其进行验证,发现在 miR2635 高表达株系中,靶基因 *NtQPT2* 下降了 48% ~ 67%,miR2635 的表达量和靶基因的表达量呈明显负相关^[39]。

3.1.2 吡咯环合成途径 吡咯环生物合成的第 1 步可以直接由精氨酸在精氨酸脱羧酶 (arginine

decarboxylase, ADC) 的作用下脱去羧基形成腐胺,或者鸟氨酸在鸟氨酸脱羧酶 (ornithine decarboxylase, ODC) 作用下脱去羧基后间接转化而成^[40]。腐胺在 *N* - 甲基腐胺转移酶 (putrescine *N* - methyltransferase, PMT) 作用下,被 *S* - 腺苷甲硫氨酸 (*S* - adenosylmethionine, SAM) 甲基化生成 *N* - 甲基腐胺;*N* - 甲基腐胺进一步被 *N* - 甲基腐胺氧化酶 (*N* - methylputrescine oxidase, MPO) 催化形成 4 - 甲氨基丁醚,随后自身环化形成烟碱前体物 *N* - 甲基 - Δ^1 - 吡咯啉阳离子^[41]。最后,小檗碱桥接酶家族成员 (berberine bridge enzyme - like, BBL)、异黄酮还原酶 (isoflavone reductase - like protein, A622) 参与吡啶和吡咯烷环的缩合步骤,最终形成烟碱^[42]。

先前大量研究表明,PMT 是吡咯烷分支中的关键限速酶^[43]。在烟草中鉴定到的 5 个 PMT 家族成员均受到茉莉酸、损伤、打顶处理的诱导^[44],烟草根部 NtPMT 的表达与烟碱含量呈正相关^[45]。Li 等研究发现,nta - miRX13 靶向烟碱合成关键基因 *PMT2*,然而打顶似乎对 nta - miRX13 及其靶标 *PMT2* 的表达均没有影响,说明 nta - miRX13 的表达可能受特定转录因子或信号通路的调控^[37]。Jin 等通过比较高低烟碱品种烟草根部差异表达的 miRNA,构建已知尼古丁生物合成基因的 miRNA - mRNA 共表达网络,对 nov - miR902 - PMT 等 3 对 miRNA - mRNA 靶标使用瞬时表达平台在烟草中进行验证,证实了网络构建的可靠性^[38]。

3.2 miRNA 靶向转录因子间接调节烟碱生物合成

到目前为止,研究中已确定的参与烟碱生物合成调控的转录因子超过 10 个,这些转录因子主要包括 AP2/ERF、JAZ、MYB、WRKY、bHLH 家族等^[46],它们在调节烟碱生物合成中发挥不同的作用。

在烟草 K326 中, Qi 等通过结合抑制性消减杂交 (SSH) 与 miRNA 深度测序技术, 揭示 NAC、MYB、WRKY 转录因子分别是 nta - miR164a、nta - miR159、nta - miR167d* 的切割靶标^[47]。研究表明, 打顶会诱导 miR164 下调, 进而导致其靶基因 *NtNAC - RI* 的上调, *NtNAC - RI* 是烟草特有的一种 NAC 结构域转录因子, 这种反向调控关系被证明可以增强侧根形成和烟碱的生物合成, 并通过转基因操作研究得到验证^[48]。Li 等研究提出, miRX19 靶向 *NAC_148*, 结果显示打顶处理后 *NAC_148* 的表达显著降低, 这很可能是由 nta - miRX19 的表达上调所引起^[37]。在过表达 *NtWRKY - RI* 的转基因烟草中, 烟碱合成的关键酶基因 *NtPMT* 的表达显著降低, 推测 *NtWRKY - RI* 可能直接通过结合 *NtPMT* 的启动子, 抑制其转录, 进而负调控 *NtPMT* 的表达, 最终降低烟草的烟碱含量^[49]。

3.3 miRNA 调控烟碱生物合成的其他方式

miRNA 还可以通过其他方式间接参与烟碱的生物合成。烟碱的生物合成受生态环境、栽培技术、外源物质等因素的影响, 其中打顶作为提高产量、降低养分损失的一项重要措施, 可使烟叶烟碱含量增加^[50]。

很多学者对打顶响应的 miRNA 进行了研究。王茂通过分析打顶前后烟草根部 miRNA 的差异表达谱, 筛选出 56 条候选 miRNA, 并对其二级结构进行预测分析, 为后续烟草新 miRNA 的发掘提供了参考依据^[51]。Guo 等确定了 4 个 miRNA 家族响应打顶处理^[52]。Qi 等通过高通量测序技术鉴定出 15 种响应打顶的 miRNA, 并预测了它们的靶基因, 推测其可能参与调控烟碱代谢关键酶的表达^[47]。类似地, Tang 等在根组织中也筛选到 15 个响应打顶处理的 miRNA^[53]。杨惠娟等比较了打顶前后烟草叶片 miRNA 的表达谱, 筛选出在不同时期叶片中差异表达的 7 个 miRNA, 除 miR394 功能未知外, 其余均与植物抗逆胁迫相关, 暗示打顶可能通过调控抗逆相关基因间接影响烟碱合成^[54]。李珂通过对烟草打顶前后 miRNA 高通量测序文库的分析, 筛选出 10 个测序 reads 差异倍数较大的 miRNA, 明确它们可以响应打顶处理^[55]。然而, 上述研究中鉴定的打顶响应 miRNA 种类存在差异, 这可能与烟草品种、组织类型以及试验条件的不同有关。此外, 对这些 miRNA 如何精确调控烟碱合成的机制研究还相对较少。

4 总结与展望

随着高通量测序技术和生物信息学分析的快速发展, miRNA 研究在植物次生代谢调控领域取得了突破性进展。与其他作物相比, 有关烟草的 miRNA 研究较少, 已证实功能及调控机制的烟草 miRNA 更少, 尽管高通量测序和生物信息学分析已经鉴定出多个调控烟碱合成的候选 miRNA, 但相关 miRNA 的研究较多集中于挖掘新的 miRNA, 大部分 miRNA 的功能仍处于未知状态。未来研究可从加强对 miRNA 的鉴定和靶基因功能预测、深化调控机制、强化多组学整合与技术创新等多方面进行, 对深入解析 miRNA 介导的烟碱合成调控网络并为烟草品质改良提供新的策略。

参考文献:

- [1] 段 珊, 窦玲玲, 程帅帅, 等. ghr - miR160 负调控棉花叶片衰老机理研究[J]. 棉花学报, 2018, 30(2): 111 - 118.
- [2] Lee R C, Feinbaum R L, Ambros V. The *C. elegans* heterochronic gene *lin - 4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin - 14* [J]. Cell, 1993, 75(5): 843 - 854.
- [3] Reinhart B J, Weinstein E G, Rhoades M W, et al. MicroRNAs in plants [J]. Genes & Development, 2002, 16(13): 1616 - 1626.
- [4] 姚思源, 孔祥莹, 祁 平, 等. 根瘤菌侵染早期大豆差异表达 miRNA 的挖掘及调控分析[J]. 大豆科学, 2025, 44(3): 1 - 10.
- [5] 杨再军, 张 丽, 张福强, 等. 基于 VIGS 技术的烤烟烟碱调控及对烟碱含量的影响[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(6): 61 - 67.
- [6] 莫泽君. 烟碱杂种优势的差异蛋白质组学分析[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020: 9 - 15.
- [7] Baldwin I T, Halitschke R, Kessler A, et al. Merging molecular and ecological approaches in plant - insect interactions [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2001, 4(4): 351 - 358.
- [8] Song X W, Li Y, Cao X F, et al. MicroRNAs and their regulatory roles in plant - environment interactions [J]. Annual Review of Plant Biology, 2019, 70: 489 - 525.
- [9] Fan G Q, Li X Y, Deng M J, et al. Comparative analysis and identification of miRNAs and their target genes responsive to salt stress in diploid and tetraploid *Paulownia fortunei* seedlings [J]. PLoS One, 2016, 11(2): e0149617.
- [10] Li H W, Guo Z Y, Xu M W, et al. Molecular mechanism of miRNA mediated biosynthesis of secondary metabolites in medicinal plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024, 208: 108524.
- [11] Yang X, Dong W G, Ren W Q, et al. Cytoplasmic HYL1 modulates miRNA - mediated translational repression [J]. The Plant Cell, 2021, 33(6): 1980 - 1996.
- [12] 李法君. 降解组测序技术及其研究进展[J]. 生物学教学, 2017, 42(4): 2 - 4.
- [13] Sunkar R, Zhu J K. Novel and stress - regulated microRNAs and

- other small RNAs from *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16 (8): 2001 – 2019.
- [14] 宋显伟, 唐善杰, 曹晓凤. 表观遗传调控与作物育种[J]. *中国农业科技导报*, 2022, 24 (12): 33 – 38.
- [15] 郑小宇, 陈敏, 李航, 等. 植物 miRNA 研究方法与应用植物 miRNA 研究进展[J]. *药学学报*, 2021, 56 (12): 3460 – 3472.
- [16] 李媛媛, 程震龙, 孙野青. 生物芯片技术及其在后基因组学研究中的应用[J]. *生物信息学*, 2007, 5 (1): 37 – 40.
- [17] 董章辉, 朱青竹, 赵丽芬, 等. 高通量测序技术对早熟棉中 miRNA 的鉴定与分析[J]. *华北农学报*, 2019, 34 (增刊 1): 15 – 21.
- [18] Li H, Lin Q Q, Yan M L, et al. Relationship between secondary metabolism and miRNA for important flavor compounds in different tissues of tea plant (*Camellia sinensis*) as revealed by genome – wide miRNA analysis [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69 (6): 2001 – 2012.
- [19] 朱凤洁, 刘娟, 俞年军, 等. 药用植物 miRNA 调控次生代谢的研究进展[J]. *生命的化学*, 2017, 37 (6): 1056 – 1064.
- [20] 朱智威, 张璐翔, 张艺洁, 等. 烟草 microRNA 调控胁迫应答及生长发育的研究进展[J]. *农业生物技术学报*, 2019, 27 (2): 337 – 347.
- [21] 彭瞰看, 田宇, 杨宁, 等. 冬小麦东农冬麦 1 号 miR5049 – 3p 和 miR1120a 前体与靶基因的克隆及低温和 ABA 作用下的表达调控[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38 (6): 641 – 648.
- [22] Llave C, Xie Z X, Kasschau K D, et al. Cleavage of Scarecrow – like mRNA targets directed by a class of *Arabidopsis* miRNA [J]. *Science*, 2002, 297 (5589): 2053 – 2056.
- [23] 孔雷, 朱向向, 王屹玮, 等. 茶树 miR164a 及其靶基因的鉴定与表达分析[J]. *茶叶科学*, 2018, 38 (6): 547 – 558.
- [24] 范波波. 蒙古冰草抗旱相关 microRNA 及其靶基因鉴定与功能分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023: 26 – 85.
- [25] 姚利晓, 何永睿, 陈善春. microRNA 参与柑橘生长发育和抗逆的研究进展[J]. *园艺学报*, 2020, 47 (5): 995 – 1008.
- [26] 罗红玉, 杨江伟, 冯亚, 等. STTM 技术沉默马铃薯 *Stu – miR156* 对其侧根发育的影响[J]. *园艺学报*, 2021, 48 (3): 531 – 538.
- [27] Alok A, Sandhya D, Jogam P, et al. The rise of the CRISPR/Cpf1 system for efficient genome editing in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 264.
- [28] 彭廷, 金玉蔓, 赵亚帆, 等. 基于 CRISPR/Cas9 技术的水稻 miR1866 突变体构建[J]. *分子植物育种*, 2021, 19 (6): 1902 – 1909.
- [29] 杨江伟, 段小琴, 张飞燕, 等. 利用人工 miRNA 沉默 *StIAA22* 对马铃薯根系构型的影响[J]. *园艺学报*, 2023, 50 (10): 2091 – 2103.
- [30] Dewey R E, Xie J H. Molecular genetics of alkaloid biosynthesis in *Nicotiana tabacum* [J]. *Phytochemistry*, 2013, 94: 10 – 27.
- [31] 田宗林, 喻奇伟, 姜超英, 等. 生态环境和打顶对烟叶烟碱含量杂种优势的影响[J]. *种子*, 2021, 40 (7): 104 – 109.
- [32] 高逸飞, 李波, 郑聪, 等. 烟草烟碱代谢相关基因表达分析[J]. *江苏农业科学*, 2025, 53 (2): 23 – 34.
- [33] 郭佳毅. 烟草 *NiPMT1* 启动子 G – box 元件对烟草烟碱合成、生长及质量的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2024: 10 – 13.
- [34] 高玉龙, 赵璐, 王丙武, 等. 突变 *NiJAZ1* 基因获得高烟碱烤烟新材料[J]. *作物杂志*, 2025 (1): 83 – 88.
- [35] Shoji T, Hashimoto T. Recruitment of a duplicated primary metabolism gene into the nicotine biosynthesis regulon in tobacco [J]. *The Plant Journal*, 2011, 67 (6): 949 – 959.
- [36] Khan S, Pandey S S, Jyotshna, et al. Cloning and functional characterization of quinolinic acid phosphoribosyl transferase (QPT) gene of *Nicotiana tabacum* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, 160 (3): 253 – 265.
- [37] Li F F, Wang W D, Zhao N, et al. Regulation of nicotine biosynthesis by an endogenous target mimicry of microRNA in tobacco [J]. *Plant Physiology*, 2015, 169 (2): 1062 – 1071.
- [38] Jin J J, Xu Y L, Lu P, et al. Degradome, small RNAs and transcriptome sequencing of a high – nicotine cultivated tobacco uncovers miRNA's function in nicotine biosynthesis [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 11751.
- [39] 许亚龙, 陈千思, 谢小东, 等. 烟草烟碱相关 miRNA 筛选及验证[J]. *烟草科技*, 2021, 54 (2): 10 – 17.
- [40] 金云峰, 李军营, 张建波, 等. 烟草烟碱代谢的生化 and 分子机制及其调控[J]. *基因组学与应用生物学*, 2015, 34 (4): 882 – 891.
- [41] 李文正, 宋中邦, 高玉龙, 等. 烟碱合成分子调控研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2013, 41 (14): 6149 – 6151.
- [42] 刘化冰, 王辉, 张仲文, 等. 低烟碱‘云 87’遗传材料创制及其转录组与代谢组分析[J/OL]. *分子植物育种*, 2024: 1 – 11 (2024 – 12 – 27) [2025 – 08 – 18]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20241226.1457.003>.
- [43] 孙鑫, 尹鹏嘉, 文柳璿, 等. 烟草 *PMT* 基因单核苷酸多态性与烟碱含量变异的研究[J]. *分子植物育种*, 2017, 15 (7): 2725 – 2729.
- [44] 刘晓宇. 蛋白磷酸酶 PP2C2b、MKP1 和蛋白激酶 MPK4 调控烟草烟碱生物合成的研究[D]. 晋中: 山西农业大学, 2020: 10 – 13.
- [45] 尹鹏嘉, 周世奇, 任民, 等. 烤烟苗期烟碱含量与其代谢基因的相关性分析[J]. *分子植物育种*, 2018, 16 (20): 6753 – 6760.
- [46] 李寒, 蔡凯, 高维常, 等. 基于水杨酸和茉莉酸拮抗作用的烟碱合成调节研究[J]. *农业生物技术学报*, 2023, 31 (8): 1595 – 1609.
- [47] Qi Y C, Guo H X, Li K, et al. Comprehensive analysis of differential genes and miRNA profiles for discovery of topping – responsive genes in flue – cured tobacco roots [J]. *The FEBS Journal*, 2012, 279 (6): 1054 – 1070.
- [48] Fu Y P, Guo H X, Cheng Z P, et al. *NtNAC – R1*, a novel NAC transcription factor gene in tobacco roots, responds to mechanical damage of shoot meristem [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 69: 74 – 81.
- [49] 王明阳. *NtWRKY – R1* 介导烟株打顶伤害信号途径的研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2013: 14 – 34.
- [50] 宗毅, 吴文信, 李思军, 等. 打顶时间和方式对烤烟生长和物质积累及株型的影响[J]. *中南农业科技*, 2025, 46 (1): 41 – 48.
- [51] 王茂. 打顶前后烟草 miRNA 表达谱的生物信息学分析及靶

赵 晴,梁 浩,王宝驹,等. 影响蔬菜下胚轴伸长的因素及防控措施综述[J]. 江苏农业科学,2026,54(15):26-33.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.15.004

影响蔬菜下胚轴伸长的因素及防控措施综述

赵 晴^{1,2,3}, 梁 浩^{2,3}, 王宝驹^{2,3}, 季延海^{2,3}, 刘 欢^{2,3}, 胡丽萍^{2,3}, 李楠洋¹

(1. 河北工程大学园林与生态工程学院,河北邯郸 056038; 2. 北京市农林科学院蔬菜研究所,北京 100097;

3. 农业农村部华北都市农业重点实验室,北京 100097)

摘要:蔬菜作为重要的经济作物,在农业生产中具有重要作用,其产量和品质直接受幼苗质量影响。生产中,蔬菜育苗常因季节和地域限制,出现下胚轴过度伸长的现象,进而影响蔬菜幼苗质量,并最终导致蔬菜作物产量和品质的降低。蔬菜下胚轴伸长受内源激素和外部环境共同调控。促进伸长的激素包括生长素、赤霉素和油菜素内酯,抑制蔬菜下胚轴伸长的激素有茉莉酸、脱落酸和独脚金内酯;而乙烯具有双重作用。环境因素中,高温、弱光和红光促进下胚轴伸长,而蓝光则会抑制下胚轴伸长。为防止蔬菜下胚轴过度伸长,在生产中主要通过化学调控、环境控制、物理刺激等防治措施进行防控。本文围绕蔬菜下胚轴伸长现象,系统综述了影响蔬菜下胚轴伸长的关键因素及主要防控策略,旨在为蔬菜育苗的实际生产提供参考。

关键词:蔬菜;徒长;下胚轴伸长;激素;环境

中图分类号:S630.4 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)15-0026-08

蔬菜作为人体必需的维生素与矿物质主要来源,在全球农作物种植方面占有重要地位,也是我国种植业中的重要农作物组成部分^[1]。我国蔬菜产业经过多年发展,已成为全球最大的生产国和消费国。在过去的 40 年里我国蔬菜产量大幅增加,蔬菜总种植面积从 1978 年的 333 万 hm^2 增加至 2020 年的 2 149 万 hm^2 ,分别占全国农作物播种总面积的 2.2% 和 12.8%^[2]。

蔬菜幼苗质量直接影响到蔬菜的产量与品质,因此防止蔬菜幼苗徒长和培育蔬菜壮苗是现阶段蔬菜育苗的重点。在实际生产应用中,会受到季节地区的限制,遭遇到高温、高湿、弱光等环境条件。

在这个过程中极易出现蔬菜幼苗徒长现象,幼苗徒长不仅会影响蔬菜后期的生长,对蔬菜的产量也会造成影响,故减少蔬菜徒长、培育蔬菜壮苗是蔬菜育苗高产的基础^[3]。

蔬菜徒长是蔬菜幼苗生长过程中茎叶发育过旺的现象,主要是由于蔬菜纵向加速生长。蔬菜徒长苗主要表现为株高显著高于正常幼苗。徒长苗株高的变化主要是由下胚轴长度变化引起的,因此减少蔬菜幼苗徒长的关键就是减少下胚轴过度伸长^[4]。本文对蔬菜下胚轴伸长的影响因素及相关防控措施进行了概述,旨在为蔬菜育苗生产应用提供参考。

1 下胚轴的概述

下胚轴(hypocotyl)是蔬菜胚的一部分,连接着植物的子叶和根,是蔬菜生长发育中水、养分、信号分子运输的重要通道。而下胚轴伸长是植物早期生长发育的一个重要阶段,具有维持蔬菜幼苗早期发育与生长、维持蔬菜幼苗的结构稳定等功能,受

收稿日期:2025-05-21

基金项目:北京市乡村振兴农业科技项目(编号:NY2401080000)。

作者简介:赵 晴(2001—),女,河南鹤壁人,硕士研究生,研究方向设施园艺栽培。E-mail:2442633812@qq.com。

通信作者:李楠洋,博士,讲师,研究方向设施园艺,E-mail:linanyang130430@126.com;胡丽萍,博士,副研究员,主要从事设施蔬菜栽培生理与环境调控研究,E-mail:huliping@nercv.org。

基因的电子克隆[D]. 郑州:河南农业大学,2010:16-39.

[52]Guo Y S, Liu H H, Yang Z X, et al. Identification and characterization of miRNAome in tobacco (*Nicotiana tabacum*) by deep sequencing combined with microarray[J]. Gene, 2012, 501(1):24-32.

[53]Tang S, Wang Y, Li Z F, et al. Identification of wounding and

topping responsive small RNAs in tobacco (*Nicotiana tabacum*) [J]. BMC Plant Biology, 2012, 12(1):28.

[54]杨惠娟,王 景,王红丽,等. 打顶前后烤烟叶片 microRNAs 表达差异的研究[J]. 中国烟草学报, 2014, 20(5):110-115.

[55]李 珂. 根系响应烟株打顶对烟碱生物合成的影响[D]. 郑州:河南农业大学,2012:13-37.