

网络出版时间:2012-04-16 15:40

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20120416.1540.026.html>

植物 miRNA 抗逆性研究进展

马风勇^{1a}, 朱永兴², 石晓霞^{1a}, 许 兴^{1b}

(1 宁夏大学 a 生命科学学院, b 农学院, 宁夏 银川 750021; 2 宁夏农林科学院 宁夏农业生物技术重点实验室, 宁夏 银川 750002)

[摘 要] 在逆境胁迫下, 植物中的 miRNA 能够迅速表达并作用于某些与逆境相关的基因, 启动植物的某些抗逆信号系统, 提高植物抵御不良环境危害的能力。文章就 miRNA 的合成、作用机制、进化特点及其在植物对高盐和干旱等胁迫中的抗逆作用机制进行了综述, 并对植物 miRNA 的研究发展趋势进行了展望。

[关键词] miRNA; 逆境; 盐胁迫; 干旱胁迫

[中图分类号] S184

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2012)05-0217-07

Research development of plant microRNAs in the environmental stress

MA Feng-yong^{1a}, ZHU Yong-xing², SHI Xiao-xia^{1a}, XU Xing^{1b}

(1 a College of Life Science, b College of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021, China; 2 Ningxia Key Laboratory of Agro-biotechnology, Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Science, Yinchuan, Ningxia 750002, China)

Abstract: The plants miRNA can express fast and play the role of some genes associated with stress, to start signal system to improve resilience against adverse environmental hazards of plant capacity under stressed conditions. This paper focused on the synthesis of plant miRNA, mechanism, characteristics and evolution in plants of high salt and drought stress in the role of resilience, and the plant miRNA research and development trends of the prospect.

Key words: miRNA; stress; salt stress; drought stress

20 世纪 90 年代初, 研究者发现 RNA 沉默现象与 miRNA 有关^[1]。在植物中, Carrington 等^[2]于 2002 年首次在拟南芥中克隆到 miRNA。之后, 研究者相继发现, miRNA 在植物对于干旱^[3]、冻害^[4]、高盐^[5]和高温^[6]等逆境胁迫的反应中起着重要作用。近年来, 关于 miRNA 的研究受到越来越多的关注, 研究者希望能从中找到抗逆境胁迫的新途径。本文对植物 miRNA 的合成、作用机制和进化特点进行了总结, 分析其在植物响应高盐和干旱等逆境胁迫中的作用特点及机理, 并对相关研究的发展趋势进行了综述, 旨在系统深入了解植物 miRNA 的相关知识, 为未来的 miRNA 研究提供参考。

1 植物 miRNA 的合成、作用机制及进化

1.1 植物 miRNA 的合成与作用机制

植物 miRNA 基因由 RNA 聚合酶 II 转录而成, 通常以单拷贝形式存在, 也有少量以多拷贝形式存在。miRNA 转录的初级产物为 miRNA 的前体 (pri-miRNA), pri-miRNA 最重要的特征是能够形成发夹形状的茎环结构。pri-miRNA 分子通常只有 1 个茎环结构, 即能产生 1 个 miRNA; 但在某些生物体内, pri-miRNA 分子也会有 2 个或 2 个以上的茎环结构, 因此就能产生 2 个或多个 miRNA^[7]。

* [收稿日期] 2011-07-26

[基金项目] 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目“重要耐盐、耐低温基因的生物学整合效应分析研究”(G2006CB100106)

[作者简介] 马风勇(1986—), 男, 回族, 宁夏同心人, 在读硕士, 主要从事耐盐植物基因研究。E-mail: ma-fy110@163.com

[通信作者] 许 兴(1959—), 男, 宁夏银川人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事植物逆境生理生态与分子生物学研究。

E-mail: xuxingscience@126.com

在植物中,miRNA 在细胞核内经过类似于 RNAaseⅢ 酶的 DCL 蛋白 2 次切割后,生成双聚体 miRNA:miRNA_{*}。位于双聚体和环末端之间的、距离环末端 15~17 个碱基的一段序列是加工蛋白精确识别的关键位点。在拟南芥中,DCL 蛋白切割 pri-miRNA 需要在 HYL1 (HYPO NASTICLEAV-ES1)、SE(SERRATE)等蛋白的辅助下才能进行。其中,HYL1 蛋白 N 末端的 2 个 A 型结合结构域既可以结合双链 mRNA,也可以帮助 Argonaute (AGO)蛋白在剪切完成后,使 miRNA 作为向导链被组装入 miRNA 沉默复合体(miRNA-induced silencing complex,miRISC),互补链 miRNA_{*}则被迅速降解^[8]。SE 基因编码的 C2H2 型锌指蛋白 SE 则在 pri-miRNA 5' 的去帽及内含子剪切过程中发挥着重要功能^[9]。

miRNA 双聚体被剪切后,其 2 个 3' 末端核酸的 2' 羟基经过 HEN1 蛋白的甲基化作用后,再由 HASTY 蛋白运送到细胞质中与 AGO 蛋白结合,从而形成由 miRNA 介导的 miRISC。在 AGO 蛋白的 N 末端、PAZ、MID 和 PIWI 4 个结构域中,PAZ 区能结合和识别双链 miRNA 3' 末端悬垂的 2 个核苷酸,PIWI 区则是切割 mRNA 的催化中心^[10]。

植物中的 miRNA 与靶基因的作用,多表现为对靶基因 mRNA 的切割与降解,少部分表现为翻译

抑制。在 miRNA 的切割过程中,其 5' 端的 2~8 位残基是与靶 mRNA 互补的核心元件,切割位点是与 miRNA 10~11 位核苷酸残基配对的靶 mRNA 的 ORF 区^[11];靶基因被切割后,miRNA 继续识别和切割其他目标 mRNA。而在 miRNA 的翻译抑制过程中,miRNA 的主要作用位点是靶 mRNA 的 3' UTR 区,其通过改变靶 mRNA 上的核糖体密度或特异降解新合成的多肽达到抑制 mRNA 翻译的目的^[12]。

1.2 植物 miRNA 的进化

一般情况下,抗逆性基因及其启动子在碱基序列上的 GC 含量与植物的抗逆能力有关,GC 含量越高其抗逆性越强。在有关 miRNA 的研究中也发现,miRNA 启动子中 GC 含量越高,植物的抗逆性就越强;而且 GC 含量高的 miRNA,一般可呈现出多种抗逆性^[13];同时,GC 含量越高,基因的稳定性越强,在进化上也越保守。由于受到功能的制约,在很大程度上,多数 miRNA 在不同植物之间相当保守,这不仅反映在成熟的 miRNA 序列之间的高度保守性上,还反映在形成二级结构的两翼序列的高度保守方面^[14]。对于同一 miRNA 基因,它在不同植物之间除序列的保守性外,也有一定的差异性(表 1)。

表 1 不同 miRNA 在不同物种中的保守性与差异性

Table 1 Different miRNA conserved and differed in other plants

miRNA 种类 miRNA species	miRNA 序列(5'-3') miRNA sequence(5'-3')	植物种类 Plant species								
		水稻 <i>Oryza sativa</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	玉米 <i>Zea mays</i>	高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	大豆 <i>Glycine max</i>	甘蔗 <i>Saccharum offcinarum</i>	苜蓿 <i>Medicago truncatula</i>	杨树 <i>Populus trichocarpa</i>	小立碗藓 <i>Physcomitrella patens</i>
miR156a	UGACAGAAGAGAGAGAGCACA	+	—	+	+	+	—	+	—	—
miR156b	UGACAGAAGAGAGUGAGCAC	+	+	+	+	+	+	—	+	+
miR157	UUGACAGAAGAUAGAGAGCAC	—	+	—	—	+	—	—	+	—
miR159a	AUUGGAUUGAAGGGAGCUCCG	+	+	+	+	+	+	+	+	+
miR159b	UUUGGAUUGAAGGGAGCUCUG	+	+	+	+	+	+		+	—
miR159c	UUUGGAUUGAAGGGAGCUCCU	+	+	+	+	+	+	+	+	+
miR159d	UUUGGAUUGAAGGGAGCUCUA	+	+	+	+	+	+	—	+	+
miR159e	AUUGGAUUGAAGGGAGCUCCA	+	+	+	+	+	+	—	+	—
miR160a	UGCCUGGCUCCUGUAUGCCA	+	+	+	—	—	—	—	—	—
miR160b	UGCCUGGCUCCUGUAUGCCG	+	+	+	+	+	—	+	+	—
miR160c	UGCCUGGCUCCUGAAUGCCA	+	+	+	—	+	—	+	+	+
miR162	UCGAUAAACCUCUGCAUCCAG	+	+	+	+	—	—	+	+	—
miR164a	UGGAGAAGCAGGGCACGUGCA	+	+	+	+	—	—	—	+	—
miR164b	UGGAGAAGCAGGGCACGUGCG	+	+	—	+	—	—	—	+	—
miR164c	UGGAGAAGCAGGGCACGUGAG	—	—	—	—	—	—	—	+	—
miR164d	UGGAGAAGCAGGGCACAUGCU	—	+	+	—	—	—	—	+	—
miR165	UCGGACCAGGCUUCAUCCCC	+	+	+	+	+	—	—	+	—
miR166a	UCGGACCAGGCUUCAUCCCC	+	+	+	+	+	—	+	+	—
miR166b	UCGGACCAGGCUUCAUCCCCU	+	+	+	+	+	—	+	+	—

续表 1 Continued table 1

miRNA 种类 miRNA species	miRNA 序列(5'-3') miRNA sequence(5'-3')	植物种类 Plant species								
		水稻 <i>Oryza sativa</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	玉米 <i>Zea mays</i>	高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	大豆 <i>Glycine max</i>	甘蔗 <i>Saccharum of fcinarum</i>	苜蓿 <i>Medicago truncatula</i>	杨树 <i>Populus trichocarpa</i>	小立碗藓 <i>Physcomitrella patens</i>
miR166c	UCGGACCAGGCUUCAUCCUU	+	+	+	+	+	—	+	+	—
miR166d	UCGGACCAGGCUUCAUCCC	+	+	+	+	+	—	+	+	—
miR167a	UGAAGCUGCCAGCAUGAUCUA	+	+	+	+	+	—	—	+	—
miR167b	UGAAGCUGCCAGCAUGAUCUGG	+	+	+	+	+	—	—	+	—
miR167c	UGAAGCUGCCAGCAUGAUCUG	+	+	+	+	+	+	—	+	—
miR167d	UGAAGCUGCCAGCAUGAUCUU	+	—	—	+	—	+	—	+	—
miR168a	UCGCUUGGUGCAGAU CGGGAC	—	+	+	—	+	+	+	—	—
miR168b	UCGCUUGGUGCAGGUCGGGAA	+	+	+	+	+	+	—	+	—
miR169a	UGAGCCAAGGAUGACUUGCCG	+	+	+	+	+	—	+	+	—
miR169b	UAGCCAAGGAUGACUUGCCCA	+	+	—	+	+	—	+	+	—
miR169c	UAGCCAAGGAUGACUUGCCGG	—	—	+	+	—	—	+	+	—
miR170	UGAUUGAGCCGUGUCAAUAUC	+	—	+	+	—	—	—	—	—
miR171a	UUGAGCCGUGCCAAUAUCAC	+	+	+	+	—	—	—	+	—
miR171b	UGAUUGAGCCGUGCCAAUAUC	+	+	+	+	—	—	+	+	—
miR172	AGAAUCUUGAUGAUGCUGCAU	+	+	—	+	+	—	—	+	—
miR390	AAGCUCAGGAGGGAUAGCGCC	+	+	—	—	—	—	—	+	—
miR391	UUCGCAGGAGAGAUAGCGCCA	—	+	+	+	—	—	—	+	—
miR393	UCCAAAGGGAUCGCAUUGAUC	+	+	+	+	—	—	+	+	—
miR394	UUGGCAUUCUGUCCACCUC	+	+	+	+	—	—	—	+	—
miR396	UUCCACAGCUUUCUUGAACUU	+	+	+	+	+	—	—	+	+
miR399	UGCCAAAGGAGAGUUGCCCUA	+	+	—	+	+	+	—	+	—

注:“+”表示相似度高;“—”表示相似度低。同一种 miRNA 在不同物种中的相似度越高,其保守性越强,反之则差异性越大。
Note:“+” indicates high degree of similarity;“—” indicates low degree of similarity. The same miRNA in different species,the higher the similarity,the greater conservative,otherwise the difference is greater.

2 miRNA 与盐胁迫

目前,土地盐渍化已经成为一个世界性的问题。研究发现,植物在逆境胁迫下 miRNA 被诱导表达,且某些 miRNA 在植物对逆境胁迫的响应过程中发挥着重要作用。Shen 等^[15]、Fang 等^[16]、Jagadeeswaran 等^[17]与田鑫^[18]研究发现,水稻或拟南芥在高盐处理条件下,miR171b,miR171f,miR172a,miR172b,miR172d,miR2005,miR398 和 miR393 的表达量均呈下降趋势,植株的耐盐性提高。田鑫^[18]、Sunkar 等^[19]与 Zhou 等^[20]研究发现,拟南芥在高盐处理条件下,miR396,miR165,miR319,miR159,miR394,miR158,miR169,miR156h,miR167a,miR167c,miR167d,miR168,miR397b 和 miR402 的表达量均呈上升趋势,此时植株的耐盐效果明显。Lu 等^[21]发现,在盐胁迫下,杨树中的 miR530a,miR1445,miR1446a,miR1446e,miR1447,miR171l 和 miR171n 的表达量呈下降趋势,而 miR482.2 和 miR1450 的表达量呈上升趋势。由此可见,在盐胁迫下,miRNA 通过表达量的上调或下降来提高植物的耐盐性。在盐胁迫下,同一种 miR-

NA 的表达量在时间和物种上存在着很大的差异性^[22],Yu 等^[23]研究发现,用 NaCl 处理杨树 3~4 h,miR398 的含量呈上升趋势,但 48 h 后却呈下降趋势;同样用 NaCl 处理拟南芥,miR398 的含量却没有明显变化。

研究发现,miRNA 并不是直接参与植物耐盐性的调控,而是通过调控相关耐盐基因发挥抗盐作用的(表 2)。在高盐条件下,转 miR402 基因的拟南芥种子萌发率和幼苗的生长速度均较野生型好;但在同样条件下,转 miR417 基因的拟南芥幼苗茎秆粗壮,植株生长缓慢^[24]。这是因为 miR402 能诱导 DML3 基因的表达,进而促使 ROS1 基因的表达,从而起到抗盐作用。但 miR417 的作用机制目前尚不清楚,推测其可能通过使脱落酸(ABA)合成过量影响植株的生长。Gao 等^[25]发现,在水稻和拟南芥中过表达 miR393 能明显提高植株的耐盐碱性,原因在于 miR393 能调控与耐盐相关的基因 P5CDH 和 SRO5 的表达^[26]。在拟南芥中过表达 miR395c 和 miR395e 能提高植株的耐盐性^[27]。将 miR169 家族的 miR169g 和 miR169n 导入水稻后发现,水稻的耐盐性有所提高^[28]。

表 2 部分植物 miRNA 对逆境胁迫的应答
Table 2 Response to stress part of plant miRNA

miRNA 名称 miRNA ID	靶基因 Target gene	逆境应答类型 Response to stress type	物种 species
miR156	<i>SPL,SPB</i>	盐、干旱、紫外线 Salt,drought,UV	拟南芥、水稻、玉米、大麦 <i>A. thaliana,O. sativa,Z. mays,Hordeum vulgare</i>
miR157	<i>SPL</i>	冷、紫外线 Cold,UV	水稻、苜蓿、大麦 <i>O. sativa,M. truncatula,H. vulgare</i>
miR159	<i>MYB</i>	盐、干旱、冷、ABA、紫外线 Salt,drought,cold,ABA,UV	拟南芥、水稻 <i>A. thaliana,O. sativa</i>
miR160	<i>ARF</i>	干旱、冷、紫外线 Drought,cold,ABA,UV	拟南芥、水稻、玉米 <i>A. thaliana,O. sativa,Z. mays</i>
miR162	<i>P450</i>	盐、干旱、冷 Salt,drought,cold	拟南芥、水稻、玉米 <i>A. thaliana,O. sativa,Z. mays</i>
miR164	<i>NAC</i>	盐、干旱、冷、高温 Salt,drought,cold,heat	拟南芥、水稻、玉米 <i>A. thaliana,O. sativa,Z. mays</i>
miR165	<i>HD-ZIP</i>	盐、干旱、紫外线 Salt,drought,UV	拟南芥、水稻 <i>A. thaliana,O. sativa</i>
miR166	<i>HD-ZIP</i>	干旱、冷、紫外线 Drought,cold,UV	水稻、玉米、大麦 <i>O. sativa,Z. mays,H. vulgare</i>
miR167	<i>ARF</i>	盐、干旱、冷、紫外线 Salt,drought,cold,UV	拟南芥、水稻、玉米 <i>A. thaliana,O. sativa,Z. mays</i>
miR168	<i>AGO1,PZE40,TF</i>	盐、干旱、冷、ABA Salt,drought,cold,ABA	拟南芥、玉米、杨树 <i>A. thaliana,Z. mays,P. trichocarpa</i>
miR169	<i>NF-YA</i>	干旱、冷、紫外线 Drought,cold,UV	拟南芥、水稻、玉米、苜蓿 <i>A. thaliana,O. sativa,Z. mays,M. truncatula</i>
miR170	<i>SCL</i>	紫外线 UV	拟南芥、水稻 <i>A. thaliana,O. sativa</i>
miR171	<i>SCL</i>	干旱、冷、紫外线 Drought,cold,UV	拟南芥、玉米、大麦、马铃薯 <i>A. thaliana,Z. mays,H. vulgare,Solanum tuberosum</i>
miR172	<i>AP2</i>	冷、紫外线 Cold,UV	拟南芥、水稻 <i>A. thaliana,O. sativa</i>
miR319	<i>MYB</i>	干旱、冷、ABA、紫外线 Drought,cold,ABA,UV	拟南芥、水稻 <i>A. thaliana,O. sativa</i>
miR393	<i>TIR1</i>	盐、冷、干旱、ABA、紫外线 Salt,cold,drought,ABA,UV	拟南芥、水稻、杨树 <i>A. thaliana,O. sativa,P. trichocarpa</i>
miR394	<i>TIR1</i>	干旱 Drought	水稻 <i>O. sativa</i>
miR395	<i>APS</i>	盐、干旱、冷、ABA Salt,drought,cold,ABA	水稻、玉米、苜蓿、杨树 <i>O. sativa,Z. mays,M. truncatula,P. trichocarpa</i>
miR396	<i>GRL</i>	盐、干旱、冷 Salt,drought,cold	拟南芥、水稻、玉米 <i>A. thaliana,O. sativa,Z. mays</i>
miR397	<i>Laccase</i>	盐、干旱、冷、ABA Salt,drought,cold,ABA	拟南芥、水稻 <i>A. thaliana,O. sativa</i>
miR398	<i>CSD</i>	盐、干旱、冷 Salt,drought,cold	拟南芥、水稻、苜蓿 <i>A. thaliana,O. sativa,M. truncatula</i>
miR399	<i>PHO2</i>	盐、干旱、冷、ABA Salt,drought,cold,ABA	苜蓿 <i>M. truncatula</i>
miR402	<i>DML3</i>	干旱 Drought	拟南芥 <i>A. thaliana</i>
miR403	<i>Argonaute</i>	干旱、冷 Drought,cold	拟南芥、葡萄 <i>A. thaliana,Vitis vinifera</i>
miR408	<i>SBP</i>	干旱、冷 Drought,cold	水稻、大麦 <i>O. sativa,H. vulgare</i>
miR444	<i>A-1b</i>	高温 Heat	拟南芥、水稻 <i>A. thaliana,O. sativa</i>
miR474	<i>PDH,PPR</i>	干旱 Drought	水稻 <i>O. sativa</i>
miR776	<i>CIPK</i>	盐、干旱 Salt,drought	拟南芥 <i>A. thaliana</i>
miR815	<i>Nip</i>	盐、干旱 Salt,drought	苜蓿 <i>M. truncatula</i>
miR530	<i>HD-ZIP</i>	盐、干旱 Salt,drought	水稻 <i>O. sativa</i>
miR827	<i>SPX</i>	抗菌 Anti-microbial	拟南芥 <i>A. thaliana</i>
miR828	<i>MYB</i>	盐、旱 Salt,drought	拟南芥、葡萄 <i>A. thaliana,V. vinifera</i>
miR857	<i>Laccase</i>	干旱 Drought	拟南芥 <i>A. thaliana</i>
miR858	<i>MYB</i>	干旱 Drought	拟南芥、番茄 <i>A. thaliana,Lycopersicum esculentum</i>
miR1073	<i>CSD</i>	盐、干旱 Salt,drought	小立碗藓 <i>P. patens</i>
miR1218	<i>NAM/ATAF/CUC3</i>	盐、干旱 Salt,drought	小立碗藓 <i>P. patens</i>
miR1223	<i>NAC</i>	盐、干旱、冷、高温 Salt,drought,cold,heat	小立碗藓 <i>P. patens</i>
miR1436	<i>WRKY</i>	盐、干旱、冷、高温 Salt,drought,cold,heat	水稻 <i>O. sativa</i>
miR1514	<i>NAC</i>	盐、干旱、冷、高温 Salt,drought,cold,heat	大豆 <i>G. max</i>

miRNA 对其他盐离子胁迫也有响应。miR395 受低硫胁迫诱导时,其表达量会升高并激活 ATP 硫化酶基因的表达,增加对硫的吸收^[29]。在低磷胁迫下,植物体内 miR399 的表达量急剧上升,并使泛素结合酶(UBC)的表达量下降,促使植物主根延长,提高磷高亲和力转运子的表达(如 AtPT1),以维持植物体内磷的稳定^[30]。

3 miRNA 与干旱胁迫

干旱是植物生存过程中常遇到的逆境之一,其对世界作物产量的影响在诸多自然逆境中占首要地位。在拟南芥中发现,miR393, miR319, miR397, miR157, miR167, miR168, miR171 和 miR408 在干旱条件下表达量提高^[31-32]。苜蓿在缺水条件下, miR393, miR398a 和 miR408 的表达量呈上升趋势,而 miR169 在根中的含量下调^[33];在豌豆^[34]、玉米^[35]、大麦^[36]和小麦^[37]中均发现相关的 miRNA 能被干旱和 ABA 诱导表达。

Eul-Won 等^[38]在马铃薯中发现,随着干旱时间的延长,miR171a, miR171b 和 miR171c 含量逐渐增加,因为 miR171 能激活 SCR 基因表达 SCL 蛋白,改变植物根系结构,激活赤霉素(GA)信号转导途径,因而可对植物起到抗旱作用。在干旱条件下,拟南芥中 NFYA5 的存在可以使 miR169 的表达下调,从而发挥抗旱作用^[39]。在水稻中,miR169g 可以通过调节抗旱转录因子 CBF/DREB 而起到抗旱作用^[3]。

miRNA 对植物激素也有调控作用。在拟南芥叶片中发现,miR396 的靶点是 6 个生长激素释放因子(*GRF*)基因编码的转录因子,这些转录因子主要控制植物叶片的生长,在拟南芥中过表达 miR396a 和 miR396b 后,发现拟南芥叶片变窄,气孔密度下降,抗旱能力提高^[40]。拟南芥 TIR1 蛋白是植物生长素受体, *TIR1* mRNA 是 miR393 的作用靶标^[41], miR393 可以通过调节 TIR1 来调控信号通路提高植物的抗旱性;转录激活因子 NAC1 能调节转运抑制效应因子 TIR1,调控侧根的生长。miR164 发生突变后,可导致植物生长素信号通路发生中断, NAC1 mRNA 的表达量上调,增加侧根的形成,从而提高植物的抗旱性;而 miR164 过表达则使 NAC1 基因表达量下调,减少侧根的形成^[42],使植物的抗旱能力下降。拟南芥的生长素应答因子(auxin response factor, ARF) ARF10 和 ARF16 是 miR160 的调控靶标。miR160 通过转录特异剪切控

制这 2 个生长素应答因子的表达。在 miR160 转基因植物和 arf10-2、arf16-2 双突变体中, ARF10 和 ARF16 蛋白的缺失或减少可使根冠细胞分化受阻,分裂失控,形成类似于肿瘤的结构,并导致根尖干细胞群的异位扩大,造成植株根系缺陷,生长受阻,抗旱性下降^[43]。同时,miR160 也能通过 ABA 信号途径和生长素来调控种子萌发^[38]。

综上所述,miRNA 对植物抗旱的调节是多途径的,且主要集中在抗旱性的信号转导途径上。研究发现,miRNA 在植物体中受到多个信号途径的调控,如 miR159、miR165o、miR164 和 miR167 都受到植物激素脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)等信号传导途径的调节^[44],因此,干旱胁迫不仅会诱导植物蛋白质编码基因的表达,也会诱导一些非蛋白质编码基因的表达,这类非蛋白质编码基因的表达产物在植物的生长、发育和应对逆境胁迫等过程中起着重要的调控作用。

4 miRNA 与其他逆境胁迫

miRNA 对氧、冷、病害等胁迫都有调节作用。miR398 通过负调控诱导 CSD 基因的表达来清除过多的 O_2^{2-} ^[45]。miRNA 能诱导植物病毒基因沉默^[46]。低温处理拟南芥后,某些 miRNA 的含量呈下降趋势,抗寒性增强^[47]。

5 展望

miRNA 对植物在逆境中生长发育的影响是植物学领域的一个研究热点,有助于深入了解植物在逆境胁迫下基因表达调控的本质。目前,有关 miRNA 的研究主要集中在拟南芥、水稻等模式植物上,相对于约占总基因 1% 的 miRNA 来说,仅发现了其中的很少一部分,这意味着尚有许多 miRNA 亟待发现,当前对植物 miRNA 的作用机理、miRNA 的归类及动植物之间 miRNA 的比较研究也较少。值得注意的是,研究发现,有些 miRNA 位于编码蛋白基因的内含子中,而且大多数内含子 miRNA 与外显子基因表达一致^[48],这一发现打破了内含子在基因表达调控上没有任何作用的观念,这不仅丰富了基因表达调控的知识,也从另一个角度使研究者们可以更深刻地理解基因的复杂性。

[参考文献]

- [1] Lee R C, Feinbaum R L, Ambros V. The *C. elegans* heterochronic gene lin-4 encodes small RNAs with antisense comple-

- mentarity to lin-14 [J]. Cell, 1993, 75: 843-854.
- [2] Carrington J C, Llave C, Xie Z, et al. Cleavage of scarecrow-like mRNA targets directed by a class of arabidopsis miRNA [J]. Science, 2002, 297(5589): 2053-2056.
 - [3] Zhao B, Liang R, Ge L, et al. Identification of drought-induced microRNAs in rice [J]. Biochem Biophys Res Commun, 2007, 354(2): 585-590.
 - [4] Zhou X, Wang G, Sutoh K, et al. Identification of cold-inducible microRNAs in plants by transcriptome analysis [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2008, 4: 4-5.
 - [5] Sunkar R, Zhou X, Zheng Y, et al. Identification of novel and candidate miRNAs in rice by high throughput sequencing [J]. BMC Plant Biol, 2008, 8: 25-26.
 - [6] Xin M M, Wang Y. Desievarechr asrteicl eset of microRNAs are responsive to powdery mildew infection and heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. BMC Plant Biol, 2010, 10: 123-129.
 - [7] Merchan F, Boualem A, Crespi M. Plant polycistronic precursors containing non-homologous microRNAs target transcripts encoding functionally related proteins [J]. Genome Biol, 2009, 10(12): 133-136.
 - [8] Eamens A L, Smith N A, Curtin S J. The *Arabidopsis thaliana* double-stranded RNA binding protein DRB1 directs guide strand selection from microRNA duplexes [J]. RNA, 2009, 15(12): 2219-2235.
 - [9] Kim S, Yang J Y, Xu J, et al. Two cap-binding proteins CBP20 and CBP80 are involved in processing primary microRNAs [J]. Plant Cell Physiol, 2008, 49(11): 1634-1644.
 - [10] 李超, 杜志游, 陈集双. 解读 AGO 蛋白结构及其功能 [J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2009, 25(11): 969-976.
Li C, Du Z Y, Chen J S. Interpretation of protein structure and function of AGO [J]. China Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2009, 25(11): 969-976. (in Chinese)
 - [11] 赵爽, 刘默芳. MicroRNA 作用机制研究的新进展 [J]. 中国科学, 2009, 39(10): 109-113.
Zhao S, Liu M F. MicroRNA mechanism advances in research [J]. Science China, 2009, 39(10): 109-113. (in Chinese)
 - [12] 杨曦, 何玉科. 植物 microRNA 的生物合成和调控功能 [J]. 生命科学, 2010, 22(7): 688-694.
Yang X, He Y K. Plant microRNA biogenesis and regulation functions [J]. Life Sciences, 2010, 22(7): 688-694. (in Chinese)
 - [13] Akaash K M. High GC content: Critical parameter for predicting stress regulated miRNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. Bioinformation, 2009, 4(4): 151-154.
 - [14] Ohler U, Yekta S, Lim L P. Patterns of flanking sequence conservation and a characteristic upstream motif for microRNA gene identification [J]. RNA, 2004, 10(9): 1309-1322.
 - [15] Shen J Q, Xie K B, Xiong L Z. Global expression profiling of rice microRNAs by one-tube stem-loop reverse transcription quantitative PCR revealed important roles of microRNAs in abiotic stress responses [J]. Mol Genet Genomics, 2010, 10: 23-34.
 - [16] Fang X H, Chen F. Identification of novel stress-regulated microRNAs from *Oryza sativa* [J]. Genomics, 2010, 95: 47-55.
 - [17] Jagadeeswaran G, Saini A, Sunkar R. Biotic and abiotic stress down-regulate miR398 expression in arabidopsis [J]. Planta, 2009, 229(4): 1009-1014.
 - [18] 田鑫. 拟南芥胁迫诱导 microRNA 的分离和功能研究及 microRNA 启动子分析 [D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2009: 2-3.
Tian X. Identification and functional characterization of stress-regulated microRNAs and functional analysis of microRNAs promoters in *Arabidopsis thaliana* [D]. Taian, Shandong: Shandong Agricultural University, 2009: 2-3. (in Chinese)
 - [19] Sunkar R, Kapoor A, Zhu J K. Posttranscriptional induction of two Cu/Zn superoxide dismutase genes in *Arabidopsis* is mediated by downregulation of miR398 and important for oxidative stress tolerance [J]. Plant Cell, 2006, 18(8): 2051-2065.
 - [20] Zhou L G, Liu Y H, Liu Z C. Genome-wide identification and analysis of drought-responsive microRNAs in *Oryza sativa* [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(15): 4157-4168.
 - [21] Lu S, Sun Y H, Chiang V L. Stress-responsive microRNAs in populus [J]. Plant, 2008, 55: 131-151.
 - [22] Fujii H, Chiou T J, Lin S I, et al. A miRNA involved in phosphate-starvation response in *Arabidopsis* [J]. Curr Biol, 2005, 15(22): 2038-2043.
 - [23] Yu S W, Li J J, Luo L J. Complexity and specificity of precursor microRNAs driven by transposable elements in rice [J]. Plant Mol Biol Rep, 2010, 28: 502-511.
 - [24] Zhao B T, Ge L F. Members of miR169 family are induced by high salinity and transiently inhibit the NF-YA transcription factor [J]. BMC Mol Biol, 2009, 10: 234-244.
 - [25] Gao P, Bai X, Yang L, et al. osa-MIR393: A salinity and alkaline stress-related microRNA gene [J]. Mol Biol Rep, 2010, 12: 345-363.
 - [26] Covarrubias A A, Reyes J L. Post-transcriptional gene regulation of salinity and drought responses by plant microRNAs [J]. Plant Cell Environ, 2010, 33(4): 481-489.
 - [27] Jagadeeswaran G, Saini A, Sunkar R. Biotic and abiotic stress down-regulate miR398 expression in *Arabidopsis thaliana* [J]. Planta, 2009, 229: 1009-1014.
 - [28] Joo Y, Kim K, Jin Y, et al. MicroRNA402 affects seed germination of *Arabidopsis thaliana* under stress conditions via targeting DEMETER-LIKE protein mRNA [J]. Plant Cell Physiol, 2010, 51(6): 1079-1083.
 - [29] Takahashi H, Watanabe, Takahashi A. The roles of three functional sulphate transporters involved in uptake and translocation of sulphate in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant J, 2000, 23(2): 171-182.
 - [30] Chiou T J, Aung K, Lin S I, et al. Regulation of phosphate homeostasis by microRNA in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell, 2006, 18(2): 412-421.

- [31] Liu H H, Tian X, Li Y J, et al. Microarray-based analysis of stress-regulated microRNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. RNA, 2008, 14(23): 836-843.
- [32] Sunkar R, Takahashi A, Zhu J K. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2004, 16(34): 2001-2019.
- [33] Trindade I, Capitao C, Dalmay T, et al. miR398 and miR408 are up-regulated in response to water deficit in *Medicago truncatula* [J]. Planta, 2009, 23(1): 705-716.
- [34] Arenas-Huertero C, Perez B, Rabanal F. Conserved and novel miRNAs in the legume *Phaseolus vulgaris* in response to stress [J]. Plant Mol Biol, 2009, 70: 385-401.
- [35] Chen X, Yang R F, Chen W, et al. Identification of 21 microRNAs in maize and their differential expression under drought stress [J]. African Journal of Biotechnology, 2010, 9(30): 4741-4753.
- [36] Melda K, Turgay U, Hikmet B. Regulation of barley miRNAs upon dehydration stress correlated with target gene expression [J]. Funct Integr Genomics, 2010, 34: 571-584.
- [37] Melda K, Stuart J L, Hikmet B. miRNA expression patterns of *Triticum dicoccoides* in response to shock drought stress [J]. Planta, 2010, 35(12): 147-158.
- [38] Eul-Won, Hwang, Seon-Ju Shin. miR171 family members are involved in drought response in *Solanum tuberosum* [J]. Plant Biol, 2010, 12: 453-461.
- [39] Ma H S, Liang D, Shuai P, et al. The salt and drought inducible poplar GRAS protein SCL7 confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. J Exp Bot, 2010, 61(14): 4011-4019.
- [40] Liu D M, Song Y. Ectopic expression of miR396 suppresses GRF target gene expression and alters leaf growth in *Arabidopsis* [J]. Physiologia Plantarum, 2009, 136: 223-236.
- [41] Reyes J L, Chua N H. ABA induction of miR159 controls transcript levels of two MYB factors during arabidopsis seed germination [J]. Plant J, 2007, 49(61): 592-606.
- [42] Liu P P, Montgomery T A, Fahlgren N, et al. Repression of auxin response factor 10 by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages [J]. The Plant Journal, 2007, 52: 133-146.
- [43] 王佳伟. 受 microRNA160 调控的生长素响应分子 ARF10 和 16 控制植物根冠发育 [D]. 上海: 中国科学院研究生院, 2006: 23-24.
- Wang J W. Regulation of auxin response by microRNA160 ARF10 and 16 molecular control of plant root and shoot growth [D]. Shanghai: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2006: 23-24. (in Chinese)
- [44] Zhang B H, Pan X P. Identification and characteristic of new plant microRNAs using EST analysis [J]. Cell Research, 2005, 15: 336-360.
- [45] Li T, Li H, Zhang Y X, et al. Identification and analysis of seven H₂O₂-responsive miRNAs and 32 new miRNAs in the seedlings of rice (*Oryza sativa* L. ssp. indica) [J]. Nucleic Acids Research, 2011, 39(7): 244-256.
- [46] Afsar R N, Qazi M R H, Sunil K M. MicroRNA profiling of tomato leaf curl new delhi virus (toLCNDV) infected tomato leaves indicates that deregulation of mir159/319 and mir172 might be linked with leaf curl disease [J]. Virology Journal, 2010, 7: 281-298.
- [47] Unver T, Bakar M, Shearman R C, et al. Genome-wide profiling and analysis of festuca arundinacea miRNAs and transcriptomes in response to foliar glyphosate application [J]. Mol Gen Genomics, 2010, 28: 397-413.
- [48] 黄宝春, 曹国军, 邵宁生. 内含子 miRNA 反馈调节宿主基因的表达与功能研究进展 [J]. 军事医学科学院院刊, 2009, 33(6): 580-585.
- Huang B C, Cao G J, Shao N S. Intronic miRNA feedback regulation of host gene expression and function of research [J]. Military Medical Academy of Sciences, 2009, 33(6): 580-585. (in Chinese)