

DOI:10.11937/bfyy.201605052

miRNAs 调控植物生长发育的研究进展

陈 思¹, 陈 薇¹, 庞基良^{1,2}

(1. 杭州师范大学 生命与环境科学学院, 浙江 杭州 310036; 2. 浙江省药用植物种质改良与质量控制技术重点实验室, 浙江 杭州 310036)

摘 要:植物 miRNAs 是广泛分布于植物基因组的非编码小分子 RNA, 主要在转录后通过介导靶 mRNA 降解或翻译抑制来调控基因的表达水平, 从而影响植物器官发生和发育。该研究综述了植物 miRNA 生物发生过程及其作用机制, 并重点阐述了 miRNAs 在植物器官发育的作用, 以期尽快全面揭示植物器官发育调控机理提供理论依据。

关键词:植物 miRNAs; 植物器官发育; 基因表达调控

中图分类号:Q 945.3 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)05-0200-07

miRNA (微小 RNA, MicroRNA) 是在真核生物中发现的一类内源性的非编码 RNA, 能调控动植物的生长发育, 其长度为 16~29 nt, 绝大多数 miRNA 的长度为 21~23 nt^[1-2]。1993 年, LEE 等^[3]在线虫 (*Caenorhabditis elegans*, *C. elegans*) 中首次发现了 miRNA lin-4。时隔 7 年, REINHART 等^[4]同样在线虫中发现了另一种 miRNA let-7。lin-4 和 let-7 的长度很小, 参与线虫发育的时序调控。动物 miRNA 的研究成果激发了科学家们探究植物 miRNA 的兴趣。2002 年, 4 个实验室同时报道了植物中也存在 miRNA^[5-8]。此后, 大量的 miRNA 在植物、动物及病毒中被发现和克隆^[9-11]。据植物 miRBase 数据库 (PMRD) 统计, 该库已经收录了 8 433 条植物 miRNA 序列, 它们来自 121 种不同的植物, 主要包括模式植物拟南芥以及水稻、小麦、玉米等重要农作物^[12]。miRNAs 参与调控植物器官的形态建成、生长发育、激素应答以及逆境响应等重要生物学过程^[13], 该研究则主要对 miRNAs 调控植物器官发育研究的最新进展做以综述。

1 植物 miRNAs 的特点

miRNA 在植物和动物中都普遍存在, 与动物 miRNA 相比, 植物 miRNA 的差异表现在: 1) 长度不同。植物 miRNA 前体的茎环结构更大更复杂, 成熟的植物 miRNA 长度多为 21 nt, 而成熟的动物 miRNA 长度多为 22~23 nt, 这源于在植物中合成 miRNA 所使用的 DCL1 酶

(Dicer-Like 1) 与动物中的 Drosha 以及 Dicer 切割性能的差异^[14]。2) 加工方式不同。在植物中, miRNA 初级转录本 (pri-miRNA) 在细胞核内被 DCL1 剪切 2 次后形成双链 miRNA, 然后 3' 端最后一个氨基酸甲基化, 最后由转运蛋白 Exportin-5 同源物 HASTY 运送到胞质中, 在这个过程中茎环结构只是短暂存在于核内的中间体^[15]; 而在动物中, pri-miRNA 在核内由 Drosha 仅完成初步切割, 其产物 miRNA 前体以茎环结构形式由 Exportin-5 转移到细胞质中, 再由 Dicer 完成第二步切割, 此过程中 miRNA 并没有甲基化^[16-18]。3) 作用机制不同。在植物中, miRNA 与靶 mRNA 近乎完全配对, 可以结合包括编码区在内的多个位点, 通过抑制靶 mRNA 的翻译或者切割靶 mRNA 来调控基因的表达^[19]; 而在动物中, 多数 miRNA 与靶 mRNA 的配对是不完全互补的, 其结合位点是靶 mRNA 的 3' 非编码区域 (3' UTR), 并且主要抑制靶 mRNA 的翻译而不是促进靶 mRNA 的降解^[20]。4) 末端碱基不同。植物 miRNA 的 5' 端多为 U, 而动物 miRNA 的 5' 端碱基随机^[8]。5) 靶基因类型不同。植物 miRNA 作用的靶标主要是在植物生长过程中起作用的转录调控因子^[21], 而动物 miRNA 不仅能调控一些转录因子, 还可以调控具体的功能基因, 比如与先天免疫相关的 miR-1 和 let-7, 其靶基因分别为核酸内切逆转录酶和跨膜蛋白 14C-like^[22]。6) 保守性不同。植物 miRNA 具有较高的进化保守性, 对植物 miRNA 目标基因的预测要相对简单些^[23]。

2 植物 miRNAs 的生物合成及作用机制

植物中内源 miRNA 的生物合成途径包括 3 个主要步骤: 转录、加工和功能复合体装配 (图 1)。与动物 miRNA 来源于蛋白质编码基因内含子区域不同的是, 植物 miRNA 是由 MIR 基因编码而来的。MIR 基因

第一作者简介:陈思 (1991-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物发育生物学。E-mail: 1540304071@qq.com.

责任作者:庞基良 (1963-), 男, 硕士, 教授, 硕士生导师, 现主要从事植物发育生物学等研究工作。E-mail: pangrenshuiliang@aliyun.com.

基金项目:国家自然科学基金资助项目 (31071818)。

收稿日期:2015-12-22

通常以单拷贝形式存在,多定位于基因间隔区,其长度变异大,受启动子 TATA-box 调控^[24]。在细胞核内, MIR 基因在 RNA 聚合酶 II 的作用下形成 pri-miRNA, pri-miRNA 呈不完整的双链折叠结构,具有 5' 帽子以及 3' 多聚腺苷酸尾巴,与一种 RNA 结合蛋白 DAWDLE (DDL) 的互作决定其稳定性^[25]。pri-miRNA 进入了核加工中心 D 小体后,接着具有 RNase-III 活性的 DCL1,在双链 RNA 结合蛋白 HYL1 (HYPOPLASTIC LEAVES)、C2H2 锌指结构蛋白 SE (SERRATE) 以及 5' 帽子结合蛋白 CBC (CBP20 和 CBP80) 辅助下,将 pri-miRNA 剪切成包含茎环结构的前体 miRNA (pre-miRNA)。pre-miRNA 被 DCL1 再次剪切后形成 miRNA/miRNA* 复合体,该复合体呈不完全配对的双链结构^[19]。最后,miRNA/miRNA* 复合体在 S-腺苷甲硫氨酸依赖的甲基转移酶 HEN1 (HUA ENHANCER 1) 作用下对双链结构 3' 末端的 2' 羟基进行甲基化修饰^[26],这能防止 miRNA 被小 RNA 核酸降解酶 SDN1 (SMALL RNA DEGRADING NUCLEASE 1) 降解^[27]。甲基化的 miRNA/miRNA* 复合体在 HASTY 的作用下运输到细胞质中。在细胞质中,miRNA/miRNA* 复合体在解旋酶作用下解离成 2 条单链。其中,成熟的 miRNA 与 AGO1 (ARGONAUTE 1) 蛋白结合,然后在 SQN (SQUINT) 和 HSP90 (HEAT SHOCK PROTEIN 90) 的辅助下形成 RNA 诱导沉默复合体 (RNA-induced silencing complex, RISC)^[15]。与此同时 miRNA* 被降解,不过最近研究表明 miRNA* 可以摆脱被降解的命运,并以类似 miRNA 途径的方式调控基因的表达^[28]。

植物 miRNA 的作用方式有 3 种:剪切降解、翻译抑制以及介导 DNA 甲基化(图 1)。剪切降解和翻译抑制取决于 miRNA 与其靶位点的序列互补程度。当 miRNA 与其靶 mRNA 序列完全或者近乎完全互补时,则引起靶 mRNA 的降解从而降低其表达量;当二者不完全互补时,则通过抑制靶 mRNA 的翻译发挥作用^[19]。尽管如此,互补程度与作用机制的关系并非绝对。例如,在拟南芥中发现 miR172 可结合 AP2 的 ORF 区并与之高度互补,却是经翻译抑制调控 AP2 的表达^[29]。在植物中,miRNA 主要通过剪切降解的方式调控基因表达。miRNA 与靶基因的编码区结合后,RISC 中的 AGO1 蛋白在 miRNA 的指引下直接切开与 miRNA 第 10 或 11 位互补的碱基,形成小片段并降解 mRNA^[30]。另外,最新研究表明,除了在转录后水平调控基因表达外,植物 miRNA 还能在转录水平介导靶 DNA 甲基化。WU 等^[31]在水稻 (*Oryza sativa*) 中发现了一类长为 24 nt 的 miRNAs,命名为 long miRNAs (lmiRNAs)。与通常的 21 nt miRNAs 不同,lmiRNAs 由 DCL3 而非 DCL1 切割产生,并与 AGO4 亚家族蛋白形成 RISC。更为重要的

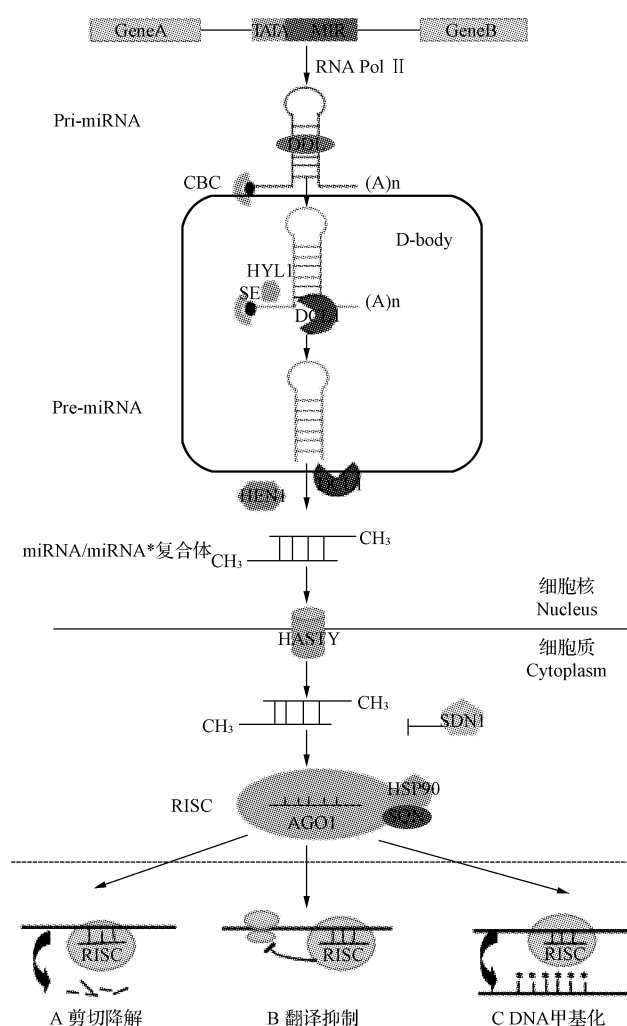


图 1 植物 miRNA 的生物发生过程及其作用机制

Fig. 1 Biogenesis and action mechanism of plant miRNA
是 lmiRNAs 通过介导靶 DNA 的甲基化而抑制靶基因的表达。

3 miRNAs 在植物生长发育中的作用

植物的生命周期始于胚胎发生,历经种子萌发、营养生长、生殖生长、开花结果最后衰老死亡。miRNA 参与了植物生长发育进程中的转变,它们通过调控与细胞生长分化有关的关键转录因子,来直接监管这些过程的转变以及某些形态特征的表达。此外,miRNA 还能通过调节植物激素的表达量,以及调控反式作用小干扰 RNA (tasiRNA) 及其本身来间接影响关键转录因子的表达。反式作用小干扰 RNA (tasiRNA) 以及 miRNA 本身来间接影响这些基因的表达^[32]。

3.1 miRNAs 在根发育中的作用

miRNAs 能调控胚根发育与主根生长。GRIGG 等^[33]发现,miRNA 合成途径中的 SE 蛋白突变后,胚胎致死,胚根原分裂异常。进一步研究发现,miR165/166 参与其中。它们通过负调控 HD-Zip III (class III homeodomain

leucine zipper) 家族中的 PHB(PHABULOSA) 和 PHV(PHAVOLUTA) 转录因子, 从而影响胚根活力及其发育^[34]。植物的根冠对于主根正常生长极为重要, 根冠像帽子一样套在根顶端分生区外面, 保护其内幼嫩的分生组织细胞。除此之外, 根冠还能感受重力, 参与根的向地性反应。在拟南芥中, 根的生长和向地性主要受到 miR160 调控。miR160 主要通过负调控生长素响应因子(Auxin response factors, ARFs) ARF10、ARF16 和 ARF17 的表达而控制根冠细胞的形成^[35]。WANG 等^[36]发现, miR160 过表达或者 *arf10arf16* 双突变都会造成拟南芥根尖短小并呈瘤状且失去重力感应性, 根顶端分生组织的细胞分化受到抑制。另外 MALLORY 等^[37]证实, 失去 miR160 对 ARF17 表达的调控, 会导致拟南芥呈多重性的缺陷, 其中就包括主根的长度变短。

miRNAs 也参与了根的径向组织分化。SHR(SHORTROOT) 属于 GRAS 转录因子家族, 是与根辐射形态直接相关的重要调控因子, SHR 既作为转录因子启动下游基因的表达, 又作为短程信号调节根的发育。SHR 在中柱内转录并翻译, 然后向相邻的细胞层扩散到内皮层细胞, 激活了转录因子 SCR(SCARECROW) 表达, 二者共同促进了编码 miR165/166 基因的表达, 然后成熟的 miR165/166 和 SHR 从内皮层运动到中柱, 在此 miR165/166 抑制了 PHB 的积累, 因此木质部能够正常分化^[38]。BOUALEM 等^[39]在豆科植物蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*, *M. truncatula*) 中也发现了同样类似的现象。由此可见, miR165/166 介导的细胞间信号通讯对于根的辐射形态建成和组织分化是极其重要的。

侧根和不定根的生长同样受到 miRNAs 调控。miR164 通过负调控 NAC(NAM-ATAF-CUC) 基因家族的 NAC1 来影响侧根的生长。miR164 能引起 NAC1 裂解, 减少 NAC1 蛋白表达量, 从而减弱生长素信号, 抑制侧根生长^[40]。不定根的生长发育主要受到 miR160 和 miR167 的负调控。与 miR160 作用于 ARF16 调控侧根生长不同的是, miR160 通过负调控 ARF17 来抑制不定根生长^[41]。当然, 并不是所有的 miRNAs 都起负调控作用, 例如, miR167 在拟南芥不定根发育中起负调控作用, 却在水稻中是个正调控子^[42]。

miRNAs 也与根瘤的生长发育密切相关。COMBIER 等^[43]报道过 *M. truncatula* 中的 miRNA169, 其靶基因是 NFY-A 基因家族的转录因子 MtHAP2-1, 在根瘤分生组织中调控根瘤发育。BOUALEM 等^[39]也报道过 *M. truncatula* 中的 miRNA166, 它在转录后水平负调控 HD-ZipⅢ, 这个转录因子能够调控根瘤发育。过量表达 miRNA166 后, 根瘤数目减少。近来, LI 等^[44]在大豆(*Glycine max*) 中的研究发现, 过量表达 miR482 引起靶基因 R 基因的降解从而导致根瘤数目的显著增加, 另外

该研究还发现 miR1512 和 miR1515 也能调控根瘤的数目影响根瘤的发育。

3.2 miRNAs 在茎发育中的作用

高等植物地上部分来自茎顶端分生组织(shoot apical meristem, SAM), 在营养生长阶段, SAM 分化为茎和叶; 而在生殖生长阶段, SAM 分化为花序分生组织。miRNAs 主要是通过调控 SAM 的分化来影响茎和叶的发生。HD-ZipⅢ是调控 SAM 命运的关键转录因子, miR165/166 对 HD-ZipⅢ的负调控对于这些转录因子沿顶部到基部表达模式的形成至关重要, 同时这一调控体系还有 AGO 蛋白的参与。拟南芥中 AGO10 通过与 miR165/166 特异性结合, 阻止了 miR165/166 组装成 AGO1 复合物而对 HD-ZipⅢ mRNA 进行降解, 此调控机制对于维持 SAM 的正常发育十分重要^[45]。此外, miRNAs 还参与了茎的分枝和枝条成熟过程。在拟南芥中, miR171c 通过负调控 GRAS 基因家族的 SCL6-II(SCARECROW-LIKE6-II)、SCL6-Ⅲ和 SCL6-Ⅳ来影响茎的分枝。过表达 miR171c 或者 *scl6-II scl-Ⅲ scl-Ⅳ* 三突变体都表现了茎分枝减少的表型^[46]。miR156 负调控 SBP 基因家族的 SPL9(SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE9)和 SPL15 来影响茎的成熟。*spl9* 和 *spl15*(此处小写表示突变体)单突变或双突变表型分析显示这 2 个因子控制拟南芥营养生长向生殖生长的转变, 使得营养生长阶段的间隔期缩短并且茎的分枝增多^[47]。

3.3 miRNAs 在叶发育中的作用

叶片起源于 SAM, 其形成是叶原基细胞有序的分裂、生长和分化的结果。叶器官的发生是由生长素的分布和生长素的极性运输决定的, 生长素浓度呈梯度变化, 这是叶原基形成的基础^[48]。miR160 通过靶控 ARF10、ARF16 和 ARF17 的表达而影响叶的发育。在抗 miR160 剪切的 *arf10 arf17* 突变体中, 子叶数目异常, 叶片边缘呈锯齿状并向上卷曲^[49]。叶的发生除了受到 ARFs 因子的调控, 同时受到其它多个转录因子的调控, 例如 MYB 转录因子 ARP 可作为转录抑制子, 关闭分生特异性基因 KNOX1, 促进叶原基的形成及分化^[50]。miR164 通过调控 CUC1(CUP-SHAAPED COTYLEDON 1)和 CUC2 基因来控制器官边界大小。miR164 过表达表现出与 *cuc1 cuc2* 双突变体类似的器官融合缺陷, 相反的, 抗 miR164 剪切的 *cuc2* 突变体则引起边缘区域的扩大^[51]。

叶有 3 个极性轴: 基-顶轴、中心-外围轴和背-腹轴, 其中背腹轴也叫近远轴。叶的 3 个极性轴的建立对于叶的发育至关重要, 三者相互联系, 其中以背腹轴的建立最为关键。如果没有背腹轴的分化, 叶器官也不会出现基顶轴和中心外围轴的分化^[52]。背腹轴极性的建立

miR166 产生过多,植株表现出雌蕊群细小,心皮数目减少甚至缺乏的表型^[72]。miR172 除了控制开花时间,还调控花器官决定和发育。过表达 miR172 植株表现出花瓣数目减少、萼片转变成心皮等花器官决定缺陷^[29]。miR319a 功能缺失突变体表现为花瓣变短变窄,雄蕊变短。进一步研究显示 TCP4 等位基因的 miR319 结合位点突变能够互补 miR319a 功能缺失突变的表型,证实了 TCP4 是 miR319a 的关键靶基因^[73]。

3.5 miRNAs 在果实发育中的作用

miRNAs 在果实发育中的调控作用研究大多围绕番茄而展开,众多试验表明,miRNAs 能够通过调控与果实成熟衰老相关的基因来影响果实发育过程。例如,MOXON 等^[74]采用高通量测序结合 Northern 杂交技术从番茄中鉴定到 13 个已知的保守 miRNAs 家族,并采用生物信息学和试验验证相结合的方式对其靶基因进行了研究,其中 miR156 的靶基因是 CNR(COLORLESS NON-RIPENING),miR172 的靶基因为 AP2,这 2 个转录因子都参与了番茄果实的成熟衰老调控过程。近来,ROSAS-CARDENAS 等^[75]采用 Northern 杂交和组织印记法对梨果仙人掌(*Opuntia ficus indica*)果实不同发育时期(从花芽到红熟期)的 miRNAs 进行了研究,鉴定出与梨果仙人掌果实发育相关的 34 个保守的 miRNAs,并且其中 18 个 miRNAs 在番茄果实发育中也能检测到,这说明参与果实生长成熟的 miRNAs 具有高度保守性。此外,超表达 miRNA 前体基因,通过转基因的方法进行 miRNA 在果实发育过程中的功能鉴定也逐渐被报道。ZHANG 等^[76]构建了 35S 启动子驱动的 miR156a 基因植物超表达载体并成功转化了野生型番茄,结果发现转基因植株表现出开花时间延迟、果实坐果和发育异常。HU 等^[77]在番茄果实中特异性超表达前体 Sly-pre-miR166b 引起心皮发育模式改变,致使果实持续内生和部分发生单性结实现象;定量分析结果显示,成熟 Sly-miR166 表达水平上升,引起所有靶基因下调,使花发育的确定性丧失,从而出现果中果的现象。另外,有研究报道 miRNAs 还能和乙烯信号相互作用共同调控果实成熟过程。miRNAs 在转录后水平调节乙烯合成途径及信号转导途径相关基因的表达,进而影响乙烯的释放量和乙烯功能的发挥^[78]。

4 展望

植物 miRNA 自 2002 年发现以来,一直是植物发育生物学研究的热点。在克隆测序、Northern 杂交、RNA 印记、基因芯片以及实时定量 PCR 等技术的支持下,科学家们已经鉴定出大量的植物 miRNAs 并对其靶基因进行定位,深刻剖析其调控机制。从目前综述来看,大部分的研究主要集中在 miR156、miR165/166、miR171/172 等保守的 miRNAs 上,大部分新发现的 miRNAs 有待深

度挖掘;miRNA 信号调控并不是简单的线性模式,其调控网络是错综复杂的,2 种甚至更多的 miRNAs 在植物细胞中相互影响的分子机制尚未明确;植物 miRNAs 的研究主要集中于模式植物和某些农作物上,关于木本植物 miRNAs 功能性研究有待拓展。此外,植物 miRNA 的调控作用不仅局限于植物体,ZHANG 等^[79]曾报道过植物 miRNA 可以通过食物摄取的方式进入人体血液和组织器官,并且它们将通过调控人体内靶基因表达的方式影响人体的生理功能。植物 miRNAs 是人体的隐形杀手抑或是救命医生,这些问题都将成为今后 miRNAs 研究领域的热点。

参考文献

- [1] BARTEL D P. MicroRNAs; genomics, biogenesis, mechanism, and function [J]. Cell, 2004, 116(2): 281-297.
- [2] ZHANG B, WANG Q, PAN X. MicroRNAs and their regulatory roles in animals and plants [J]. Journal of Cellular Physiology, 2007, 210(2): 279-289.
- [3] 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.
- [4] REINHART B J, SLACK F J, BASSON M, et al. The 21-nucleotide let-7 RNA regulates developmental timing in *Caenorhabditis elegans* [J]. Nature, 2000, 403(6772): 901-906.
- [5] PARK W, LI J, SONG R, et al. CARPEL FACTORY, a Dicer homolog, and HEN1, a novel protein, act in microRNA metabolism in *Arabidopsis thaliana* [J]. Current Biology: CB, 2002, 12(17): 1484-1495.
- [6] LLAVE C, KASSCHAU K D, RECTOR M A, et al. Endogenous and silencing-associated small RNAs in plants [J]. The Plant Cell, 2002, 14(7): 1605-1619.
- [7] METTE M F, van de WINDEN J, MATZKE M, et al. Short RNAs can identify new candidate transposable element families in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2002, 130(1): 6-9.
- [8] REINHART B J, WEINSTEIN E G, RHOADES M W, et al. MicroRNAs in plants [J]. Genes and Development, 2002, 16(13): 1616-1626.
- [9] HE S, YANG Z, SKOGERBO G, et al. The properties and functions of virus encoded microRNA, siRNA, and other small noncoding RNAs [J]. Critical Reviews in Microbiology, 2008, 34(3-4): 175-188.
- [10] PFEFFER S, ZAVOLAN M, GRÄSSER F A, et al. Identification of virus-encoded microRNAs [J]. Science (New York, N Y), 2004, 304(5671): 734-736.
- [11] SIOMI H, SIOMI M C. Posttranscriptional regulation of microRNA biogenesis in animals [J]. Molecular Cell, 2010, 38(3): 323-332.
- [12] ZHANG Z, YU J, LI D, et al. PMRD; plant microRNA database [J]. Nucleic Acids Research, 2010, 38(Database issue): 806-813.
- [13] PAREEK M, YOGINDRAN S, MUKHERJEE S K, et al. Plant MicroRNAs; Biogenesis, Functions, and Applications [G]. Plant Biology and Biotechnology. India; Springer, 2015: 639-661.
- [14] CHEN X. MicroRNA biogenesis and function in plants [J]. FEBS Letters, 2005, 579(26): 5923-5931.
- [15] NAQVI A R, SARWAT M, HASAN S, et al. Biogenesis, functions and fate of plant microRNAs [J]. Journal of Cellular Physiology, 2012, 227(9): 3163-3168.
- [16] LEE Y, JEON K, LEE J T, et al. MicroRNA maturation: stepwise pro-

- cessing and subcellular localization[J]. The EMBO Journal, 2002, 21(17): 4663-4670.
- [17] LEE Y, AHN C, HAN J, et al. The nuclear RNase III Drosha initiates microRNA processing[J]. Nature, 2003, 425(6956): 415-419.
- [18] LEE Y, KIM M, HAN J, et al. MicroRNA genes are transcribed by RNA polymerase II[J]. The EMBO Journal, 2004, 23(20): 4051-4060.
- [19] VOINNET O. Origin, biogenesis, and activity of plant microRNAs[J]. Cell, 2009, 136(4): 669-687.
- [20] ZENG Y, Wagner E J, Cullen B R. Both natural and designed microRNAs can inhibit the expression of cognate mRNAs when expressed in human cells[J]. Molecular Cell, 2002, 9(6): 1327-1333.
- [21] KIDNER C A, MARTIENSSSEN R A. The developmental role of microRNA in plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2005, 8(1): 38-44.
- [22] YANG G, YANG L, ZHAO Z, et al. Signature miRNAs involved in the innate immunity of invertebrates[J]. PLOS One, 2012, 7(6): e39015.
- [23] TANG G, REINHART B J, BARTEL D P, et al. A biochemical framework for RNA silencing in plants[J]. Genes & Development, 2003, 17(1): 49-63.
- [24] XIE Z, ALLEN E, FAHLGREN N, et al. Expression of *Arabidopsis* miRNA genes[J]. Plant Physiology, 2005, 138(4): 2145-2154.
- [25] LIU Q, SHI L, FANG Y. Dicing bodies[J]. Plant Physiology, 2012, 158(1): 61-66.
- [26] YANG Z, EBRIGHT Y W, YU B, et al. HEN1 recognizes 21–24 nt small RNA duplexes and deposits a methyl group onto the 2' OH of the 3' terminal nucleotide[J]. Nucleic Acids Research, 2006, 34(2): 667-675.
- [27] RAMACHANDRAN V, CHEN X. Degradation of microRNAs by a family of exoribonucleases in *Arabidopsis*[J]. Science (New York, N Y), 2008, 321(5895): 1490-1492.
- [28] SHAO C, MA X, XU X, et al. Identification of the highly accumulated microRNA* s in *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*) and rice (*Oryza sativa*) [J]. Gene, 2013, 515(1): 123-127.
- [29] CHEN X. A microRNA as a translational repressor of APETALA2 in *Arabidopsis* flower development[J]. Science (New York, N Y), 2004, 303(5666): 2022-2025.
- [30] ELBASHIR S M, LENDECKEL W, TUSCHL T. RNA interference is mediated by 21- and 22-nucleotide RNAs[J]. Genes & Development, 2001, 15(2): 188-200.
- [31] WU L, ZHOU H, ZHANG Q, et al. DNA methylation mediated by a microRNA pathway[J]. Molecular Cell, 2010, 38(3): 465-475.
- [32] JIN D, WANG Y, ZHAO Y, et al. MicroRNAs and their cross-talks in plant development[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2013, 40(4): 161-170.
- [33] GRIGG S P, CANALES C, HAY A, et al. SERRATE coordinates shoot meristem function and leaf axial patterning in *Arabidopsis*[J]. Nature, 2005, 437(7061): 1022-1026.
- [34] GRIGG S P, GALINHA C, KORNET N, et al. Repression of apical homeobox genes is required for embryonic root development in *Arabidopsis* [J]. Current Biology, 2009, 19(17): 1485-1490.
- [35] KHAN G A, DECLERCK M, SORIN C, et al. MicroRNAs as regulators of root development and architecture[J]. Plant Molecular Biology, 2011, 77(1-2): 47-58.
- [36] WANG J W, WANG L J, MAO Y B, et al. Control of root cap formation by MicroRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2005, 17(8): 2204-2216.
- [37] MALLORY A C, BARTEL D P, BARTEL B. MicroRNA-directed regulation of *Arabidopsis* auxin response factor17 is essential for proper development and modulates expression of early auxin response genes[J]. The Plant Cell, 2005, 17(5): 1360-1375.
- [38] CARLSBECKER A, LEE J Y, ROBERTS C J, et al. Cell signalling by microRNA165/6 directs gene dose-dependent root cell fate[J]. Nature, 2010, 465(7296): 316-321.
- [39] BOUALEM A, LAPORTE P, JOVANOVIĆ M, et al. MicroRNA166 controls root and nodule development in *Medicago truncatula* [J]. The Plant Journal, for Cell and Molecular Biology, 2008, 54(5): 876-887.
- [40] GUO H S, XIE Q, FEI J F, et al. MicroRNA directs mRNA cleavage of the transcription factor NAC1 to downregulate auxin signals for *Arabidopsis* lateral root development[J]. The Plant Cell, 2005, 17(5): 1376-1386.
- [41] GLEESON M, CONSTANTIN M, BERNARD J C, et al. MicroRNAs as regulators of adventitious root development[J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2014, 23(4): 339-347.
- [42] MENG Y, HUANG F, SHI Q, et al. Genome-wide survey of rice microRNAs and microRNA-target pairs in the root of a novel auxin-resistant mutant[J]. Planta, 2009, 230(5): 883-898.
- [43] COMBIER J P, FRUGIER F, DE BILLY F, et al. MtHAP2-1 is a key transcriptional regulator of symbiotic nodule development regulated by microRNA169 in *Medicago truncatula* [J]. Genes & Development, 2006, 20(22): 3084-3088.
- [44] LI H, DENG Y, WU T, et al. Misexpression of miR482, miR1512, and miR1515 increases soybean nodulation[J]. Plant Physiology, 2010, 153(4): 1759-1770.
- [45] ZHU H, HU F, WANG R, et al. *Arabidopsis* Argonaute10 specifically sequesters miR166/165 to regulate shoot apical meristem development[J]. Cell, 2011, 145(2): 242-256.
- [46] WANG L, MAI Y X, ZHANG Y C, et al. MicroRNA171c-targeted SCL6-II, SCL6-III, and SCL6-IV genes regulate shoot branching in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant, 2010, 3(5): 794-806.
- [47] SCHWARZ S, GRANDE A V, BUJDOSO N, et al. The microRNA regulated SBP-box genes SPL9 and SPL15 control shoot maturation in *Arabidopsis* [J]. Plant Molecular Biology, 2008, 67(1-2): 183-195.
- [48] VEIT B. Hormone mediated regulation of the shoot apical meristem[J]. Plant Molecular Biology, 2009, 69(4): 397-408.
- [49] LIU P P, MONTGOMERY T A, FAHLGREN N, et al. Repression of auxin response factor10 by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages[J]. The Plant Journal, for Cell and Molecular Biology, 2007, 52(1): 133-146.
- [50] 孙宇哲, 查玉龙, 翁晓燕, 等. 小分子 RNA 在植物叶发育中的调控作用[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2012, 28(8): 700-705.
- [51] LAUFS P, PEAUCELLE A, MORIN H, et al. MicroRNA regulation of the CUC genes is required for boundary size control in *Arabidopsis* meristems [J]. Development (Cambridge, England), 2004, 131(17): 4311-4322.
- [52] 刘宁. 被子植物叶的发育和调控机制[J]. 生物学通报, 2008, 43(3): 2-5.
- [53] ZHONG R, YE Z H. Amphivasal vascular bundle 1, a gain-of-function mutation of the *IFL1/REV* gene, is associated with alterations in the polarity of leaves, stems and carpels[J]. Plant & Cell Physiology, 2004, 45(4): 369-385.
- [54] JUAREZ M T, TWIGG R W, TIMMERMAN M C. Specification of adaxial cell fate during maize leaf development[J]. Development (Cambridge, England), 2004, 131(18): 4533-4544.
- [55] WANG L, GU X, XU D, et al. miR396-targeted AtGRF transcription

factors are required for coordination of cell division and differentiation during leaf development in *Arabidopsis*[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(2): 761-773.

[56] DEBERNARDI J M, RODRIGUEZ R E, MECCHIA M A, et al. Functional specialization of the plant miR396 regulatory network through distinct microRNA-target interactions[J]. PLOS Genetics, 2012, 8(1): e1002419.

[57] PALATNIK J F, ALLEN E, WU X, et al. Control of leaf morphogenesis by microRNAs[J]. Nature, 2003, 425(6955): 257-263.

[58] ALLEN R S, LI J, STAHL E M, et al. Genetic analysis reveals functional redundancy and the major target genes of the *Arabidopsis* miR159 family[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(41): 16371-16376.

[59] CHEN Z H, BAO M L, SUN Y Z, et al. Regulation of auxin response by miR393-targeted transport inhibitor response protein 1 is involved in normal development in *Arabidopsis*[J]. Plant Molecular Biology, 2011, 77(6): 619-629.

[60] KUTTER C, SCHÖB H, STADLER M, et al. MicroRNA-mediated regulation of stomatal development in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2007, 19(8): 2417-2429.

[61] SPANUDAKIS E, JACKSON S. The role of microRNAs in the control of flowering time[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(2): 365-380.

[62] WU G, POETHIG R S. Temporal regulation of shoot development in *Arabidopsis thaliana* by miR156 and its target SPL3[J]. Development (Cambridge, England), 2006, 133(18): 3539-3547.

[63] AUKERMAN M J, SAKAI H. Regulation of flowering time and floral organ identity by a MicroRNA and its APETALA2-like target genes[J]. The Plant Cell, 2003, 15(11): 2730-2741.

[64] 黄赫, 徐启江. MicroRNA 调控被子植物花发育的研究进展[J]. 植物生理学报, 2012, 48(10): 929-940.

[65] WU G, PARK M Y, CONWAY S R, et al. The sequential action of miR156 and miR172 regulates developmental timing in *Arabidopsis*[J]. Cell, 2009, 138(4): 750-759.

[66] SCHMID M, UHLENHAUT N H, GODARD F, et al. Dissection of floral induction pathways using global expression analysis[J]. Development (Cambridge, England), 2003, 130(24): 6001-6012.

[67] ACHARD P, HERR A, BAULCOMBE D C, et al. Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA[J]. Development (Cambridge, England), 2004, 131(14): 3357-3365.

[68] SARVEPALLI K, NATH U. Hyper-activation of the TCP4 transcription factor in *Arabidopsis thaliana* accelerates multiple aspects of plant maturation[J]. The Plant Journal; for Cell and Molecular Biology, 2011, 67(4): 595-607.

[69] FAHLGREN N, MONTGOMERY T A, HOWELL M D, et al. Regulation of auxin response factor3 by TAS3 ta-siRNA affects developmental timing and patterning in *Arabidopsis*[J]. Current Biology; CB, 2006, 16(9): 939-944.

[70] KIM W, AHN H J, CHIOU T J, et al. The role of the miR399-PHO2 module in the regulation of flowering time in response to different ambient temperatures in *Arabidopsis thaliana* [J]. Molecules and Cells, 2011, 32(1): 83-88.

[71] MALLORY A C, DUGAS D V, BARTEL D P, et al. MicroRNA regulation of NAC-domain targets is required for proper formation and separation of adjacent embryonic, vegetative, and floral organs[J]. Current Biology; CB, 2004, 14(12): 1035-1046.

[72] JUNG J H, PARK C M. MIR166/165 genes exhibit dynamic expression patterns in regulating shoot apical meristem and floral development in *Arabidopsis*[J]. Planta, 2007, 225(6): 1327-1338.

[73] NAG A, KING S, JACK T. MiR319a targeting of TCP4 is critical for petal growth and development in *Arabidopsis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106(52): 22534-22539.

[74] MOXON S, JING R, SZITTYA G, et al. Deep sequencing of tomato short RNAs identifies microRNAs targeting genes involved in fruit ripening[J]. Genome Research, 2008, 18(10): 1602-1609.

[75] ROSAS-CÁRDENAS F D, CABALLERO-PÉREZ J, GUTIÉRREZ-RAMOS X, et al. MiRNA expression during prickly pear cactus fruit development[J]. Planta, 2015, 241(2): 435-448.

[76] ZHANG X, ZOU Z, ZHANG J, et al. Over-expression of sly-miR156a in tomato results in multiple vegetative and reproductive trait alterations and partial phenocopy of the sft mutant[J]. FEBS Letters, 2011, 585(2): 435-439.

[77] HU G, FAN J, XIAN Z, et al. Overexpression of SIREV alters the development of the flower pedicel abscission zone and fruit formation in tomato[J]. Plant Science; an International Journal of Experi, 2014, 229: 86-95.

[78] 高超. 番茄果实成熟相关转录因子 RIN 功能及其对 MicroRNA 表达调控研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.

[79] ZHANG L, HOU D, CHEN X, et al. Exogenous plant MIR168a specifically targets mammalian LDLRAP1: evidence of cross-kingdom regulation by microRNA[J]. Cell Research, 2012, 22(1): 107-126.

Research Progresses of Regulating Plant Growth and Development by MiRNAs

CHEN Si¹, CHEN Wei¹, PANG Jiliang^{1,2}

(1. School of Life and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou, Zhejiang 310036; 2. Zhejiang Province Key Laboratory of Medicinal Plant Germplasm Improvement and Quality Control Technology, Hangzhou, Zhejiang 310036)

Abstract: Plant miRNAs are small non-coding RNAs which widely exist in plant genomes, and mainly regulate gene expression in the post-transcriptional level by guiding the cleavages or attenuating the translation of target gene, and thus affect plant organ and development. This review provided a summary of the biogenesis and action mechanism of plant miRNAs, and discussed the role of miRNAs families that had been involved in the control of plant organ development, and provided theoretical basis for revealing the regulatory mechanism of plant organ development comprehensively as soon as possible.

Keywords: plant miRNAs; plant organ development; gene expression regulation