

于雪然,薛欣月,田颖,等.水稻长链非编码 RNA 的研究进展[J].江苏农业科学,2022,50(15):23-30.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.15.004

水稻长链非编码 RNA 的研究进展

于雪然,薛欣月,田颖,杜怀东,李培富,马天利

(宁夏优势特色作物现代分子育种重点实验室/宁夏大学农学院,宁夏银川 750021)

摘要:长链非编码 RNA(lncRNAs)是一类长度在 200 bp 以上,不具备编码蛋白功能的内源性 RNA 分子,被认为是许多生物过程中的重要调节因子。近年来,lncRNA 是生物学领域的研究热点。研究发现,水稻 lncRNAs 可以与生物大分子(蛋白质、DNA 和 RNA)相互作用,在水稻生长发育(如调节水稻生殖过程)、应对生物胁迫(如参与抗稻瘟病和褐飞虱病害)及非生物胁迫过程(如低温、高温、干旱、盐碱、重金属胁迫和营养元素缺乏)中发挥着重要功能。尽管在水稻中研究 lncRNAs 已经取得了一些进展,这为未来水稻 lncRNAs 的研究打下了良好基础,但是水稻 lncRNAs 参与生长发育及应对各种胁迫反应过程的分子机制和调节过程依然值得探索和深入研究。对近年来已经发表的重要水稻 lncRNAs 进行总结,列举可用于水稻 lncRNAs 分析的主要生物信息数据库,综述水稻 lncRNAs 研究的现状和进展,并讨论目前存在的问题及发展前景,以期今后研究水稻 lncRNAs 的功能及其在农作物中的应用提供参考,对水稻 lncRNAs 的进一步研究提供建议及思路。

关键词:lncRNAs;水稻;生物信息数据库;胁迫反应;调控

中图分类号:S511.032 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)15-0023-08

1992 年首次在人类中发现了长链非编码 RNA (lncRNAs)^[1]。它最初被认为是一种不具备功能的“转录噪音”,是一段不具备编码功能的 RNA 序列^[2]。随着研究的不断深入,人们逐渐意识到 lncRNAs 在基因的表达调节中起着重要的作用。1999 年,古井宏等在对水稻和转基因大豆的表达分析中也发现了 lncRNA,这是一个与水稻根瘤菌形成有关的 lncRNA - *OsENOD40*^[3]。通过表达分析表明,水稻 *ENOD40* 与豆科植物 *ENOD40* 具有共同的特性,并且可能在茎维管束的分化过程中起作用^[3]。

当前,水稻作为主要粮食作物之一,是世界上大部分人口的主食。已有研究表明,水稻中 lncRNAs 不仅参与水稻多个生长发育过程,而且在水稻参与非生物逆境反应及病害防御等过程中也发挥重要功能。虽然近年来植物 lncRNAs 的研究取得了一些进展,但是总体而言,水稻 lncRNAs 的研究

还不够深入。本文就近年来水稻中已发现的 lncRNAs 的种类、参与的生物学过程、发挥的作用机制及与水稻相关的 lncRNAs 生物信息数据库进行综述及展望,期望能为更深入地了解水稻中的 lncRNAs 提供借鉴。

1 水稻 lncRNAs 的相关数据库

人们在研究核糖核酸的过程中发现了许多形状大小各不相同的非编码 RNAs。非编码 RNAs 基因的进化与蛋白质编码基因的进化有所不同,在大多数情况下,蛋白质编码基因都是通过部分复制和后续序列的差异过程产生的^[4]。lncRNAs 的进化主要是由于从影响染色质调节、增强子功能或其他过程的各个启动子中选择转录而来,且随时间流逝可以获得调控因子的结合位点^[5]。lncRNAs 的形成大致通过以下 5 种方式完成:(1)一个蛋白质编码基因框架被破坏,从而突变转化成为一个功能性非编码 RNA,同时整合了转座因子序列^[6]。(2)随着染色体重排后,2 个未转录的序列区域和先前分离良好的序列并置,产生 1 个多外显子非编码 RNA。(3)通过反向转座复制非编码基因,产生功能性非编码反向基因或非功能性非编码反向假基因^[7]。(4)非编码 RNA 中的相邻重复是由 2 个串联重复结构产生的。(5)功能性非编码 RNA 来源于转座

收稿日期:2021-10-08

基金项目:宁夏自然科学基金(编号:2021AAC03086);宁夏重点研发项目引才专项(编号:2019BEB04014)。

作者简介:于雪然(1996—),女,内蒙古赤峰人,硕士研究生,研究方向为水稻遗传育种。E-mail:yxr_cf@163.com。

通信作者:马天利,博士,讲师,研究方向为水稻遗传育种。E-mail:tianlima2018@163.com。

因子的插入或分离^[8]。

随着植物中的 lncRNAs 不断被发现和深入研究,与植物 lncRNAs 相关的生物信息数据库也相继出现,如 LncRNAdb、PLncdb、PlantNATsDB 等。已知 lncRNAs 在水稻生长过程中对部分基因的表达起调

节作用,但具体的作用机制和调控途径研究有限,特别是在生物技术、农业和基础研究等方面具有重要作用的 lncRNAs 仍缺乏全面的鉴定和功能注释。下边列举主要和水稻相关的数据库以期为后续的研究提供有效依据(表 1)。

表 1 水稻 lncRNAs 相关数据库

名称	特点	网址	参考文献
CANTATAdb	可通过检索获得 lncRNAs 的序列、表达谱以及多肽信息	http://cantata.amu.edu.pl/20%2C%20http://yeti.amu.edu.pl/CANTATA	[9]
GreeNC	通过与 Swiss - Prot 蛋白质序列数据库及 CPC 软件相结合,可获得候选的 lncRNAs 数据	http://greenc.sciencedesigners.com/wiki/Main_Page	[10]
PLNlncRbase	通过植物种类名称或关键字在该数据库中搜索,可得到相应的植物 lncRNAs 信息	http://bioinformatics.ahau.edu.cn/PLNlncRbase	[11]
EVLncRNA	提供与疾病相关的功能性 lncRNAs 及其与其他生物大分子的相互作用	http://biophy.dzu.edu.cn/EVLncRNAs	[12]
PNRD	可提供多种功能搜索及分析工具	http://structuralbiology.cau.edu.cn/PNRD	[13]
PLncPRO	预测精度高,适合植物 lncRNAs 的查询		[14]
IC4R - 2.0	可以显著提高水稻基因结构的完整性,识别大量新基因,整合多种功能注释	http://ic4r.org/	[16]
PLncDB V2.0	可用于植物 lncRNAs 数据挖掘研究,为植物中的 lncRNAs 研究提供了全面的资料	http://plncdb.tobacodb.org/	[17]
RiceLncPedia	以表达谱和多组学特征系统地表现了水稻 lncRNAs	http://3dgenome.hzau.edu.cn/RiceLncPedia	[18]

CANTATAdb 数据库由最初的 10 种模式物种扩展到现在的 39 个物种,收录了大部分植物的 lncRNAs 信息,数量高达 239 631 种 lncRNAs,是植物最大的 lncRNAs 数据库。其中包括已知的水稻 lncRNAs,共 38 529 种,转录数达 450 170 个^[9]。

GreeNC 数据库收录了 49 个物种的 lncRNAs^[10],其中包括 37 种植物和 6 种藻类,总 lncRNAs 超过 120 000 个,具有不少于 20 万条带注释的转录本。其中与水稻有关的 lncRNAs 有 4 495 个。

PLNlncRbase 涵盖了 43 种植物的 lncRNAs,共 1 187 个。具有可以使用植物种类名称或 lncRNAs 标识符搜索,以及从界面中检索植物 lncRNAs 条目等优点^[11]。

EVLncRNA 是经过低通量实验验证的 lncRNAs 数据库,包括 LncRNAdb、LncRANDisease、Lnc2Cancer 和 PLNlncRBase,以及其他先前未涵盖的功能和特定信息所建立的 lncRNAs,共 1 543 个。其中有 428 个 lncRNAs 是来自 44 个植物物种的,这之中也包括部分水稻的 lncRNAs^[12]。

PNRD 是植物的微小核糖核酸(miRNA)数据

库,满足了对植物 miRNA 研究的需求^[13]。充分利用大量公共资源的方法,为植物非编码 RNA(ncRNA)的基础研究提供了便利。目前该数据库已从 150 种植物中收集了 11 类不同类型的 ncRNA,共计 25 739 种。包括 lncRNAs、tRNA、rRNA、tasiRNA、snRNA 和 snoRNA 等。其中已经验证的水稻 lncRNAs 有 38 个,未预测具体功能的水稻 lncRNAs 有 1 个。

PLncPRO 是一个利用转录组数据,使用随机森林算法对编码和长非编码数据进行分类,从而预测植物中非编码基因的数据库^[14]。与其他现有工具相比,PLncPRO 具有更好的预测精度。在干旱或盐胁迫条件下,利用 PLncPRO 在水稻中发现了 3 714 个高置信度 lncRNAs^[15]。

IC4R - 2.0 包含 3 215 个 lncRNA 位点和 6 259 个转录本,但没有相关的多组特征^[16]。该数据库,在水稻基因组中系统地表征了长链非编码 RNA(lncRNA)和环状 RNA(circRNA)。性能评估结果表明,与之前的注释系统相比,IC4R - 2.0 实现了更高的完整性和质量,这主要归功于应用了大量的基因组注释 RNA - Seq 数据。

PLncDB V2.0 根据 13 834 个 RNA - Seq 数据集整理得到了 80 种植物的 1 246 372 个 lncRNAs, 这其中包含从 98 个 RNA - Seq 文库中鉴定的 11 565 个水稻 lncRNAs 信息^[17]。PLncDB V2.0 整合来自其他 4 个资源(包括 EVLncRNA、RNAcentral 等)的 lncRNAs 信息, 界面友好, 具有很多特点, 例如可以使用多种工具可视化 lncRNA 表达模式和表观遗传信号, 具有高达 5 个内置搜索引擎用于 lncRNAs 的研究, 还提供了 lncRNAs 的可能靶标和调控网络。

RiceLncPedia 是一个精选的水稻 lncRNAs 数据库, 包括 2 312 个公开可用的 RNA - Seq 文库, 6 965 个水稻 lncRNAs^[18]。并按以下方式分为 5 类: (1) lncRNAs 在不同组织、发育阶段和胁迫处理中的表达谱; (2) lncRNAs 与基因组变异的关联; (3) lncRNAs 与表型的联系; (4) lncRNAs 和转座子元件的重叠信息; (5) 预测为 miRNAs 靶标或 miRNA 前体的 lncRNAs。

2 lncRNAs 在水稻生长发育中的作用

随着全基因组芯片及高通量测序数据的不断积累, 研究发现在现有的物种中, 大部分基因组是可以转录的, 但只有大约 2% 的基因可以编码基因组^[19]。近年来, 对基因的特异性和高通量研究发现, 水稻中的一些 lncRNAs 参与多种生物学功能的调控过程, 可以与蛋白、DNA 和 RNA 相互作用, 以 RNA 的形式在多种层面上参与调节水稻的分子生物学功能, 包括水稻的生殖生长、抗逆及胁迫过程等^[20-23]。研究证明, lncRNAs 作为一种生物调节因子参与了水稻的生命调节过程, 在水稻不同的生长发育过程中具有特异性, 在水稻的生长发育过程中起到了非常重要的作用。

2.1 非生物胁迫

非生物胁迫是水稻生长发育中常见的抑制因素。水稻需要优化其生长和代谢过程, 来适应环境的变化。研究发现, 水稻中的非生物胁迫, 如低温、高温、干旱、盐碱、重金属等均与 lncRNAs 有关(图 1)。许多表达下调多聚腺苷酸化(DPA)的 lncRNAs 通过参与激活多组应激反应基因的方式, 影响水稻脱落酸的生物合成、转运和代谢过程^[24]。当水稻所处环境温度过高或过低时, 一些 DPA lncRNAs 通过负调控相关酶活性的方式参与水稻的抗逆过程^[25]。Shin 等发现 1 种 lncRNA (*Chr03G0008*) 在冷处理条

件下, 参与了幼苗的应激反应^[26]。Leng 等在鉴定水稻孕穗期的冷敏感 lncRNAs 时, 共得到 1 485 个 lncRNAs, 其中有 566 个被发现具有差异表达^[27]。Luo 等研究发现, 暴露于高温胁迫下的水稻受精 10 d 后, 在收获的穗中鉴定得到了 578 个 lncRNAs, 其中包括 14 个显著上调表达基因及 45 个显著下调表达基因。在这 59 个差异表达的基因中, 有 32 个被预测到参与了淀粉的代谢和分解过程, 表明这些基因参与胚乳淀粉的形成, 从而进一步影响蛋白的形成^[28]。Qi 等研究发现, 在干旱胁迫下, 鉴定得到 1 092 个与 lncRNAs 有关的差异表达基因, 该结果为水稻品种抗旱性的遗传改良提供了候选调控因子^[29]。Li 等在水稻干旱反应研究过程中发现, 有 6 885 个转录本和 238 个 lncRNAs 参与其中。*TCONS-00028567* 作为 *osa-MIR1428e* 的前体, 调节关键基因 *SAPK10*, 通过参与脱落酸信号传导的方式, 调节水稻短期干旱记忆的过程^[30]。此外, Yuan 等发现, 一些与干旱有关的 DPA lncRNAs 参与了细胞壁的加厚和脱落酸的转运过程^[24]。Singh 等在对水稻盐胁迫的研究中发现, 水稻中有 3 714 个高置信度的 lncRNAs 参与该过程, 其中有 27.2% 的 lncRNAs 至少在 1 种胁迫中差异表达^[14]。

目前已有转录组学相关研究表明, 水稻中存在大量的 lncRNAs, 且此类 lncRNAs 在水稻细胞对氮磷的反应、磷饥饿和非生物胁迫等相关通路中均有注释^[31]。Shin 等发现, 在氮磷缺乏的情况下, *IPSI* 的表达发生改变。这表明, *IPSI* 可能参与了氮磷平衡的调控。在氮磷饥饿条件下, *Chr03G00017* 在水稻根中表达水平增加。在缺氮根中, *Chr03G0008* 表现出对氮饥饿反应的诱导表达模式^[26]。

许多 lncRNAs 在镉、砷和铁等金属胁迫下发挥作用。镉、砷等金属是植物生长发育过程中的必需元素, 日益加剧的镉、砷污染与水稻生产有直接关系, 其在水稻中的可食用部分大量增加, 严重影响了人类的健康^[32]。Chen 等利用基因组测序技术发现, lncRNAs 可以通过选择性剪接及靶模模拟物的方式参与控制水稻的镉代谢过程, 使与半胱氨酸和甲硫氨酸代谢途径相关的基因发生显著变化^[33]。通过这些研究可知, 在镉胁迫下, lncRNAs 通过顺式调节富含半胱氨酸的代谢基因, 反式调节光合作用和次生代谢物来减轻镉的毒性, 从而激活各种生理生化反应。Tang 等在研究水稻对砷胁迫的 lncRNAs 的响应中发现了 56 个 lncRNAs, 表明 lncRNAs 参与

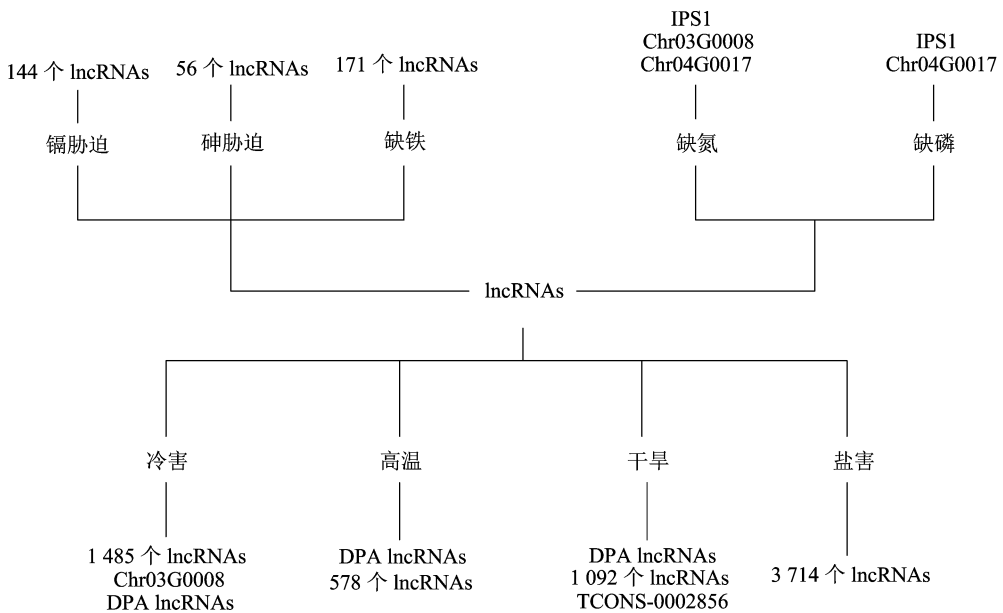


图1 水稻 lncRNAs 对部分非生物胁迫的响应

了砷胁迫的信号传递^[34]。

铁缺乏会直接影响水稻的生长发育,导致水稻产量和品质下降。Wang 等发现,有 171 个 lncRNAs 在缺铁条件下在水稻茎和根中被鉴定出来,其中有数个 lncRNAs 可以作为 miRNAs 或内源性靶模拟物来调节铁相关基因的表达^[35]。许多 lncRNAs 参与了水稻的铁转运过程及光合作用,表明 lncRNAs 在调节铁稳态中起作用。

2.2 生物胁迫

生物胁迫在水稻生产中存在着严重的风险。为了应对这一系列风险,水稻已经进化出一套防御机制。近年来研究发现,lncRNAs 是水稻应对胁迫机制的重要组成部分(图 2)^[36]。

水稻是全世界最主要的谷类作物之一,但在许多地区,由于稻瘟病的影响,水稻产量出现了严重损失^[37-40]。Jain 等在研究水稻接种稻瘟病病菌时,从 3 种不同的抗性水稻品系中分别发现了 1 429、1 927、1 981 个 lncRNAs 参与其中^[41]。Wang 等发现了与稻瘟病病菌相关的水稻基因,其中有 83 个 lncRNAs 在感染稻瘟病病菌后上调,78 个下调,其中 1 个上调的 lncRNAs 来源于茉莉酸合成基因,茉莉酸调节水稻的稻瘟病抗性,由此可知 lncRNAs 可通过参与茉莉酸的合成调节水稻稻瘟病的抗性^[42]。Tang 等在水稻的感染和发育过程中发现了与稻曲病相关的 lncRNAs,并对其做了 RNA-Seq 分析,得到了 1 724 个 lncRNAs^[43]。Cao 等研究水稻防御黑条矮缩病毒(RBSDV)和条纹病毒(RSV)时,发现了

1 925 个 lncRNAs。其中 *Os-LNC1812* 可能以脱落酸通路中涉及的脱落酸应答元件结合因子(*ABF*)(*Os01t0867300-01*)为靶点,通过靶向病原体的方式参与脱落酸信号通路,从而影响脱落酸的表达^[44]。Zhang 等对感染和未感染黑条矮缩病毒的水稻进行了转录组分析,发现 22 个 lncRNAs 被鉴定为差异表达基因,其中大多数基因参与水稻和病原体的相互作用,并在感染后表现为上调表达^[45]。

了解昆虫 lncRNAs 的特性和功能对于水稻病虫害防御有很大作用。Xiao 等在研究褐飞虱对水稻的影响中检测到 2 439 个 lncRNAs,这些 lncRNAs 在褐飞虱的高繁殖力和毒力适应性方面均有重要作用^[46]。Chen 等对条纹叶枯病病毒在灰飞虱中的传播过程中发现,lncRNA(*XLOC-015088*)可能参与了水稻免疫系统抵抗病毒入侵的活动^[47]。袁祝婷对褐飞虱 lncRNAs 基因的表达及功能分析中发现,lncRNAs 参与了褐飞虱的生殖发育,通过干扰褐飞虱的生殖过程可以达到阻止病毒传播的目的^[48]。研究发现,lncRNAs 有可能在未来发展成为有价值的抗植物病原体的分子农药。

2.3 生长发育

lncRNAs 在调节水稻的生长发育方面也发挥着重要作用(表 2)。Wang 等研究发现了 1 种由相邻基因簇的反义链转录而来的 lncRNA,命名为 *LAIR*。*LAIR* 过表达时,几个 *LRK* 基因表达水平上调,达到水稻增产的效果^[49]。Zhang 等研究发现,*XLOC-007072* 和 *XLOC-0063639* 作为靶模拟物作用于

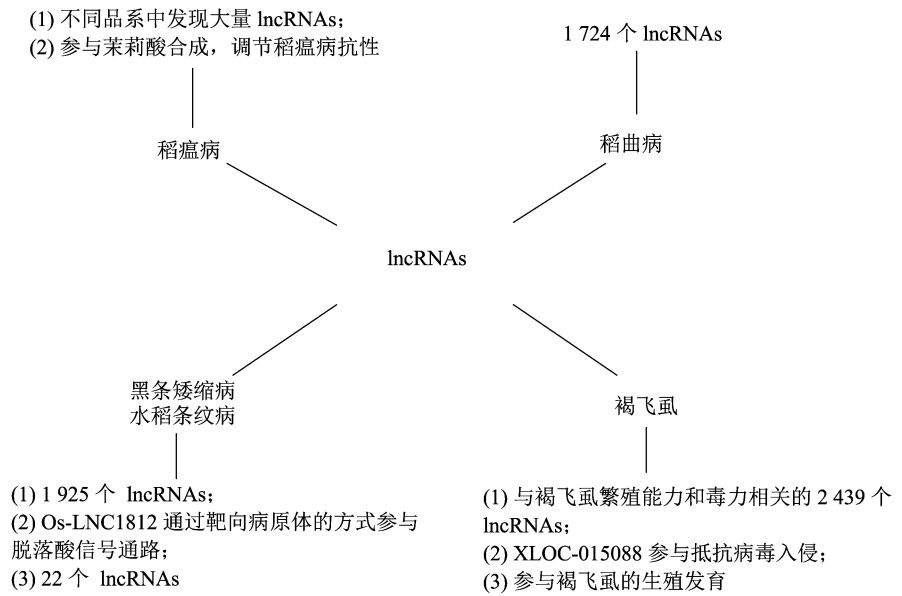


图2 水稻 lncRNAs 对病虫害的响应

表 2 lncRNAs 在调控水稻生长发育中的作用

LncRNAs	机制	在生长发育中的作用	参考文献
LAIR	调节几个 <i>LRK</i> 基因	调节水稻产量	[49]
XLOC - 007072	OsmiR160 的目标模拟物	调节花和种子发育	[50]
XLOC - 0063639	OsmiR164 的目标模拟物	调节花和种子发育	[50]
XLOC - 057324	不确定	参与穗发育和有性生殖	[50]
osa - eTM160	负调控 osa - miR160	参与花药发育	[51]
ESP	不确定	与圆锥花序结构相关	[52]
LNC - Os03g44325	与种子颜色相关的单核苷酸多态性有关	与种子形态相关	[53]
LNC - Os05g27795	与叶片短绒毛相关的单核苷酸多态性有关	与叶片形态相关	[53]
TL	顺式调节 OsMYB60	保持叶片扁平	[54]
miR2118	PMS1T 靶模模拟物	导致雄性不育	[55]
LDMAR	影响 LDMAR 启动子区域的 DNA 甲基化	调节雄性不育	[56 - 57]

相关基因,其在雌蕊、花药、早期穗及种子的表达中极高,*XLOC - 057324* 在穗部发育和繁殖中也发挥作用^[50]。这些结果表明,lncRNAs 可以调节花和种子发育,在穗发育和繁殖中也发挥着重要作用。Wang 等证明了 *osa - eTM160* 通过靶向模拟的方式减弱了 *osa - miR160* 在花药发育早期对 *osa - ARF18*(mRNA) 的抑制,*osa - eTM160* 通过负调控 *osa - miR160* 的方式增强了 *osa - ARF18* 的表达^[51]。上述研究表明具有靶向模拟功能的 lncRNAs 可能作为时间调节因子来调节特定发育阶段的 miRNAs 的作用,以此参与水稻的生殖生长过程。Luan 等报道了 *ESP* 可能是来源于基因的反义 lncRNA,其表观遗传修饰在水稻穗部发挥作用^[52]。Wang 等发现了与种子形态和叶片形态相关的基因 *LNC -*

Os03g44325 和 *LNC - Os05g27795*^[53]。这些 lncRNAs 在水稻生长发育中起重要作用。内源性 lncRNA *TWISTED LEAF (TL)* 是从水稻中 *R2R3 MYB* 转录因子基因座 *OsMYB60* 的相反链转录而来的,*TL* 的下调和 *OsMYB60* 的过表达都会导致转基因水稻的叶片畸变,表明 *TL* 可能顺式调控 *OsMYB60*,使叶片形态在生长过程中发生改变^[54]。

雄性不育系是杂交水稻育种过程中的一个重要基础。Fan 等发现由光周期敏感雄性不育 (*Pms1*) 基因座产生的 lncRNAs 与水稻光周期敏感不育有关^[55]。*Pms1* 位点参与 *PMSIT* 的编码过程。在长日照条件下,*miR2118* 参与了花药的积累过程。当这些 lncRNAs 积累到一定水平时,会导致雄性不育。Ding 等克隆了 1 个长度为 1 236 个碱基的基

因,用于控制光周期敏感雄性不育,命名为 *LDMAR*^[56]。在长日照条件下,水稻花粉的正常发育需要一定水平的 *LDMAR* 基因表达量,而 *LDMAR* 是通过影响 *LDMAR* 启动子区域的 DNA 甲基化来调节水稻光周期敏感雄性不育^[57]。

Liu 等在水稻生殖发育过程中发现了大量的 lncRNAs^[58]。预测这些 lncRNAs 可能参与了水稻细胞减数分裂、有丝分裂及雌配子体的发育等过程。在此过程中,lncRNAs 可能通过作用于相关基因、作为 miRNA 前体或诱饵分子等机制参与水稻胚珠发育和雌配子体败育。但这一研究仍处于预测阶段,具体功能仍待进一步验证。

综上所述,水稻 lncRNAs 调节光周期敏感雄性不育、减数分裂前生殖细胞的发育、减数分裂的进程、胚珠发育和雌配子体发育的过程,从而调节水稻生殖过程^[59]。lncRNAs 通过影响重要的农艺性状,如籽粒产量、雄性不育和叶型,在调节水稻生长发育中起着复杂的作用。lncRNAs 的功能不仅仅是在应激反应中,还有更多 lncRNAs 在细胞发育过程、激素信号和生理需求中的功能还有待探索^[36]。对水稻生长发育相关基因的进一步研究可能会促进水稻产量、品质等的提高。

3 展望

现有的科学研究丰富了水稻 lncRNAs 的研究内容,补充了该领域的研究范畴,填补了研究空白,对水稻 lncRNAs 的发展具有非常重要的作用。展望未来,可以从以下几个方面加强 lncRNAs 的深入研究。

(1) lncRNAs 的结构复杂,样本数量不足,识别较为困难。虽然存在许多 lncRNAs 数据库,但大多数数据库只关注少数特定物种,对于水稻 lncRNAs 注释的数量很少。许多已发表的报告证实了水稻 lncRNAs 的关键生物学作用(例如细胞分化、基因调控、胁迫响应等)^[60]。然而,对于这种特定的 lncRNAs,仍然缺乏以水稻 lncRNAs 为主的数据存储和功能注释的数据库。目前已知的水稻相关 lncRNAs 数据库规模很小(仅包含数百个 lncRNAs),并且在重点(疾病或相互作用)方面具有特定性^[18]。对此,可以针对水稻实现统一的数据库管理,提出相应的 lncRNAs 注释及预测,有效提高水稻 lncRNAs 的研究。

(2) lncRNAs 预测软件在动物上特别是癌症方面研究较多,在植物上,尤其是水稻方面研究较少,

目前还没有一种科学界一致同意的预测方法,因此很难进行跨物种的比较^[61-64]。如果想进一步探究 lncRNAs 在水稻中的调控机制,还需要结合多个学科进行研究,如生物信息学、遗传学等。同时,随着相关技术的进一步发展,我们将对 lncRNAs 的功能和机制进行更加完整的理解和研究。lncRNAs 也将作物遗传育种、生物资源开发、植物细胞工程等领域发挥更加重要的作用^[37,49]。

(3) 虽然目前对 lncRNAs 在水稻中的功能研究越来越多,但有关水稻的研究仍然较少。目前已有大量研究发现 lncRNAs 参与水稻胁迫、抗逆及生长发育等过程,但针对其响应的全面调查仍然有限,许多 lncRNAs 仍然不知道确切的基因组注释和功能意义^[41]。随着 lncRNAs 新的来源不断被发现的同时,其分类的方法也应不断更新。此外,lncRNAs 并不是以单一的方式发挥作用,通常与其他非编码基因和蛋白编码基因相互作用而发挥功能。目前很多研究都表明 lncRNAs 可与 miRNA 相互作用发挥调控机制,一条 lncRNA 可能受不同作用机制影响^[24,26]。加强对 lncRNAs 功能方面更加科学有效的研究,使 lncRNAs 在水稻育种、种质创新等方面发挥更重要的作用。

参考文献:

- [1] Bhatia G, Goyal N, Sharma S, et al. Present scenario of long non-coding RNAs in plants[J]. Non-Coding RNA, 2017, 3(2): 16.
- [2] Hüttenhofer A, Schattner P, Polacek N. Non-coding RNAs: hope or hype? [J]. Trends in Genetics, 2005, 21(5): 289-297.
- [3] Kouchi H, Takane K I, So R B, et al. Rice ENOD40: isolation and expression analysis in rice and transgenic soybean root nodules[J]. The Plant Journal, 1999, 18(2): 121-129.
- [4] Ponting C P, Oliver P L, Reik W. Evolution and functions of long noncoding RNAs[J]. Cell, 2009, 136(4): 629-641.
- [5] Palazzo A F, Koonin E V. Functional long non-coding RNAs evolve from junk transcripts[J]. Cell, 2020, 183(5): 1151-1161.
- [6] Duret L, Chureau C, Samain S, et al. The Xist RNA gene evolved in eutherians by pseudogenization of a protein-coding gene [J]. Science, 2006, 312(5780): 1653-1655.
- [7] Hutchinson J N, Ensminger A W, Clemson C M, et al. A screen for nuclear transcripts identifies two linked noncoding RNAs associated with SC35 splicing domains[J]. BMC Genomics, 2007, 8: 39.
- [8] Conley A B, Miller W J, Jordan I K. Human *Cis* natural antisense transcripts initiated by transposable elements [J]. Trends in Genetics, 2008, 24(2): 53-56.
- [9] Szcześniak M W, Bryzgalov O, Ciomborowska - Basheer J, et al. CANTATAdb 2.0: expanding the collection of plant long noncoding RNAs[M]//Chekanova J A, Wang H L V. Plant long non-coding

- RNAs. New York; Humana Press, 2019; 415–429.
- [10] Paytavi – Gallart A, Sanseverino W, Aiese Cigliano R. A walkthrough to the use of GREEP: the plant lncRNA database [M]//Chekanova J A, Wang H L V. Plant long non – coding RNAs. New York; Humana Press, 2019; 397–414.
 - [11] Xuan H D, Zhang L Z, Liu X S, et al. PLNlncRbase: a resource for experimentally identified lncRNAs in plants [J]. Gene, 2015, 573 (2): 328–332.
 - [12] Zhou B L, Zhao H Y, Yu J F, et al. Experimentally validated plant lncRNAs in EVLncRNAs database [M]//Chekanova J A, Wang H L V. Plant long non – coding RNAs. New York; Humana Press, 2019; 431–437.
 - [13] Yi X, Zhang Z H, Ling Y, et al. PNRD: a plant non – coding RNA database [J]. Nucleic Acids Research, 2015, 43 (D1): D982–D989.
 - [14] Singh U, Khemka N, Rajkumar M S, et al. PLncPRO for prediction of long non – coding RNAs (lncRNAs) in plants and its application for discovery of abiotic stress – responsive lncRNAs in rice and chickpea [J]. Nucleic Acids Research, 2017, 45 (22): e183.
 - [15] Shankar R, Bhattacharjee A, Jain M. Transcriptome analysis in different rice cultivars provides novel insights into desiccation and salinity stress responses [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 23719.
 - [16] Sang J, Zou D, Wang Z N, et al. IC4R – 2.0: rice genome reannotation using massive RNA – seq data [J]. Genomics, Proteomics & Bioinformatics, 2020, 18 (2): 161–172.
 - [17] Jin J J, Lu P, Xu Y L, et al. PLncDB V2.0: a comprehensive encyclopedia of plant long noncoding RNAs [J]. Nucleic Acids Research, 2020, 49 (D1): D1489–D1495.
 - [18] Zhang Z F, Xu Y, Yang F, et al. RiceLncPedia: a comprehensive database of rice long non – coding RNAs [J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19 (8): 1492–1494.
 - [19] Tsai M C, Spitale R C, Chang H Y. Long intergenic noncoding RNAs; new links in cancer progression [J]. Cancer Research, 2011, 71 (1): 3–7.
 - [20] Guttman M, Rinn J L. Modular regulatory principles of large non – coding RNAs [J]. Nature, 2012, 482 (7385): 339–346.
 - [21] Yang J R, Zhang J Z. Human long noncoding RNAs are substantially less folded than messenger RNAs [J]. Molecular Biology and Evolution, 2015, 32 (4): 970–977.
 - [22] Costa F F. Non – coding RNAs; new players in eukaryotic biology [J]. Gene, 2005, 357 (2): 83–94.
 - [23] Shimura H, Masuta C. Plant subviral RNAs as a long noncoding RNA (lncRNA): analogy with animal lncRNAs in host – virus interactions [J]. Virus Research, 2016, 212: 25–29.
 - [24] Yuan J P, Li J R, Yang Y, et al. Stress – responsive regulation of long non – coding RNA polyadenylation in *Oryza sativa* [J]. The Plant Journal, 2018, 93 (5): 814–827.
 - [25] Hirayama T, Shinozaki K. Research on plant abiotic stress responses in the post – genome era: past, present and future [J]. The Plant Journal, 2010, 61 (6): 1041–1052.
 - [26] Shin S Y, Jeong J S, Lim J Y, et al. Transcriptomic analyses of rice (*Oryza sativa*) genes and non – coding RNAs under nitrogen starvation using multiple omics technologies [J]. BMC Genomics, 2018, 19 (1): 532.
 - [27] Leng Y, Sun J, Wang J G, et al. Genome – wide lncRNAs identification and association analysis for cold – responsive genes at the booting stage in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. The Plant Genome, 2020, 13 (2): e20020.
 - [28] Luo R J, Cao R J, Jiao G A, et al. The involvement of long non – coding RNAs in the formation of high temperature – induced grain chalkiness in rice [J]. Plant Growth Regulation, 2018, 86 (2): 263–271.
 - [29] Qi W D, Chen H P, Yang Z Z, et al. Systematic characterization of long non – coding RNAs and their responses to drought stress in Dongxiang wild rice [J]. Rice Science, 2020, 27 (1): 21–31.
 - [30] Li P, Yang H, Wang L, et al. Physiological and transcriptome analyses reveal short – term responses and formation of memory under drought stress in rice [J]. Frontiers in Genetics, 2019, 10: 55.
 - [31] Xu X W, Zhou X H, Wang R R, et al. Functional analysis of long intergenic non – coding RNAs in phosphate – starved rice using competing endogenous RNA network [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 20715.
 - [32] Wang M E, Chen W P, Peng C. Risk assessment of Cd polluted paddy soils in the industrial and township areas in Hunan, Southern China [J]. Chemosphere, 2016, 144: 346–351.
 - [33] Chen L, Shi S L, Jiang N F, et al. Genome – wide analysis of long non – coding RNAs affecting roots development at an early stage in the rice response to cadmium stress [J]. BMC Genomics, 2018, 19 (1): 2–10.
 - [34] Tang Z H, Xu M, Ito H, et al. Deciphering the non – coding RNA – level response to arsenic stress in rice (*Oryza sativa*) [J]. Plant Signaling & Behavior, 2019, 14 (9): 1629268.
 - [35] Wang S D, Sun S, Guo R Z, et al. Transcriptomic profiling of Fe – responsive lncRNAs and their regulatory mechanism in rice [J]. Genes, 2021, 12 (4): 2–17.
 - [36] Nejat N, Mantri N. Emerging roles of long non – coding RNAs in plant response to biotic and abiotic stresses [J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2018, 38 (1): 93–105.
 - [37] 汪杰, 李世明, 王楚桃, 等. 水稻育种发展趋势及直播耐淹水萌发研究进展 [J]. 中国种业, 2020 (8): 4–7.
 - [38] 蒋刚, 黄乾龙, 李贤勇, 等. 抗稻瘟病粳型水稻三系不育系 Q6A 的选育 [J]. 杂交水稻, 2020, 35 (5): 25–26.
 - [39] 李小盛, 卢东柏, 曾文斌, 等. 抗稻瘟病杂交水稻新组合金龙优粤禾丝苗 [J]. 杂交水稻, 2020, 35 (4): 119–121.
 - [40] 李桂华. 水稻稻瘟病田间症状及综合防治技术 [J]. 中国农业文摘 – 农业工程, 2020, 32 (4): 63–64.
 - [41] Jain P, Sharma V, Dubey H, et al. Identification of long non – coding RNA in rice lines resistant to Rice blast pathogen *Magnaporthe oryzae* [J]. Bioinformation, 2017, 13 (8): 249–255.
 - [42] Wang L L, Jin J J, Li L H, et al. Long non – coding RNAs responsive to blast fungus infection in rice [J]. Rice, 2020, 13 (1):

- 77.
- [43] Tang J T, Chen X Y, Yan Y Q, et al. Comprehensive transcriptome profiling reveals abundant long non – coding RNAs associated with development of the rice false smut fungus, *Ustilaginoidea virens* [J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(9): 4998 – 5013.
- [44] Cao W L, Gan L M, Cao J Y, et al. Transcriptional landscape of pathogen – responsive lncRNAs reveals OS_ LNC1812 – induced disease resistance by abscisic acid pathway in rice [Z/OL]. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-244393/v1>.
- [45] Zhang T Z, Liang Q, Li C Y, et al. Transcriptome analysis of rice reveals the lncRNA – mRNA regulatory network in response to rice black – streaked dwarf virus infection [J]. Viruses, 2020, 12(9): 951 – 976.
- [46] Xiao H M, Yuan Z T, Guo D H, et al. Genome – wide identification of long noncoding RNA genes and their potential association with fecundity and virulence in rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* [J]. BMC Genomics, 2015, 16: 1 – 16.
- [47] Chen M Y, Ye W Y, Xiao H M, et al. LncRNAs are potentially involved in the immune interaction between small brown planthopper and rice stripe virus [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18(12): 2814 – 2822.
- [48] 袁祝婷. 褐飞虱长链非编码 RNA 基因 *BPHOGS10005591 – OT2* 的表达及功能分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2017.
- [49] Wang Y, Luo X, Sun F, et al. Overexpressing lncRNA LAIR increases grain yield and regulates neighbouring gene cluster expression in rice [J]. Nature Communications, 2018, 9: 1 – 9.
- [50] Zhang Y C, Liao J Y, Li Z Y, et al. Genome – wide screening and functional analysis identify a large number of long noncoding RNAs involved in the sexual reproduction of rice [J]. Genome Biology, 2014, 15(12): 2 – 16.
- [51] Wang M, Wu H J, Fang J, et al. A long noncoding RNA involved in rice reproductive development by negatively regulating osa – miR160 [J]. Science Bulletin, 2017, 62(7): 470 – 475.
- [52] Luan X, Liu S C, Ke S W, et al. Epigenetic modification of ESP, encoding a putative long noncoding RNA, affects panicle architecture in rice [J]. Rice, 2019, 12(1): 2 – 8.
- [53] Wang H, Niu Q W, Wu H W, et al. Analysis of non – coding transcriptome in rice and maize uncovers roles of conserved lncRNAs associated with agriculture traits [J]. The Plant Journal, 2015, 84(2): 404 – 416.
- [54] Liu X, Li D Y, Zhang D L, et al. A novel antisense long noncoding RNA, *TWISTED LEAF*, maintains leaf blade flattening by regulating its associated sense R2R3 – MYB gene in rice [J]. New Phytologist, 2018, 218(2): 774 – 788.
- [55] Fan Y R, Yang J Y, Mathioni S M, et al. PMS1T, producing phased small – interfering RNAs, regulates photoperiod – sensitive male sterility in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(52): 15144 – 15149.
- [56] Ding J H, Lu Q, Ouyang Y D, et al. A long noncoding RNA regulates photoperiod – sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(7): 2654 – 2659.
- [57] Zhou H, Liu Q J, Li J, et al. Photoperiod – and thermo – sensitive genic male sterility in rice are caused by a point mutation in a novel noncoding RNA that produces a small RNA [J]. Cell Research, 2012, 22(4): 649 – 660.
- [58] Liu H L, Wang R H, Mao B G, et al. Identification of lncRNAs involved in rice ovule development and female gametophyte abortion by genome – wide screening and functional analysis [J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 90.
- [59] Komiya R, Ohyanagi H, Niihama M, et al. Rice germline – specific Argonaute MEL1 protein binds to phasiRNAs generated from more than 700 lincRNAs [J]. The Plant Journal, 2014, 78(3): 385 – 397.
- [60] Gao C X, Zheng X W, Li H B, et al. Roles of lncRNAs in rice: advances and challenges [J]. Rice Science, 2020, 27(5): 384 – 395.
- [61] Deng Y L, Luo H, Yang Z Y, et al. LncAS2Cancer: a comprehensive database for alternative splicing of lncRNAs across human cancers [J]. Briefings in Bioinformatics, 2020, 22(3): 179.
- [62] Zhang S H, He X L, Zhang R, et al. LncR2metasta: a manually curated database for experimentally supported lncRNAs during various cancer metastatic events [J]. Briefings in Bioinformatics, 2020, 22(3): 178.
- [63] Li Y Y, Li X C, Yang Y S, et al. TRlnc: a comprehensive database for human transcriptional regulatory information of lncRNAs [J]. Briefings in Bioinformatics, 2021, 22(2): 1929 – 1939.
- [64] Napoli S. LncRNAs and available databases [M] // Chekanova J A, Wang H L V. Plant Long Non – Coding RNAs. New York: Humana Press, 2021: 3 – 26.