

调控动物性状相关长链非编码 RNA 的研究进展

刘广理¹, 彭巍², 王红利³, 刘贤⁴, 张会侠³,
张君², 杨国杰³, 茹宝瑞⁴, 雷初朝¹, 黄永震^{1*}

(1. 西北农林科技大学动物科技学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 青海大学 青海省畜牧兽医科学院, 西宁 810016;
3. 郑县畜牧局, 河南 郑县 467100; 4. 河南省畜牧总站, 郑州 450008)

摘要:长链非编码 RNA(long non-coding RNA, lncRNA) 是基因转录过程中产生的一类长度大于 200 个核苷酸(nt)的非编码 RNA(non-coding RNA, ncRNA)。lncRNA 的表达水平通常低于 mRNA, 且无高度保守序列, 缺少开放阅读框, 但它们具有更强的组织特异性表达模式。lncRNA 可以通过与 DNA、RNA(mRNA, miRNA, 环状 RNA)和蛋白质进行相互作用来发挥其功能, 因此可作为信号分子、诱导物等来调节复杂的基因表达网络。作为一种新的调节分子, lncRNA 正在成为基因表达调控中新的参与者, 且近年研究表明, 其与家畜动物性状调控密切相连。本文对 lncRNA 在动物肌肉生长分化、脂肪沉积、毛囊发育和繁殖方面进行了综述, 旨在为 lncRNA 在家畜遗传育种上的应用提供依据。

关键词:lncRNA; 肌肉生长分化; 脂肪沉积; 毛囊发育; 繁殖

中图分类号:Q953 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-9111(2023)02-0054-06

在生物界中, RNA 是作为 DNA 到蛋白质的重要桥梁, 具有断裂基因特点的真核生物, 转录时生成非编码 RNA。最早 ncRNA 研究可追溯到 20 世纪 50 年代, 且核糖体 RNA(rRNA)和转运 RNA(tRNA)是早期发现的两类 ncRNA, 直到 90 年代, 更多新的 ncRNA 被发现。1900 年, 第一个 lncRNA-H19^[1] 在小鼠细胞中被发现, 转录产物缺少开放阅读框, 被认为 H19 RNA 不是一个经典的 mRNA。次年, 发现 Xist 基因表达的 lncRNA 能够使女性两条 X 染色体之一失活, 但其缺乏编码蛋白质的能力^[2]。在 2002 年, 日本科学家在对小鼠的全长 cDNA 进行人工注释时, 确定并提出 lncRNA 的概念^[3]。

随着高通量测序技术的发展, 对研究非编码 RNA 产生了最大的影响。据估计, 转录哺乳动物基因组的 90% 以上, 其中只有大约 2% 具有蛋白质编码功能^[4-5]。其余的非编码基因组可以广泛分为小(18~200 nts)和长(>200 nts)的非编码 RNA(lncRNA)^[6]。在过去几十年中, 小 ncRNA 研究一直占据了 RNA 生物学领域, 但 lncRNA 是一种新发现的调控分子。大量的 lncRNA 被鉴定出来, 发现其结构与功能的多样性。现研究已证明, lncRNA 参与了 X 染色体沉默、基因组印记、染色质修饰、转录激活、转录干扰以及核内运输等多种重要的调控过程^[7], lncRNA 不再被认为是基因组转录的“噪音”, 反而具有重要的生物学功能^[8-9]。因此, 本文对 lncRNA 的种类、功能进行介绍, 综述了 lncRNA 在家畜动物经济方面的调控作用。以期从 lncRNA 角度为家畜动物遗传育种提供参考与启发。

1 lncRNA 的分类和功能

lncRNA 是一类不具有编码蛋白质能力且长度在 200~100 000 nt 之间的 RNA 分子, 位于胞浆或细胞核内^[10-11]。与 mRNA 类似, 大多数 lncRNA 被 RNA 聚合酶 II(POL II)转录, 并被加帽和多聚腺苷

收稿日期:2022-07-27 修回日期:2022-08-26

基金项目:财政部和农业农村部——国家现代农业产业技术体系项目(CARS-37);青海省科技计划项目(2021-ZJ-736);河南省省级现代农业产业园(豫农计划 2019-38)项目;河南省肉牛产业技术体系项目(S2013-08);西北农林科技大学 2021 年大学生创新创业训练计划项目(202110712041, S202110712269, X202110712179)

作者简介:刘广理(2000—),男,本科生,主要从事动物遗传育种与繁殖研究。

* 通讯作者:黄永震(1982—),男,博士,副教授,博士生导师,主要从事动物遗传与育种研究。

酸化^[12], lncRNA 的启动子也可以结合转录因子^[13],对转录进行调控。最近有报道指出, lncRNA 剪接效率(特定的内含子剪接频率)似乎低于 mRNA^[14],但与之之前的报道一致^[15], lncRNA 比 mRNA 更具选择性剪接。

根据基因组位置将 lncRNA 分为:从基因间区域转录的称为基因间 lncRNA(Intergenic lncRNA);完全从蛋白质编码基因的内含子转录的称为内含子 lncRNA(Intronic lncRNA);正义链 lncRNA(Sense lncRNA)是从蛋白质编码基因的正义链转录而来,包含蛋白质编码基因的外显子;反义链 lncRNA(Anti-sense lncRNA)是从蛋白质编码基因的反义链转录而来^[16]。Chris 等^[17]在4个分类的基础上又提出双向 lncRNA(Bidirectional lncRNA),当它的表达和相邻编码转录本在相反链上时,开始接近基因组。

lncRNA 的表达水平通常低于 mRNA^[18],但它们具有更强的组织特异性表达模式,表明在细胞类型特异性过程中具有不可或缺的作用^[19]。此外, mRNA 在物种之间表现出高度保守序列,但 lncRNA 通常缺乏这种序列^[20]。虽然这使得评估 lncRNA 功能更具挑战性,但它也可能提供关于 lncRNA 在不同物种中的作用的见解。

研究发现, lncRNA 具有重要的生物学功能^[21]。转录前水平调控: lncRNA 募集染色质修饰复合物能够使目标基因沉默;通常在调控 DNA 甲基化的过程中,有1~2个 lncRNA 发挥作用;也能够调控组蛋白的修饰。转录水平调控:能够促进邻近编码基因的转录或造成表达的沉默;同一些转录因子作为共转录因子从而参与基因转录调控。转录后水平调控:参与 mRNA 前体的可变剪切;在 Dicer 酶剪切下成为调节性小分子 RNA,如 miRNA 等;能够与 mRNA 结合成为双链结构,进而增强其稳定性。

2 lncRNA 在动物遗传育种方面的研究进展

2.1 对肌肉生长分化的调控

畜禽动物肌肉的主要功能是运动,生理功能是影响肉质量的第一因素。动物的肌肉生长是由基因调节的,关于 lncRNA 对于肌肉生长调控影响的研究也取得了一定的发展。Zhang 等^[22]在小鼠骨骼肌中鉴定出一种新的 lncRNA(muscle anabolic regulator 1, MAR1),作为 miR-487b 海绵调控 Wnt5a 蛋白,促进肌肉分化和再生。

lncRNA 参与猪的肌肉分化,在这方面具有重要的作用^[23]。Gao^[24]确定了一些与肌肉生长相关的

lncRNA,但在肌肉生长发育中的调控及功能有待进一步研究。Luo 等^[25]研究发现已鉴定的差异表达的 lncRNA 可能在生长拐点(IP)和平台期(PP)处的肌肉生长调节中发挥作用。Yu^[26]等发现 lncRNA MEG3 调控骨骼肌发育,是改善猪肉制品性状的候选基因。骨骼肌卫星细胞的分化是骨骼肌发育的重要组成部分, Huang 等^[27]推测 lncRNA tcon_00815878 可能促进了猪骨骼肌卫星细胞的分化。

lncRNA 尤其对羊的骨骼肌分化发育具有重要的调控作用。Wu 等^[28]在湖羊上发现 lncRNA 可以竞争性地结合这些 miRNA,降低 miRNA 对其靶基因的调控作用,从而在肌肉生长中发挥关键作用。Wei 等^[29]鉴定了一种羊骨骼肌富集的 lncRNA,它可以增强绵羊的肌肉分化。Yuan 等^[30]鉴定了调节绵羊骨骼肌发生的 lncRNA,描述了一组与绵羊背最长肌肌肉生长相关的 lncRNA。王利宏^[31]研究表明, lncRNA-TCONS00153891 能作为 ceRNA,从而抑制 miRNA-29a,进而引起 YAP1 的上调,对于湖羊的肌肉生长起到促进的作用。王瑞雪等^[32]对于不同发育阶段的苏尼特羊肌肉分析鉴定,发现肌肉中存在大量的 lncRNA,且各发育阶段表达不同,指出存在差异性表达的 lncRNA 参与代谢调控、生物合成、基因表达、蛋白质结合及 Wnt 等信号通路。

lncRNA 也参与牛骨骼肌发育过程中的。Liu 等^[33]首次发现 lncRNA-MEG3 可通过与 miRNA-135 和肌细胞增强因子 2C(MEF2C)相互作用促进牛骨骼肌分化;对进一步研究和应用 lncRNA 在牛肉分子育种中的作用具有重要意义。Song 等^[34]鉴定出胰岛素样生长因子 2 反义转录本(IGF2 AS)是牛不同发育阶段骨骼肌中有差异表达的 lncRNA。IGF2 AS 通过多种途径调控牛成肌细胞的发育,同时 IGF2 AS 可通过多种联合机制调控牛骨骼肌发育。Zhang 等^[35]发现一种新的 lncRNA(lnc403), lnc403 通过影响邻近基因和相互作用蛋白的表达来影响骨骼肌细胞的分化,提示 lnc403 可能通过多通路网络调控模式参与牛成肌细胞的分化。为进一步了解 lncRNA 对牛成肌过程的调控机制提供了新的视角。

关于 lncRNA 在鸡骨骼肌发育中的分子调控机制。Ren 等^[36]鉴定肌肉组织特异性表达的 lncRNA,不同的 lncRNA 可能参与了鸡肌肉发育和生长的调节。Li 等^[37]首次揭示了固始鸡胸肌中 lncRNA 表达在不同时期的动态变化,揭示了 MAPK 信号通路在肌肉发育中起重要作用。此外,心肌细胞增强因子 2C(MEF2C)及其靶 lncRNA 可能通过

MAPK 信号通路参与肌肉调控。为阐明鸡胸肌发育的转录后调控机制提供了有价值的资源。

2.2 对脂肪沉积的调控

动物脂肪沉积是影响肉质品质的重要因素,对动物所能带来的经济效益具有直接影响,lncRNA 在脂肪沉积有重要的调节作用,且在这方面的研究在不断地探索中。Cui 等^[38]确定了两个与脂肪沉积密切相关的 lncRNA,鉴定了这些 lncRNA 的功能,从而阐明了猪脂肪沉积的分子机制。Wang 等^[39]猪个体间肌肉脂肪含量的差异可能与脂滴和脂肪沉积相关的 DE lncRNAs 有关。Huang 等^[40]鉴定莱芜猪和大白猪肌肉脂肪组织中差异表达的 55 个 lncRNA,探索肌肉内脂肪沉积的分子机制。lncRNA 可以靶向参与 PPAR 和 MAPK 信号转导通路的 mRNA,在肌肉内脂肪积累和成脂分化中发挥重要作用。Kumar 等^[41]鉴定出不同阶段猪的 6 808 个 lncRNA 转录本,同时表明,已鉴定的 lncRNAs 参与调节重要的脂肪组织发育途径。Sun 等^[42]选取 3 头两种仔猪分离肌肉前脂肪细胞,在肌肉前脂肪细胞分化的 4 个阶段(0、2、4 和 8 d)进行 RNA 测序,鉴定出 1 932 个 lncRNA。筛选了与脂肪合成密切相关的 lnc_000414,该 lncRNA 具有抑制猪肌肉脂肪细胞增殖的作用。

为了研究 lncRNA 对秦川牛脂肪组织的影响,Jiang 等^[43]从犊牛和成年牛的脂肪样本中获得了 3 716 个候选 lncRNA,在两个发育阶段有 119 个 lncRNA 的差异表达。用 qPCR 验证了几个差异 lncRNA,结果与测序数据一致。因此,推断 lncRNA 可能在不同年龄组牛的脂肪组织中发挥重要作用。Huang 等^[44]研究了由泛素氧化还原酶 C2 亚基反义链转录的 lncRNA (NDUFC2-AS lncRNA),其通过上调甲状腺激素反应蛋白 (THRSP) 和 CCAAT 增强子结合蛋白 α (C/EBP α) 的表达水平,促进了水牛的成脂分化。这些结果表明 NDUFC2-AS lncRNA 促进了水牛脂肪沉积。

Ma 等^[45]对 3 种不同品种的羊进行高通量 RNA 测序并进行分析,各组均存在差异表达 lncRNA。分析结果显示,部分差异表达的 lncRNA (tcon_00372767、tcon_00171926、tcon_00054953、tcon_00373007)可能作为核心 lncRNA 在尾脂肪沉积过程中发挥重要作用。这些差异表达的 lncRNA 可能为未来羊尾脂肪沉积的遗传和分子研究提供新的候选调控因子。对于 lncRNA 参与绵羊肌肉脂肪 (IMF) 沉积的研究尚处于起步阶段。Han 等^[46]在

绵羊胸腰长肌 (LTL) 样本中共鉴定了 26 247 个基因和 6 935 个新的 lncRNA,其中差异表达 mRNA 199 个,lncRNA 61 个;并鉴定了一些与脂质沉积相关的重要 lncRNA。提供了与肌肉脂质沉积相关的 lncRNA,为进一步研究 lncRNA 对绵羊肌肉脂质沉积的调控机制奠定了基础。

在鸡相关方面的研究,Zhang 等^[46]研究了肌肉脂肪发生分化过程中上调的 lncRNA,并将其命名为肌肉脂肪相关长链非编码 RNA (IMFNCR)。IMFNCR 作为一种 ceRNA,隔离 miR-128-3p 和 miR-27b-3p,导致 PPARG 表达升高,从而促进肌肉脂肪细胞分化。有助于更深入地了解鸡肌肉脂肪沉积和改善禽肉品质。Zhang 等^[47]在鸡的脂肪细胞中共检测到 11 247 个 lncRNA。大量的 lncRNA 参与了多种脂质代谢和脂肪形成相关的信号通路。为鉴定成脂 lncRNA 提供了有价值的证据。

2.3 对毛囊发育的调控

Zhang 等^[48]在牦牛毛囊生长周期 5 个阶段(1 月、3 月、6 月、8 月、10 月)共鉴定出 2 884 个 lncRNA。然后进行 3 个阶段(1 月、3 月和 10 月)的差异表达分析,发现 10 月与 1 月有 198 个差异表达的 lncRNA (DELs)。揭示了牦牛毛囊生长周期中 lncRNAs 的表达模式和潜在功能,有助于进一步了解 lncRNAs 在毛囊生长周期中的作用。两物种之间毛囊生长循环中 lncRNA 序列保守特性的研究结果可能为 lncRNA 功能和机制的研究提供宝贵的见解。

Zheng 等^[50]利用 ceRNA 网络分析从绒山羊次生毛囊 (SHF) 中鉴定了一种新的 lncRNA-000133,表达分析显示 lncRNA-000133 在绒山羊 SHF 中的表达量在生长期显著高于在停止期,提示 lncRNA-000133 可能参与了 SHF 的重建,并伴随绒山羊纤维的形成和生长。Ge 等^[51]建立了羊绒山羊二次毛囊体外培养体系,发现褪黑素介导的 lncRNAs 主要靶向血管平滑肌收缩和调控血管平滑肌收缩的信号通路干细胞的多能性。Bai 等^[52]从绒山羊次生毛囊的表达序列标签中鉴定并鉴定了 13 个推断的 lncRNA,研究了它们在辽宁绒山羊次生毛囊中休止期和生长期的转录模式。Jiao 等^[53]从绒山羊次生毛囊中获得了 lncRNA-HOTAIR 转录本,发现 lncRNA-HOTAIR 转录本可能参与了次生毛囊的重建,与羊绒纤维的形成和生长有关。

2.4 对动物繁殖的调控

Su 等^[54]证实了 lncRNA XLOC-2222497、AKR1C1、孕酮在猪子宫内膜的相互作用,为妊娠维

持和控制提供了新的潜在靶点。Hu等^[55]发现了一个lncRNA *TCONS_00814106*,它在高繁殖力母猪卵巢组织中上调并受生殖激素的影响。Yang等^[56]从猪卵母细胞中鉴定了一种新的lncRNA (*lncRNA2193*)。lncRNA2193在猪卵母细胞体外成熟过程中稳定表达,lncRNA2193的敲除可降低生发囊泡分解(GVBD)和第一极体(PB1)的挤压率,破坏丝状肌动蛋白和减数分裂纺锤体的组织,降低DNA 5mC和H3K4(K9/K27/K36)me3修饰水平,改变与多个信号通路相关的基因表达,并诱导孤雌细胞碎裂。Wang等^[57]在荷斯坦公牛精子中鉴定的11 561个lncRNA中,2 517个在高、低精子活力组中有差异表达。发现 *tcon_00041733* lncRNA 靶向节点基因 *EFNA1* (*ephrin A1*),参与雄性生殖生理。

3 小结与展望

目前,对于lncRNA在家畜动物上的研究还处于起步阶段,现有的研究集中于性状相关lncRNA的鉴定,且一般通过抑制其表达(RNA干扰等方法)并观察所产生的表型来研究lncRNA功能。lncRNA位点与蛋白质编码基因的接近程度、其稳定性和拷贝数、其染色质特征和组织表达谱以及lncRNA的细胞定位等因素,对于证明表型是由lncRNA转录本的改变引起的相关实验极为重要。近十几年的研究,主要集中于与大众消费取向相直接关联的性状(如肌肉生长分化、脂肪沉积等),但对于其他与家畜健康相关的性状研究(如免疫、心脏发育、造血等)远不如上述性状深入。lncRNA在家畜性状上的研究是必然趋势,但在未来仍有许多问题亟待解决,需要揭示lncRNA调控家畜动物的性状的具体调控机制,这将加快其应用于家畜经济性状改良和落实生产实践的速度,为优良动物品种资源的育种工作提供坚实可靠的科学依据。

参考文献:

- [1] BRANNAN C I, DEES E C, INGRAM R S, et al. The product of the H19 gene may function as an RNA[J]. *Molecular and Cellular Biology*, 1990, 10(1): 28-36.
- [2] BROWN C J, BALLABIO A, RUPERT J L, et al. A gene from the region of the human X inactivation centre is expressed exclusively from the inactive X chromosome[J]. *Nature*, 1991, 349(6304): 38-44.
- [3] OKAZAKI Y, FURUNO M, KASUKAWA T, et al. Analysis of the mouse transcriptome based on functional annotation of 60,770 full-length cDNAs[J]. *Nature*, 2002, 420(6915): 563-573.
- [4] CARNINCI P, KASUKAWA T, KATAYAMA S, et al. The transcriptional landscape of the mammalian genome[J]. *Science*, 2005, 309(5740): 1559-1563.
- [5] DJEBALI S, DAVIS C A, MERKEL A, et al. Landscape of transcription in human cells[J]. *Nature*, 2012, 489(7414): 101-108.
- [6] GUTTMAN M, AMIT I, GARBER M, et al. Chromatin signature reveals over a thousand highly conserved large non-coding RNAs in mammals[J]. *Nature*, 2009, 458(7235): 223-227.
- [7] OHHATA T, HOKI Y, SASAKI H, et al. Crucial role of anti-sense transcription across the Xist promoter in Tsix-mediated Xist chromatin modification[J]. *Development*, 2008, 135(2): 227-235.
- [8] 夏天,肖丙秀,郭俊明.长链非编码RNA的作用机制及其研究方法[J]. *遗传*, 2013, 35(3): 269-280.
- [9] 李睿,杨永芳,李冉,等.长链非编码RNA的功能及其作用机制[J]. *生命科学*, 2016, 28(6): 703-711.
- [10] MERCER T R, DINGER M E, MATTICK J S. Long non-coding RNAs: Insights into functions[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(3): 155-159.
- [11] CAO X, YEO G, MUOTRI A R, et al. Noncoding RNAs in the mammalian central nervous system[J]. *Annual Review of Neuroscience*, 2006, 29(1): 77-103.
- [12] DERRIEN T, JOHNSON R, BUSSOTTI G, et al. The GENCODE v7 catalog of human long noncoding RNAs: Analysis of their gene structure, evolution, and expression[J]. *Genome Research*, 2012, 22(9): 1775-1789.
- [13] 于红.表观遗传学:生物细胞非编码RNA调控的研究进展[J]. *遗传*, 2009, 31(11): 1077-1086.
- [14] ZUCKERMAN B, ULITSKY I. Predictive models of subcellular localization of long RNAs[J]. *RNA*, 2019, 25: 557-572.
- [15] MELÉ M, MATTIOLI K, MALLARD W, et al. Chromatin environment, transcriptional regulation, and splicing distinguish lncRNAs and mRNAs[J]. *Genome Research*, 2017, 27(1): 27-37.
- [16] MA L, BAJIC V B, ZHANG Z. On the classification of long non-coding RNAs[J]. *RNA Biology*, 2013, 10(6): 924-933.
- [17] PONTING C P, OLIVER P L, REIK W. Evolution and functions of long noncoding RNAs[J]. *Cell*, 2009, 136(4): 629-641.
- [18] MUKHERJEE N, CALVIELLO L, HIRSEKORN A, et al. Integrative classification of human coding and noncoding genes through RNA metabolism profiles[J]. *Nature Structural & Molecular Biology*, 2016, 24: 86-96.
- [19] ZUCKERMAN B, ULITSKY I. Predictive models of subcellular localization of long RNAs[J]. *RNA*, 2019, 25: 557-572.
- [20] ULITSKY I. Evolution to the rescue: Using comparative genomics to understand long non-coding RNAs[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2016, 17: 601-614.
- [21] 苏晓娜,谢青梅,陈峰.长链非编码RNA及其在畜禽生长调控中的研究进展[J]. *中国畜牧兽医*, 2016, 43(1): 197-203.
- [22] ZHANG Z K, LI J, GUAN D, et al. A newly identified lncRNA *MAR1* acts as a miR-487b sponge to promote skeletal muscle dif-

- ferentiation and regeneration[J]. *Journal of Cachexia, Sarcopenia and Muscle*, 2018, 9(3): 613-626.
- [23] WANG J, REN Q, HUA L, et al. Comprehensive analysis of differentially expressed mRNA, lncRNA and circRNA and their ceRNA networks in the longissimus dorsi muscle of two different pig breeds [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(5): 1107.
- [24] GAO P F, GUO X H, DU M, et al. LncRNA profiling of skeletal muscles in large white pigs and Mashen pigs during development [J]. *Journal of Animal Science*, 2017, 95(10): 4239-4250.
- [25] LUO J, SHEN L, GAN M, et al. Profiling of skeletal muscle tissue for long non-coding RNAs related to muscle metabolism in the Qingyu pig at the growth inflection point[J]. *Animal Bioscience*, 2021, 34(8): 1309-1320.
- [26] YU X, WANG Z, SUN H, et al. Long non-coding MEG3 is a marker for skeletal muscle development and meat production traits in pigs[J]. *Animal Genetics*, 2018, 49(6): 571-578.
- [27] HUANG Z Y, LI L, LI Q Q, et al. The effect of lncRNA TCONS_00815878 on differentiation of porcine skeletal muscle satellite cells[J]. *Hereditas*, 2019, 41(12): 1119-1128.
- [28] WU T, WANG S, WANG L, et al. Long noncoding RNA (lncRNA) CTTN-IT1 elevates skeletal muscle satellite cell proliferation and differentiation by acting as ceRNA for YAP1 through absorbing miR-29a in Hu sheep[J]. *Front Genet*, 2020, 11: 843.
- [29] WEI C, WU M, WANG C, et al. Long noncoding RNA lncSEMT modulates IGF2 expression by sponging miR-125b to promote sheep muscle development and growth[J]. *Cellular Physiology and Biochemistry*, 2018, 49(2): 447-462.
- [30] YUAN C, ZHANG K, YUE Y, et al. Analysis of dynamic and widespread lncRNA and miRNA expression in fetal sheep skeletal muscle[J]. *PeerJ*, 2020, 8: e9957.
- [31] 王利宏. LNCRNA-TCONS_00153891-miRNA-29a-YAP1 调控湖羊肌肉细胞增殖的分子机制研究[D]. 扬州:扬州大学, 2019.
- [32] 王瑞雪, 刘佳森, 李蕴华, 等. 苏尼特羊不同生长期肌肉组织 lncRNA 的差异表达分析[J]. *中国农业大学学报*, 2021, 26(1): 51-61.
- [33] LIU M, LI B, PENG W, et al. LncRNA-MEG3 promotes bovine myoblast differentiation by sponging miR-135[J]. *Journal of Cellular Physiology*, 2019, 234(10): 18361-18370.
- [34] SONG C, YANG Z, JIANG R, et al. lncRNA IGF2 as regulates bovine myogenesis through different pathways [J]. *Molecular Therapy-Nucleic Acids*, 2020, 21: 874-884.
- [35] ZHANG X, CHEN M, LIU X, et al. A novel lncRNA, lnc403, involved in bovine skeletal muscle myogenesis by mediating KRAS/Myf6[J]. *Gene*, 2020, 751: 144706.
- [36] REN T, LI Z, ZHOU Y, et al. Sequencing and characterization of lncRNAs in the breast muscle of Gushi and Arbor Acres chickens[J]. *Genome*, 2018, 61(5): 337-347.
- [37] LI Y, JIN W, ZHAI B, et al. lncRNAs and their regulatory networks in breast muscle tissue of Chinese Gushi chickens during late postnatal development[J]. *BMC Genomics*, 2021, 22(1): 44.
- [38] CUI J X, ZENG Q F, CHEN W, et al. Analysis and preliminary validation of the molecular mechanism of fat deposition in fatty and lean pigs by high-throughput sequencing [J]. *Mammalian Genome*, 2019, 30(3/4): 71-80.
- [39] WANG L, XIE Y, CHEN W, et al. Identification and functional prediction of long noncoding RNAs related to intramuscular fat content in Laiwu pigs[J]. *Animal Bioscience*, 2022, 35(1): 115-125.
- [40] HUANG W, ZHANG X, LI A, et al. Genome-wide analysis of mRNAs and lncRNAs of intramuscular fat related to lipid metabolism in two pig breeds[J]. *Cellular Physiology and Biochemistry*, 2018, 50(6): 2406-2422.
- [41] KUMAR H, SRIKANTH K, PARK W, et al. Transcriptome analysis to identify long non coding RNA (lncRNA) and characterize their functional role in back fat tissue of pig[J]. *Gene*, 2019, 703: 71-82.
- [42] SUN Y, CHEN X, QIN J, et al. Comparative analysis of long noncoding RNAs expressed during intramuscular adipocytes adipogenesis in fat-type and lean-type pigs [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66(45): 12122-12130.
- [43] JIANG R, LI H, HUANG Y, et al. Transcriptome profiling of lncRNA related to fat tissues of Qinchuan cattle [J]. *Gene*, 2020, 74: 144587.
- [44] HUANG J, ZHENG Q, WANG S, et al. High-throughput RNA sequencing reveals NDUFC2-AS lncRNA promotes adipogenic differentiation in Chinese Buffalo (*Bubalus bubalis* L.) [J]. *Genes (Basel)*, 2019, 10(9): 689.
- [45] MA L, ZHANG M, JIN Y, et al. Comparative transcriptome profiling of mRNA and lncRNA related to tail adipose tissues of sheep[J]. *Front Genet*, 2018, 9: 365.
- [46] HAN F, LI J, ZHAO R, et al. Identification and co-expression analysis of long noncoding RNAs and mRNAs involved in the deposition of intramuscular fat in Aohan fine-wool sheep [J]. *BMC Genomics*, 2021, 22(1): 98.
- [47] ZHANG M, MA X, ZHAI Y, et al. Comprehensive transcriptome analysis of lncRNAs reveals the role of lncAD in chicken intramuscular and abdominal adipogenesis [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(11): 3678-3688.
- [48] ZHANG X, BAO Q, JIA C, et al. Genome-wide detection and sequence conservation analysis of long non-coding RNA during hair follicle cycle of yak [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 681.
- [49] ZHANG M, LI F, SUN J W, et al. LncRNA IMFNCR promotes intramuscular adipocyte differentiation by sponging miR-128-3p and miR-27b-3p[J]. *Front Genet*, 2019, 10: 42.
- [50] ZHENG Y, WANG Z, ZHU Y, et al. LncRNA-000133 from secondary hair follicle of Cashmere goat: Identification, regulatory network and its effects on inductive property of dermal papilla cells[J]. *Animal Biotechnology*, 2020, 31(2): 122-134.
- [51] GE W, WANG S H, SUN B, et al. Melatonin promotes Cashmere goat (*Capra hircus*) secondary hair follicle growth: A view

- from integrated analysis of long non-coding and coding RNAs [J]. *Cell Cycle*, 2018, 17(10): 1255-1267.
- [52] BAI W L, ZHAO S J, WANG Z Y, et al. LncRNAs in secondary hair follicle of cashmere goat: Identification, expression, and their regulatory network in Wnt signaling pathway [J]. *Animal Biotechnology*, 2018, 29(3): 199-211.
- [53] JIAO Q, YIN R H, ZHAO S J, et al. Identification and molecular analysis of a lncRNA-HOTAIR transcript from secondary hair follicle of cashmere goat reveal integrated regulatory network with the expression regulated potentially by its promoter methylation [J]. *Gene*, 2019, 688: 182-192.
- [54] SU T, YU H, LUO G, et al. The interaction of lncRNA XLOC-2222497, AKR1C1, and progesterone in porcine endometrium and pregnancy [J]. *International Journal Molecular Science*, 2020, 21(9): 3232.
- [55] HU H, FU Y, ZHOU B, et al. Long non-coding RNA TCONS_00814106 regulates porcine granulosa cell proliferation and apoptosis by sponging miR-1343 [J]. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 2021, 520: 111064.
- [56] YANG C X, WANG P C, LIU S, et al. Long noncoding RNA 2193 regulates meiosis through global epigenetic modification and cytoskeleton organization in pig oocytes [J]. *Journal of Cellular Physiology*, 2020, 235(11): 8304-8318.
- [57] WANG X, YANG C, GUO F, et al. Integrated analysis of mRNAs and long noncoding RNAs in the semen from Holstein bulls with high and low sperm motility [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 2092.

Progress on Long Non-coding RNAs Related to the Regulation of Animal Traits

LIU Guang-li¹, PENG Wei², WANG Hong-li³, LIU Xian⁴, ZHANG Hui-xia³,
ZHANG Jun², YANG Guo-jie³, RU Bao-rui⁴, LEI Chu-zhao¹, HUANG Yong-zhen^{1*}

(1. College of Animal Science and Technology, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100;

2. Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Xining 810016;

3. Jiaxian Animal Husbandry Bureau, Jiaxian, Henan 467100; 4. Henan Provincial Animal Husbandry General Station, Zhengzhou 450008)

Abstract: Long non-coding RNAs (lncRNAs) are a class of non-coding RNAs (nt) greater than 200 nucleotides in lengths produced during gene transcription. LncRNAs are usually expressed at lower levels than mRNAs and do not have highly conserved sequences and lack open reading frames, but they have stronger tissue-specific expression patterns. LncRNAs can perform their functions by interacting with DNA, RNA (mRNA, miRNA, cyclic RNA) and proteins, and thus can act as signaling molecules, inducers, etc. to regulate complex gene expression networks. As a new regulatory molecule, lncRNA is becoming a new important player in the regulation of gene expression, and recent studies have shown that it is closely linked to the regulation of animal traits in livestock. In this paper, we review the role of lncRNAs in muscle growth and differentiation, fat deposition, hair follicle development and reproduction in animals, aiming to provide a basis for the application of lncRNAs in genetic breeding of livestock.

Key words: lncRNA; muscle growth and differentiation; fat deposition; hair follicle development; reproduction