



雷琳玥, 赵红霞, 苏松坤, 刘芳. lncRNA在蜜蜂领域的研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2026, 48 (2): 445-452. LEI Lin-Yue, ZHAO Hong-Xia, SU Song-Kun, LIU Fang. Research progress of lncRNA in honey bee [J]. Journal of Environmental Entomology, 2026, 48 (2): 445-452.

lncRNA在蜜蜂领域的研究进展

雷琳玥^{1,2}, 赵红霞², 苏松坤³, 刘芳^{2*}

(1. 福建农林大学动物科学学院, 福州 350002; 2. 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室, 广州 510275; 3. 福建农林大学蜂学与生物医药学院, 福州 350002)

摘要: 为全面了解长链非编码RNA (Long non-coding RNA, lncRNA) 目前在蜜蜂领域的研究现状, 以期为进一步探究蜜蜂lncRNA的作用机制提供借鉴和参考。本文结合目前所有蜜蜂lncRNA研究报道, 将其研究方向和成果进行整理汇总。目前蜜蜂lncRNA的研究主要集中在以下五个方面: 蜜蜂劳动分工、级型分化、生殖、免疫防御以及生长发育等调控。基于以上综述, 明确lncRNA在蜜蜂领域存在重要的功能, 而其作用机制有待进一步挖掘。

关键词: 蜜蜂; 长链非编码RNA; 劳动分工; 级型分化; 生殖

中图分类号: Q968.1

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2026) 02-0445-08

Research progress of lncRNA in honey bee

LEI Lin-Yue^{1,2}, ZHAO Hong-Xia², SU Song-Kun³, LIU Fang^{2*} (1. College of Animal Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangdong Public Laboratory for Wildlife Protection and Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510275, China; 3. College of Bee Science and Biomedicine, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: To comprehensively summarize the current research progress on long non-coding RNAs (lncRNAs) in honey bees, with the aim of providing insights for further investigations into their regulatory mechanisms, this review compiles and organizes all published studies on honeybee lncRNAs, summarizing their research directions and major findings on honey bees. We found that current research on honey bee lncRNAs mainly focuses on five areas: regulation of division of labor, caste differentiation, reproduction, immune defense, and growth and development. Based on the literature review, it is clear that lncRNAs play important roles in various biological processes in honey bees, while their underlying regulatory

Key words: Honey bee; long non-coding RNA; division of labor; caste differentiation; reproduction

非编码RNA (Non-coding RNA, ncRNA) 是基因组转录产生的一类RNA分子, 不直接参与蛋白质的编码, 而是在基因表达调控、维持基因组稳定性、细胞发育以及疾病发生等过程中发挥重要作用 (Eddy, 2001; Georgoulis *et al.*, 2023)。

据研究, ncRNA根据其长度可以分为长度小于200核苷酸的小非编码RNA (Small ncRNA, sncRNA) 和长度大于200核苷酸的lncRNA, 二者相较之下, 长度大于200核苷酸的lncRNA占非编码RNA的大多数 (Li *et al.*, 2023)。

基金项目: 广东省基础与应用基础研究基金 (2023A1515030072); 广州市科技计划项目 (2024E04J0904); 国家科技部高端外国专家引进计划项目 (G2023030044L); 国家蜂产业技术体系 (CARS-44)

作者简介: 雷琳玥, 女, 硕士研究生, 研究方向为蜜蜂行为学与分子生物学, E-mail: 2437001810@qq.com

*通讯作者 Author for correspondence: 刘芳, 女, 博士, 副研究员, 研究方向为蜜蜂行为学与分子生物学, E-mail: liufang@giz.gd.cn

收稿日期 Received: 2024-11-19; 修回日期 Revision received: 2025-01-19; 接受日期 Accepted: 2025-01-20

早期 lncRNA 的研究主要集中于人与小鼠等哺乳动物身上, 第一个在哺乳动物中发现的 lncRNA 是 *H19*, 自发现以来, *H19* 的研究逐渐扩展, 揭示了其在胚胎发育、个体发育、肿瘤发生、干细胞定向分化及代谢等过程中发挥调控作用 (Liao *et al.*, 2023)。昆虫 lncRNA 的研究主要体现在模式生物黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*, *roX1* 被认为是第一个在昆虫中发现的 lncRNA, *roX1* 与其同源的 *roX2* 一起作为剂量补偿复合物的组成部分, 通过调节 X 染色体上基因的转录活性, 确保雄性果蝇中 X 染色体基因的表达与雌性相当 (Meller *et al.*, 1992)。蜜蜂领域 lncRNA 的研究起步较晚。*Ks-1* 是在蜜蜂中首次发现的 lncRNA, 其在蜜蜂的脑部高表达, 表达位置与蘑菇体外源性神经元的胞体存在的区域相吻合。此外, *Ks-1* 还通过在细胞核中的局部作用调控蜜蜂大脑的神经功能 (Sawata *et al.*, 2002)。因此本文简要介绍 lncRNA 的分类与作用机制, 概述 lncRNA 对蜜蜂劳动分工、级型分化、生殖、免疫防御以及生长发育等调控作用, 旨在为研究蜜蜂 lncRNA 提供理论参考。

1 lncRNA 简介

lncRNA 通常由 RNA 聚合酶 II 转录而成, 具有与 mRNA 相似的结构特征, 如 5' 端的甲基化鸟苷酸帽和 3' 端的多聚腺苷酸尾 (Yokoyama *et al.*, 2024)。初期它被认为是噪声, 后期的深入研究表明 lncRNA 在基因表达调控与表观遗传学等多种生物学过程中发挥着重要作用 (Ponting *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2024)。

根据 lncRNA 的基因组定位特征, 可分为三大主要类型 (Zhao *et al.*, 2024)。第一类为内含子型 lncRNA (Intronic lncRNA), 主要来源于蛋白质编码基因的内含子区域 (Laurent *et al.*, 2015)。例如, lncRNA *FTO-IT 1* 是 *FTO* 基因内含子区转录产物, 在肝细胞性肝癌 (Hepatocellular carcinoma, HCC) 细胞中高表达, 与 HCC 细胞的增殖和糖酵解相关, 并通过促进糖酵解参与 HCC 的恶性进展 (Wang *et al.*, 2023)。第二类为正义 lncRNA (Sense lncRNA) 与反义 lncRNA (Antisense lncRNA), 分别源自蛋白质编码基因的正义链和反

义链 (Kung *et al.*, 2013)。以反义 lncRNA 为例, 神经胶质瘤组织中反义 lncRNA *CHROMR* 的基因表达水平显著高于健康脑组织, 表明 *CHROMR* 与胶质瘤患者生存预后之间存在联系 (Širvinskis *et al.*, 2023)。第三类为基因间 lncRNA (Long intergenic noncoding RNA, lincRNA), 转录自两个蛋白质编码基因之间的非编码区域 (Liu *et al.*, 2015)。例如, lincRNA *JUNI* 与双特异性磷酸酶 14 的拮抗作用有助于诱导 *JUNI* 邻近基因 *c-Jun* 的表达, 还增加了细胞在紫外线暴露下的存活率, 使细胞对紫外线辐射的抗性得以提升 (Kumar *et al.*, 2024)。

2 lncRNA 作用机制

lncRNA 在基因调控中发挥多重作用, 主要包括表观遗传调控、转录水平调控及转录后调控 (Zhang *et al.*, 2024)。在表观遗传调控方面, lncRNA 通过剂量补偿效应和基因组印记等方式调控基因表达, 例如 lncRNA *H19* 通过招募甲基-CpG 结合结构域蛋白 1M 来沉默 *Igf2*、*Peg1* 以及 *Slc38a4* 这 3 个印记基因 (Monnier *et al.*, 2013)。在转录水平上, lncRNA 通过与转录因子相互作用或是与蛋白质结合成复合物影响基因的转录过程。如肺腺癌细胞通过选择性剪接产生 lncRNA *PD-L1-lnc*, *PD-L1-lnc* 通过直接结合转录因子 *c-Myc* 来增强 *c-Myc* 转录活性, 从而促进肺腺癌细胞增殖、转移和生存 (Qu *et al.*, 2021)。在转录后调控中, lncRNA 通过影响 mRNA 的降解、翻译及剪接等过程调控基因表达 (Jayasuriya *et al.*, 2021)。例如 lncRNA *Gomafu* 能够与剪接因子 1 结合, 这表明 *Gomafu* 可能通过调节剪接因子在细胞核内的局部浓度来影响剪接效率 (Tsuiji *et al.*, 2011); lincRNA-*p21* 通过与 RNA 结合蛋白抗原 R (Human antigen R, HuR) 结合, 能够抑制 HuR 与其靶 mRNA 的结合, 进而减少 mRNA 的翻译效率 (Yoon *et al.*, 2012)。虽然在哺乳动物中 lncRNA 的调控机制已被广泛研究, 但在蜜蜂中 lncRNA 的研究仍相对较少。随着对蜜蜂 lncRNA 研究的深入, 人们能够更全面地理解它们在蜜蜂的生长发育、免疫反应和行为调控等方面的适应性机制, 还能为蜜蜂养殖、病虫害防治及生物技术发展等领域提供科学依据和技术支持。

3 蜜蜂 lncRNA 基因的功能研究

在蜜蜂领域, lncRNA 的研究主要以高通量测序和生物信息鉴定为主去推测其功能。目前, 其

功能主要体现在蜜蜂劳动分工、级型分化、生殖、免疫防御以及生长发育等过程中。近年来已鉴定的功能性蜜蜂 lncRNA 如表 1 所示。

表 1 蜜蜂 lncRNA 基因的功能
Table 1 Function analysis of bee lncRNA

长链非编码 RNA Long non-coding RNA	蜜蜂种类 Bee species	功能 Function	参考文献 References
TCONS_00356023			
TCONS_00357367	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	行为转变 Behavioural transition	Liu <i>et al.</i> , 2019
TCONS_00159909			
<i>Nb-1</i>	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	行为多型, 发育 Behavioural polymorphism and development	Tadano <i>et al.</i> , 2009; Tadano <i>et al.</i> , 2024
<i>Kakusei</i>			Sawata <i>et al.</i> , 2002;
<i>Ks-1</i>	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	神经调控 Neural regulation	Sawata <i>et al.</i> , 2004;
<i>AncR-1</i>			Kiya <i>et al.</i> , 2008
MSTRG. 6803. 3	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	舞蹈行为 Dance behaviour	Feng <i>et al.</i> , 2022
XR_003305156. 1			
<i>Lncov1</i>			Humann <i>et al.</i> , 2011
<i>Lncov2</i>	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	卵巢发育 Ovarian development	
XLOC_073978			Chen <i>et al.</i> , 2017
XLOC_081294			
TCONS_00086519	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>		Huang <i>et al.</i> , 2021
XR_001765563.2			Guo <i>et al.</i> , 2023
lncRNA13164	东方蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	免疫应答 Immune response	付中民等, 2023
TCONS_00010661			杜宇等, 2021
TCONS_00003104			
TCONS_00020918	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	营养吸收, 级型分化 Nutrient absorption and caste differentiation	郭睿等, 2018
MSTRG.11294.1	东方蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	肠道, 发育 Gut and development	Fan <i>et al.</i> , 2023
MSTRG.9645.5	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	热应激 Heat stress	Zhang <i>et al.</i> , 2024
XR_001766094.2	东方蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	卫生行为 Hygienic behaviour	Li <i>et al.</i> , 2024

3.1 lncRNA 对蜜蜂劳动分工的调控

蜜蜂群体展现出高度分化的劳动分工, 主要由工蜂承担除蜂王产卵和雄蜂交配外的各项任务 (Stuart *et al.*, 2024)。工蜂根据年龄和生理发育阶段分配不同职责, 1~3 日龄工蜂负责巢内清洁、育

幼及巢脾建造; 4~12 日龄工蜂进行哺育和维护工作; 3 周以上工蜂转向巢外采集花粉、花蜜等 (Wang *et al.*, 2024)。这些不同年龄段的工蜂表现出不同职责分工, 进而使其行为产生差异, 而这种行为差异的形成可能与基因表达的变化密切相

关。随着分子生物学技术的发展, Tadano 等 (2009) 研究表明西方蜜蜂哺育蜂和采集蜂脑部 lncRNA *Nb-1* 的表达存在显著差异, 暗示其影响工蜂的行为转变。Liu 等 (2019) 通过转录组测序技术 (RNA sequencing, RNA-seq) 分析了西方蜜蜂哺育蜂和采集蜂的 lncRNA 表达谱, 共获得 1 480 个差异表达 lncRNA (Differentially expressed lncRNA, DElncRNA), 其中 TCONS_00356023、TCONS_00357367 和 TCONS_00159909 可能在哺育和采集行为转变中起重要作用, 这为进一步研究 lncRNA 在蜜蜂行为转变中的作用奠定基础。随后, Chen 等 (2021) 从东方蜜蜂哺育蜂和采集蜂中检测出了多个 DElncRNA, 表明它们在蜜蜂的劳动分工中可能存在重要作用。蜜蜂的舞蹈行为是其食物源信息传递的关键方式, 蜜源质量及基因表达变化等因素决定了舞蹈的积极性。Feng 等 (2022) 在跳摆尾舞的和不跳摆尾舞的西方蜜蜂采集蜂中检测到多种 DElncRNA, 其中 MSTRG.6803.3 和 XR_003305156.1 可能参与了摆尾舞的调控, 这是首次从 lncRNA 角度探讨蜜蜂舞蹈行为, 有助于深入理解蜜蜂劳动分工的神经生物学基础。

3.2 lncRNA 对蜜蜂级型分化的调控

蜜蜂是社会性昆虫, 蜂王与工蜂具有相同的遗传基因, 但由于幼虫期食物不同, 导致其在形态、功能和行为上出现显著差异, 这一现象称为级型分化 (Zhang *et al.*, 2023)。为了探索级型分化过程的分子机制, 郭昱等 (2015) 分析了 4-6 日龄西方蜜蜂工蜂和蜂王幼虫的 lncRNA 表达情况, 发现多个 lncRNA 在蜜蜂级型分化过程中表达差异显著, 这些 lncRNA 主要涉及信号传导、记忆、生长调控和转录调控等功能, 进一步证实 lncRNA 在蜜蜂级型分化中的重要性。在西方蜜蜂蜂王、工蜂和雄蜂全长转录组中, Zheng 等 (2023) 发现大量 DElncRNA, 这些 lncRNA 可能在蜜蜂级型分化过程中发挥关键作用, 参与调控蜜蜂不同级型间的表型, 为进一步研究 lncRNA 在蜜蜂级型分化中的作用奠定理论基础。

3.3 lncRNA 对蜜蜂生殖的调控

蜂王和工蜂的生殖系统差异明显, 这一差异不仅反映在生理结构上, 还可能涉及分子层面的调控机制 (Fèvre and Dearden, 2024)。Humann 等 (2013) 发现 lncRNA *lncov1* 的表达量在西方蜜蜂

5 日龄工蜂幼虫卵巢中达到了峰值, *lncov1* 还参与了工蜂卵巢细胞自噬死亡调控过程, 而 lncRNA *lncov2* 在西方蜜蜂 5 日龄蜂王幼虫卵巢中过表达, 期间卵巢显著延长以及端丝和生殖区结构化, 这一结果暗示了 *lncov1* 和 *lncov2* 可能在蜜蜂卵巢发育过程中发挥了重要的调节作用。Jayakodi 等 (2015) 在东方蜜蜂和西方蜜蜂工蜂卵巢中发现了多个 lincRNA。Chen (2017) 等利用 RNA-seq 筛选获得了西方蜜蜂蜂王卵巢激活和产卵过程差异表达的 lncRNA, 将这些 DElncRNA 的物理位置与已知的蜜蜂卵巢大小相关数量性状基因座区间进行比对, 得到了 14 个候选 lncRNA, 这些 lncRNA 可能在蜜蜂卵巢大小和产卵调控中起到关键成效。Chen 等 (2020) 发现西方蜜蜂处女蜂王与工蜂有 2 390 个 lncRNA 存在显著差异, 而西方蜜蜂工蜂与产卵蜂王相比, 有 3 130 个 DElncRNA, 揭示 lncRNA 可能在蜜蜂卵巢表型差异的调控中发挥潜在作用。

3.4 lncRNA 对蜜蜂免疫防御的调控

研究显示, 在蜜蜂应对病原体侵袭及毒性环境时 lncRNA 会通过影响其免疫反应、代谢过程和基因表达进而表现出极强的调控作用。郭睿等 (2018) 在西方蜜蜂 7 和 10 日龄工蜂中肠中检测到 3 890 个 DElncRNA, 其上下游基因涉及多个细胞免疫和体液免疫通路, 表明这些 DElncRNA 在西方蜜蜂中肠发育过程中参与免疫调控。Chen 等 (2019) 从感染东方蜜蜂微孢子虫 *Nosema ceranae* 的西方蜜蜂中肠中检测出多个 DElncRNA, 表明 lncRNA 可能在应对东方蜜蜂微孢子虫感染中发挥重要作用。Huang 等 (2021) 对暴露于吡虫啉的西方蜜蜂进行综合分析, 鉴定出了大量 DElncRNA, 其中 TCONS_00086519 主要分布在细胞质中, 其可能通过作为 miRNA 前体或内源竞争 RNA (Competing endogenous RNA, ceRNA) 参与蜜蜂的免疫应答, 该结果为进一步研究 lncRNA 在蜜蜂免疫反应中的作用提供参考。杜宇等 (2021) 发现东方蜜蜂 6 日龄幼虫肠道的部分 lncRNA 可作为反义 lncRNA 参与应答球囊菌 *Ascospaera apis* 侵袭; lncRNA TCONS_00010661 和 TCONS_00003104 可通过 ceRNA 网络调控 Janus 激酶-信号转导转录激活因子和氧化磷酸化等通路及富集基因, 进而参与球囊菌的侵袭应答。随后, Ye 等 (2022) 从接种

球囊菌孢子的西方蜜蜂幼虫肠道中鉴定出多种 DElncRNA, 这些 lncRNA 通过调控邻近基因和 miRNA, 参与了包括吞噬体和丝裂原活化蛋白激酶信号通路在内的关键免疫通路, 为解析蜜蜂幼虫免疫应答机制提供了新见解。Wang 等 (2023) 从感染东方蜜蜂微孢子虫的东方蜜蜂中肠检测出多个 DElncRNA, 这些 DElncRNA 可能通过顺式作用效应调节邻近基因、反式作用效应调节共表达的 mRNA 以及 ceRNA 网络控制下游靶基因的表达抵御东方蜜蜂微孢子虫侵染。付中民等 (2023) 指出 lncRNA13164 与 miRNA ace-miR-4968 存在靶向关系, 进而介导东方蜜蜂幼虫肠道对球囊菌侵染的免疫应答。

截至目前, 研究学者们的最新报道有关蜜蜂免疫防御的重要环节, 即作为保护蜂群健康和防御疾病、寄生虫的蜜蜂卫生行为, 其涵盖打开巢房蜡盖行为和清除染病幼虫行为两个关键步骤 (Kandi *et al.*, 2024)。Li 等 (2024) 从 lncRNA 的角度分析了东方蜜蜂工蜂打开巢房蜡盖行为和清除染病幼虫行为的差异, 并发现 lncRNA XR_001766094.2 仅在打开封盖的工蜂中表达, 提出 lncRNA 通过响应外部刺激在区分打开巢房蜡盖和移除染病幼虫行为方面发挥着关键作用, 从而推测有打开巢房蜡盖行为的工蜂可能具有更快的刺激反应和更敏锐的嗅觉敏感性, 这项研究为 lncRNA 介导的基因表达调控在卫生行为中的应用提供了研究基础。

3.5 lncRNA 对蜜蜂生长发育的调控

lncRNA 在蜜蜂发育过程中扮演着关键角色, 通过调控基因表达和表观遗传修饰等方式影响蜜蜂的生长发育。Wang 等 (2021) 的研究发现了数千个随合子基因组激活 (Zygotic genome activation, ZGA) 高峰而表达增强的 lncRNA, 这些 lncRNA 的表达被 ZGA 触发且具有二倍体胚胎特异性, 在蜜蜂单倍体二倍体胚胎发育的基因表达调控中发挥潜在功能, 这项研究揭示了 lncRNA 调控的蜜蜂单倍体雄性和二倍体雌性胚胎发育机制, 填补了单倍体二倍体昆虫胚胎发育调控机理的空白, 为进一步评估危害因子影响蜜蜂胚胎发育奠定理论基础。Fan 等 (2023) 全面解析了东方蜜蜂工蜂幼虫肠道发育过程 lncRNA 的表达谱, 揭示 lncRNA 在蜜蜂幼虫肠道发育中发挥重要的潜在调控作用,

该研究结果为阐明东方蜜蜂工蜂幼虫肠道发育的分子机理提供了基础。Tadano 等 (2024) 发现 lncRNA *Nb-1* 在西方蜜蜂蛹期大脑中的表达随着日龄的增大而减少; 原位杂交分析显示, *Nb-1* 的表达在晚期幼虫和早期蛹的大脑中广泛存在, 主要定位于增殖蘑菇体细胞的细胞质中, 表明 *Nb-1* 在调控蜜蜂大脑的发育中起到关键作用。

3.6 lncRNA 对蜜蜂其它方面的调控

lncRNA 还对蜜蜂耐寒反应、体色变化以及热应激等方面有重要的调控作用。Liu 等 (2022) 从越冬最冷时期长白山东方蜜蜂中检测出了 1 193 个 lncRNA, 揭示了 lncRNA 在蜜蜂耐寒反应中可能存在关键作用, 为耐寒蜜蜂品种的分子育种提供了重要基础。Abdelmawla 等 (2023) 发现取食西方蜜蜂蜂王浆的东方蜜蜂蜂王体色变黄, 并且鉴定出 311 个 DElncRNA, 表明它们在营养杂交引发的体色变化中可能起重要作用。Zhang 等 (2024) 在暴露于高温环境的西方蜜蜂工蜂中鉴定出了 115 个 DElncRNA, 其中 MSTRG.9645.5 显著影响热休克蛋白基因的表达, 表明 lncRNA 在蜜蜂应对热应激中存在重要调控作用。

4 展望

关于 lncRNA 的研究在植物和动物中已取得诸多进展, 昆虫中的研究主要集中在少数模式物种, 如黑腹果蝇、家蚕 *Bombyx mor* 及白纹伊蚊 *Aedes albopictus* 等, 鲜少有对蜜蜂 lncRNA 的研究。因此我们对蜜蜂 lncRNA 的认识仍处于初级阶段, 主要以高通量测序和生物信息鉴定为主, 而对其功能的深入研究较为有限。众所周知, 蜜蜂群体的复杂社会行为和分工机制为研究 lncRNA 在生物体发育及生理功能中的作用提供了一个理想的模型系统。通过转录组测序, 已经识别出若干与蜜蜂特定生理过程相关的 lncRNA。未来, 进一步的功能验证研究将帮助我们理解这些 lncRNA 如何通过与基因组其他成分的相互作用来实现其调控功能。蜜蜂 lncRNA 的研究不仅具有基础科学意义, 还在农业应用方面展示出巨大的潜力。lncRNA 可能通过调节基因表达来影响蜜蜂对环境变化的适应性及其对病虫害的抵抗能力, 特别是在蜜蜂的抗药性机制中, lncRNA 可能扮演关键角色。因此, 深

入研究蜜蜂 lncRNA 可以为新型杀虫剂的开发及蜜蜂保护策略的设计提供理论依据。

总体而言, 蜜蜂 lncRNA 研究是一个充满挑战但也充满机遇的领域。通过进一步的研究, 我们不仅能揭示 lncRNA 在蜜蜂生理活动中的调控机制, 还能推动昆虫学和农业科学的发展, 为蜜蜂的健康管理和农业生态系统的可持续发展提供新的视角和策略。随着研究工具和技术的不完善, 相信未来蜜蜂 lncRNA 的研究将迎来更大的发展机遇和应用前景。

参考文献 (References)

- Abdelmawla A, Yang C, Li X, *et al.* Feeding Asian honeybee queens with European honeybee royal jelly alters body color and expression of related coding and non-coding RNAs [J]. *Frontiers in Physiology*, 2023, 14: 1073625.
- Bridges MC, Daulagala AC, Kourtidis A. LNCcation: lncRNA localization and function [J]. *Journal of Cell Biology*, 2021, 220 (2): e202009045.
- Chen D, Chen H, Du Y, *et al.* Genome-wide identification of long non-coding RNAs and their regulatory networks involved in *Apis mellifera ligustica* response to *Nosema ceranae* infection [J]. *Insects*, 2019, 10 (8): 245.
- Chen X, Ma C, Chen C, *et al.* Integration of lncRNA - miRNA - mRNA reveals novel insights into oviposition regulation in honey bees [J]. *PeerJ*, 2017, 5: e3881.
- Chen X, Shi W. Genome-wide characterization of coding and non-coding RNAs in the ovary of honeybee workers and queens [J]. *Apidologie*, 2020, 51 (5): 777-792.
- Chen Y J, Li Y J, Wu S, *et al.* Transcriptional identification of differentially expressed genes associated with division of labor in *Apis cerana cerana* [J]. *Insect Science*, 2021, 28 (2): 457-471.
- Du Y, Feng R, Wang J, *et al.* Long non-coding RNA response of 6-day-old *Apis cerana cerana* larvae to *Ascosphaera apis* infection [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61 (5): 1338-1358. [杜宇, 冯睿蓉, 王杰, 等. 中华蜜蜂 6 日龄幼虫响应蜜蜂球囊菌感染的长链非编码 RNA 应答研究 [J]. 微生物学报, 2021, 61 (5): 1338-1358]
- Eddy SR. Non - coding RNA genes and the modern RNA world [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2001, 2 (12): 919-929.
- Fan X, Gao X, Zang H, *et al.* Diverse regulatory manners and potential roles of lncRNAs in the developmental process of Asian honey bee (*Apis cerana*) larval guts [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (20): 15399.
- Feng W, Huang J, Zhang Z, *et al.* Understanding of waggle dance in the honey bee (*Apis mellifera*) from the perspective of long non-coding RNA [J]. *Insects*, 2022, 13 (2): 111.
- Fèvre DP, Dearden PK. Influence of nutrition on honeybee queen egg-laying [J]. *Apidologie*, 2024, 55 (4): 53.
- Fu Z, Gu X, Hu Y, *et al.* lncRNA13164 regulates immune response of *Apis cerana cerana* larvae to *Ascosphaera apis* infection via ace-miR-4968-y [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63 (3): 1047-1059. [付中民, 顾小雨, 胡颖, 等. lncRNA13164 通过 ace-miR-4968-y 调节中华蜜蜂幼虫对蜜蜂球囊菌感染的免疫应答 [J]. 微生物学报, 2023, 63 (3): 1047-1059]
- Georgoulis V, Koumpis E, Hatzimichael E. The role of non-coding RNAs in myelodysplastic neoplasms [J]. *Cancers*, 2023, 15 (19): 4810.
- Gu Y, Zhao H, Zheng L, *et al.* Non-coding RNAs and colitis-associated cancer: Mechanisms and clinical applications [J]. *Clinical and Translational Medicine*, 2023, 13 (5): e1253.
- Guo R, Geng SH, Xiong CL, *et al.* Differential expression analysis of long non-coding RNAs during the developmental process of *Apis mellifera ligustica* worker's midgut [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51 (18): 3600-3613. [郭睿, 耿四海, 熊翠玲, 等. 意大利蜜蜂工蜂中肠发育过程中长链非编码 RNA 的差异表达分析 [J]. 中国农业科学, 2018, 51 (18): 3600-3613]
- Guo Y, Su SK, Chen SL, *et al.* The function of lncRNAs in the caste determination of the honeybee [J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 2015, 42 (8): 750-757. [郭昱, 苏松坤, 陈盛禄, 等. lncRNA 在蜜蜂级型分化中的功能研究 [J]. 生物化学与生物物理进展, 2015, 42 (8): 750-757]
- Huang M, Dong J, Guo H, *et al.* Identification of long noncoding RNAs reveals the effects of dinotefuran on the brain in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) [J]. *BMC genomics*, 2021, 22: 1-13.
- Humann FC, Tiberio GJ, Hartfelder K. Sequence and expression characteristics of long noncoding RNAs in honey bee caste development - potential novel regulators for transgressive ovary size [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (10): e78915.
- Jayakodi M, Jung JW, Park D, *et al.* Genome-wide characterization of long intergenic non-coding RNAs (lincRNAs) provides new insight into viral diseases in honey bees *Apis cerana* and *Apis mellifera* [J]. *BMC genomics*, 2015, 16: 1-12.
- Jayasuriya R, Ramkumar KM. Role of long non-coding RNAs on the regulation of Nrf2 in chronic diseases [J]. *Life Sciences*, 2021, 270: 119025.
- Kandi RTI, Ghafari M, Rahimi A, *et al.* A study of hygienic and grooming behaviors in the Iranian honeybee (*Apis mellifera meda*) colonies against *Varroa destructor* [J]. *Sociobiology*, 2024, 71 (2): e10302-e10302.
- Kiya T, Kumieda T, Kubo T. Inducible-and constitutive-type transcript variants of *kakusei*, a novel non-coding immediate early gene, in the honeybee brain [J]. *Insect Molecular Biology*, 2008, 17 (5): 531-536.
- Kojima ML, Hoppe C, Giraldez AJ. The maternal-to-zygotic transition: reprogramming of the cytoplasm and nucleus [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2025, 26 (4): 245-267.
- Kumar V, Sabaté-Cadenas X, Soni I, *et al.* The lincRNA *JUNI* regulates

- the stress-dependent induction of c-Jun, cellular migration and survival through the modulation of the DUSP14-JNK axis [J]. *Oncogene*, 2024, 43 (21): 1608–1619.
- Kung JTY, Colognori D, Lee JT. Long noncoding RNAs: past, present, and future [J]. *Genetics*, 2013, 193 (3): 651–669.
- Laurent GS, Wahlestedt C, Kapranov P. The Landscape of long noncoding RNA classification [J]. *Trends in Genetics*, 2015, 31 (5): 239–251.
- Li X, Yang X, You F, et al. Differences between uncapping and removal behaviors in *Apis cerana* from the perspective of long non-coding RNAs [J]. *BMC genomics*, 2024, 25 (1): 912.
- Li Y, Wang Z, Ishmael D, et al. The potential of using non-coding RNAs in forensic science applications [J]. *Forensic Sciences Research*, 2023, 8 (2): 98–106.
- Liao J, Chen B, Zhu Z, et al. Long noncoding RNA (lncRNA) *H19*: An essential developmental regulator with expanding roles in cancer, stem cell differentiation, and metabolic diseases [J]. *Genes & diseases*, 2023, 10 (4): 1351–1366.
- Liu F, Shi T, Qi L, et al. lncRNA profile of *Apis mellifera* and its possible role in behavioural transition from nurses to foragers [J]. *BMC Genomics*, 2019, 20: 1–11.
- Liu J, Wang H, Chua NH. Long noncoding RNA transcriptome of plants [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13 (3): 319–328.
- Liu N, Ren Z, Ren Q, et al. Full length transcriptomes analysis of cold-resistance of *Apis cerana* in Changbai Mountain during overwintering period [J]. *Gene*, 2022, 830: 146503.
- Macvanin MT, Zafirovic S, Obradovic M, et al. Non-coding RNA in diabetes and cardiovascular diseases [J]. *Frontiers in Endocrinology*, 2023, 14: 1149857.
- Meller VH, Wu KH, Roman G, et al. *roX1* RNA paints the X chromosome of male drosophila and is regulated by the dosage compensation system [J]. *Cell*, 1997, 88 (4): 445–457.
- Monnier P, Martinet C, Pontis J, et al. *H19* lncRNA controls gene expression of the imprinted gene network by recruiting MBD1 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110 (51): 20693–20698.
- Ponting CP, Oliver PL, Reik W. Evolution and functions of long noncoding RNAs [J]. *Cell*, 2009, 136 (4): 629–641.
- Qu S, Jiao Z, Lu G, et al. PD-L1 lncRNA splice isoform promotes lung adenocarcinoma progression via enhancing c-Myc activity [J]. *Genome biology*, 2021, 22: 1–24.
- Sawata M, Takeuchi H, Kubo T. Identification and analysis of the minimal promoter activity of a novel noncoding nuclear RNA gene, *AncR-1*, from the honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. *RNA*, 2004, 10 (7): 1047–1058.
- Sawata M, Yoshino D, Takeuchi H, et al. Identification and punctate nuclear localization of a novel noncoding RNA, *Ks-1*, from the honeybee brain [J]. *RNA*, 2002, 8 (6): 772–785.
- Širvinskis D, Steponaitis G, Stakaitis R, et al. Antisense lncRNA *CHROMR* is linked to glioma patient survival [J]. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 2023, 10: 1101953.
- Stuart SH, Ahmed AC, Kilikevicius L, et al. Effects of microRNA-305 knockdown on brain gene expression associated with division of labor in honey bee colonies (*Apis mellifera*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2024, 227 (8): jeb246785.
- Tadano H, Kohno H, Takeuchi H, et al. Unique spatially and temporally-regulated/sex-specific expression of a long ncRNA, *Nb-1*, suggesting its pleiotropic functions associated with honey bee lifecycle [J]. *Scientific Reports*, 2024, 14 (1): 8701.
- Tadano H, Yamazaki Y, Takeuchi H, et al. Age- and division-of-labour-dependent differential expression of a novel non-coding RNA, *Nb-1*, in the brain of worker honeybees, *Apis mellifera* L. [J]. *Insect Molecular Biology*, 2009, 18 (6): 715–726.
- Tsuiji H, Yoshimoto R, Hasegawa Y, et al. Competition between a noncoding exon and introns: *Gomafu* contains tandem UACUAAC repeats and associates with splicing factor -1 [J]. *Genes to Cells*, 2011, 16 (5): 479–490.
- Wang F, Hu Y, Wang H, et al. lncRNA FTO-IT1 promotes glycolysis and progression of hepatocellular carcinoma through modulating FTO-mediated N6-methyladenosine modification on GLUT1 and PKM2 [J]. *Journal of Experimental & Clinical Cancer Research*, 2023, 42 (1): 267.
- Wang K, Zheng M, Cai M, et al. Possible interactions between gut microbiome and division of labor in honey bees [J]. *Ecology and Evolution*, 2024, 14 (8): e11707.
- Wang M, Chen D, Zheng H, et al. Sex-specific development in haplodiploid honeybee is controlled by the female-embryo-specific activation of thousands of intronic lncRNAs [J]. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 2021, 9: 690167.
- Wang Z, Wang S, Fan X, et al. Systematic characterization and regulatory role of lncRNAs in Asian honey bees responding to microsporidian infestation [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (6): 5886.
- Ye Y, Fan X, Long Q, et al. Comprehensive investigation and regulatory function of lncRNAs engaged in western honey bee larval immune response to *Ascospaera apis* invasion [J]. *Frontiers in Physiology*, 2022, 13: 1082522.
- Yokoyama S, Muto H, Honda T, et al. Identification of two long noncoding RNAs, *Kenq1ot1* and *rmst*, as biomarkers in chronic liver diseases in mice [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25 (16): 8927.
- Yoon J H, Abdelmohsen K, Srikantan S, et al. LincRNA-p21 suppresses target mRNA translation [J]. *Molecular Cell*, 2012, 47 (4): 648–655.
- Zeng Y, Wu N, Zhang Z, et al. Non-coding RNA and arrhythmias: expression, function, and molecular mechanism [J]. *Europace*, 2023, 25 (4): 1296–1308.
- Zhang B, Zhang C, Zhang J, et al. Regulatory roles of long non-coding RNAs in short-term heat stress in adult worker bees [J]. *BMC Genomics*, 2024, 25 (1): 506.

- Zhang J, Zhu H, Li L, *et al.* New mechanism of lncRNA: In addition to act as a ceRNA [J]. *Non-coding RNA Research*, 2024, 9 (4): 1050–1060.
- Zhang Y, Li Z, He X, *et al.* H3K4me1 modification functions in caste differentiation in honey bees [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (7): 6217.
- Zhang Y. lncRNA-encoded peptides in cancer [J]. *Journal of Hematology & Oncology*, 2024, 17 (1): 66.
- Zhao Z, Yang Y, Iqbal A, *et al.* Biological insights and recent advances in plant long non-coding RNA [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25 (22): 11964.
- Zheng SY, Pan LX, Cheng FP, *et al.* A global survey of the full-length transcriptome of *Apis mellifera* by single-molecule long-read sequencing [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (6): 5827.