

## 植物营养元素胁迫相关 microRNA 研究进展

曹丹<sup>1</sup>, 马林龙<sup>1</sup>, 刘艳丽<sup>1</sup>, 王丽丽<sup>2</sup>, 金孝芳<sup>1\*</sup>

1.湖北省农业科学院果树茶叶研究所, 武汉 430064;

2.福建省农业科学院茶叶研究所, 福州 355000

**摘要:** 营养元素以多种方式参与植物光合作用、呼吸作用、能量代谢和信号转导等生理和代谢过程,是植物生长发育、产量和品质的重要物质基础。MicroRNAs(miRNAs)是一类存在于真核生物体内的内源性非编码单链 RNA,在植物适应营养元素胁迫过程中发挥着重要作用。综述了近年来 miRNA 参与调控磷、硫、氮、钾等营养元素胁迫的研究进展,并对今后 miRNA 在植物营养元素胁迫领域的研究作出了展望,以期利用 miRNA 进行营养元素高效利用分子育种提供新的思路。

**关键词:** miRNA; 营养元素胁迫; 调控; 植物

**DOI:** 10.19586/j.2095-2341.2022.0140

中图分类号: Q945

文献标志码: A

## Advance on MicroRNA Involved in Nutrient Element Stress in Plant

CAO Dan<sup>1</sup>, MA Linlong<sup>1</sup>, LIU Yanli<sup>1</sup>, WANG Lili<sup>2</sup>, JIN Xiaofang<sup>1\*</sup>

1.Fruit and Tea Research Institute, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430064, China;

2.Tea Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Science, Fuzhou 355000, China

**Abstract:** Nutrient elements participate in various physiological and metabolic processes of plants in different ways, such as photosynthesis, respiration, energy metabolism and signal transduction, and are important material basis for plant growing development, yield and quality. MicroRNAs (miRNAs) are a kind of endogenous (non-coding) single-stranded RNAs, which play important roles in response to nutrient element stress in plants. This paper summarized the research progress of miRNAs in regulating nutrient element stress, especially phosphorus, sulfur, nitrogen and potassium, and prospected the future research of miRNAs in this field of plant nutrient stress. It was hoped to provide new ideas for molecular breeding using miRNAs for efficient use of nutrient elements.

**Key words:** miRNA; nutrient element stress; regulation; plant

MicroRNA(miRNA)是一类长度约为 20 nt 的单链 RNA,主要通过诱导靶基因 mRNA 降解或抑制其翻译起负调控作用。1993 年, Lee 等<sup>[1]</sup>首次在秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)体内发现了第一个 miRNA 基因(*lin-4*)。随着生物技术手段的不断进步,越来越多的 miRNA 及其靶基因被挖掘出来。MiRNA 获得的方法主要有正向遗传筛选、生物信息学分析、直接克隆、表达序列标签(expressed sequences tag, EST)分析和高通量测序

等<sup>[2-3]</sup>。根据 Sanger miRBase 22.0 的最新数据,目前在 271 个物种中共有 48 885 条成熟 miRNA 和 38 589 条 miRNA 前体序列,且数据仍然在不断更新和完善中。已知 miRNA 广泛存在于植物、动物和线虫等生物体中,参与许多生物学过程,主要包括生长发育、代谢、蛋白降解、信号转导和逆境胁迫等<sup>[4-6]</sup>。

营养元素在植物生命活动中具有重要的功能,越来越多的研究发现 miRNA 在植物响应营养元素胁迫中发挥着至关重要的作用(表 1)。

收稿日期: 2022-08-05; 接受日期: 2022-08-30

基金项目: 湖北省重点研发计划项目(2020BBA038); 湖北省农业科技创新中心项目(2019-620-000-001-24)。

联系方式: 曹丹 E-mail: skyiswide@163.com; \*通信作者 金孝芳 E-mail: xfjin@126.com

表1 植物响应营养元素胁迫的 miRNAs

Table 1 MiRNAs responding to nutrient stress in plants

| 营养元素 | miRNA                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
|------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| P    | <i>miR399</i> <sup>[9-10]</sup> 、 <i>miR827</i> <sup>[11-12]</sup> 、 <i>miR156</i> <sup>[10]</sup> 、 <i>miR778</i> <sup>[13]</sup> 、 <i>miRNA894</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR159</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR1509</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR1507</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR398</i> <sup>[13-14]</sup> 、 <i>miR165</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR166</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR1511</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR1450</i> <sup>[14]</sup> 、 <i>miR168</i> <sup>[15]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| S    | <i>miRNA393</i> <sup>[17]</sup> 、 <i>miRNA160</i> <sup>[17]</sup> 、 <i>miR395</i> <sup>[18-20]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| N    | <i>miR160</i> <sup>[23]</sup> 、 <i>miR167</i> <sup>[23]</sup> 、 <i>miR156</i> <sup>[24]</sup> 、 <i>miR169a</i> <sup>[25]</sup> 、 <i>miR171</i> <sup>[23]</sup> 、 <i>miR826</i> <sup>[26]</sup> 、 <i>miR5090</i> <sup>[26]</sup> 、 <i>miR1129</i> <sup>[27]</sup> 、 <i>miR393a</i> <sup>[28]</sup> 、 <i>miR528</i> <sup>[29]</sup> 、 <i>miR397</i> <sup>[30]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| K    | <i>miR156d-5p</i> <sup>[31]</sup> 、 <i>miR168a</i> <sup>[31-32]</sup> 、 <i>miR319a/b/c</i> <sup>[31]</sup> 、 <i>miR477-3p</i> <sup>[31]</sup> 、 <i>miR9472-3p</i> <sup>[31]</sup> 、 <i>miR171b</i> <sup>[32]</sup> 、 <i>miR167b/g-5p</i> <sup>[32]</sup> 、 <i>miR167b</i> <sup>[32]</sup> 、 <i>miR164c</i> <sup>[33]</sup> 、 <i>miR169h</i> <sup>[33]</sup> 、 <i>miR395a</i> <sup>[33]</sup> 、 <i>miR166g</i> <sup>[33]</sup> 、 <i>miR482</i> <sup>[33]</sup> 、 <i>miR171e</i> <sup>[33]</sup> 、 <i>miR396c</i> <sup>[33]</sup> 、 <i>miR160</i> <sup>[34]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Fe   | <i>miR397</i> <sup>[35]</sup> 、 <i>miR172</i> <sup>[35]</sup> 、 <i>miR408</i> <sup>[35]</sup> 、 <i>miR319</i> <sup>[35]</sup> 、 <i>miR477</i> <sup>[35]</sup> 、 <i>miR398</i> <sup>[35]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| B    | <i>miR397</i> <sup>[35]</sup> 、 <i>miR474</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR782</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR843</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR5023</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR394</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR830</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR5266</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR3465</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR821</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR472</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR2118</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR393</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR160</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR3946</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR159</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR7529</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR164</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR6260</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR5929</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR6214</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR3446</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR5037</i> <sup>[36]</sup> 、 <i>miR408</i> <sup>[36]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
| Al   | <i>miR156</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR169g/r</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR172a</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR393b</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR395a</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR398a/b</i> <sup>[37,61]</sup> 、 <i>miR408</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR415</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR426</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR808</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR809a</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR813</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR160b/d/e</i> <sup>[37-38]</sup> 、 <i>miR166k/o/u</i> <sup>[37,39-40]</sup> 、 <i>miR168a</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR399</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR528</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR819l</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR159a</i> <sup>[37]</sup> 、 <i>miR162</i> <sup>[38]</sup> 、 <i>miR319f</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR396a/b/c/fi-5p/e/k</i> <sup>[38-40]</sup> 、 <i>miR1507</i> <sup>[38]</sup> 、 <i>miR2088</i> <sup>[38]</sup> 、 <i>miR2089</i> <sup>[38]</sup> 、 <i>miR25987</i> <sup>[38]</sup> 、 <i>miR2668</i> <sup>[38]</sup> 、 <i>miR390g</i> <sup>[38]</sup> 、 <i>miR1520q</i> <sup>[39]</sup> 、 <i>miR4397-3p</i> <sup>[39]</sup> 、 <i>miR5044</i> <sup>[39]</sup> |
| Cu   | <i>miR1113</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR837-3p</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR171b-3p</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR902c-3p</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR5054</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR319c</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR5813</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR159b-3p</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR7513</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR3547</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR5658</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miR5641</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>miRNA156</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA396</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA894</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA159</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA393</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA160</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA482</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA531</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA166</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>miRNA396</i> <sup>[43]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |

## 1 MiRNA 参与低磷胁迫

土壤中的磷易被铁、钙、铝等元素固定,降低其迁移率,引发有效磷缺乏,而土壤中缺乏有效磷已成为限制农业发展的重要因素之一<sup>[7]</sup>。*MiR399e*和*miR399g*在调节大豆磷平衡中发挥了重要作用。高磷高氮条件下,*OE-miR399e-6*和*OE-miR399e-7*转基因大豆老叶的可溶性磷含量分别是野生型的2.31倍和2.37倍;同时在*OE-miR399g-1*转基因株系中,相比于高磷高氮,高磷低氮更有利于可溶性磷在老叶中积累。另外,过表达*OE-miR399g-1*大豆株系的总磷含量在3个磷氮处理下(高磷高氮、低磷低氮、高磷低氮)均高于野生型<sup>[8]</sup>。Du等<sup>[9]</sup>发现*miR399*在玉米缺乏磷元素时高表达,*miR399b*转基因玉米芽中积累了大量的磷元素,表现出典型的磷中毒性状。进一步研究发现,磷缺乏诱导的长非编码RNA1(*PILNCR1*)与*miR399*互作对玉米的低磷耐受性具有重要作用。刘浩等<sup>[10]</sup>发现在低磷胁迫下,*miR399f*、35S:*MIM156*、35S:*MIM156miR399f*转基因植株中的无机磷含量均高于野生型,推测*miR399*和*miR156*共同参与调控磷元素平衡。*miR827*的靶基因是*NLA*(nitrogen limitation adaptation),*NLA*可与磷酸转运蛋白基因在细胞膜上

互作,从而调节植物磷平衡<sup>[11]</sup>。在烟草中发现,缺磷可诱导*miR827*差异性表达,靶基因*NsSPX-MFS1*和*NsSPX-MFS2*分别下调和上调,酵母试验结合亚细胞定位结果推测,*miRNA827*及其靶基因可能通过介导细胞质和液泡中磷的转运实现对植株的磷调控<sup>[12]</sup>。

此外,缺磷还可诱导拟南芥中的*miR778*表达上调、*miR398*表达下调<sup>[13]</sup>,大豆中的*miRNA894*、*miR159*、*miR1509*、*miR1507*等上调,以及*miR398*、*miR165*、*miR166*、*miR1511*、*miR1450*等下调<sup>[14]</sup>。吕春雨等<sup>[15]</sup>将大豆*miR168*转入烟草中发现,过表达*miR168*能增强烟草对低磷胁迫的耐受性,同时可能参与调控ABA和JA介导的种子萌发信号。

## 2 MiRNA 参与硫胁迫

近年来,由于无硫低硫化肥的广泛施用、工业含硫废气排放的控制以及集约化农业的实施,土壤含硫量逐渐降低,土壤缺硫的问题也随之凸显出来<sup>[16]</sup>。李利红等<sup>[17]</sup>利用高通量测序技术发现30 mg·m<sup>-3</sup> SO<sub>2</sub>处理拟南芥72 h后,186个保守miRNA和16个新miRNA发生差异表达,其靶基因主要涉及信号转导、刺激响应、代谢及转录调控等过程。其中*miR393*和*miR160*通过生长素信号

途径调控植株的生长发育,参与植物响应  $\text{SO}_2$  胁迫。*miR395* 靶向硫酸转运基因(*Sultr2;1*)和 ATP 硫化酶基因(*APS1*、*APS3* 和 *APS4*),缺硫促进乙酰丝氨酸的累积,进而诱导 *miR395* 表达上调;向植株施用半胱氨酸后,植株的硫酸盐吸收和同化被抑制,同时提高 *miR395* 的水平,而谷胱甘肽合成抑制剂丁硫氨酸亚砷胺可抑制 *miR395* 的表达,因此,该研究认为 *miR395* 是硫酸盐合成调节网络的组成部分<sup>[18-20]</sup>。此外,还有研究认为,乙烯转录因子 *SLIM1* (sulfur limitation1) 在一定条件下有助于 *miR395* 的累积,同时 *APS3* 和 *Sultr2;1* 表达上调,而 *APS1* 和 *APS4* 表达下调<sup>[21]</sup>。

### 3 MiRNA 参与氮胁迫

氮是蛋白质、叶绿素、核酸及代谢产物的重要组成部分,植物的种子休眠、叶片发育、根部构型及开发等过程均受氮素影响<sup>[22]</sup>。在拟南芥中发现缺氮条件下,*miR160* 通过调控 *ARF16* 和 *ARF17* 的表达诱导侧根生长,*miR167* 可能通过解除对靶基因生长素转录因子的抑制促进侧根生长,*miR171* 可以通过调节 *SCL6* 抑制初生根的伸长生长;进一步的试验发现,该胁迫下根系统实际由 *miR160*、*miR167* 和 *miR171* 组成的复合体调控,通过诱导 *miR171* 和 *miR160* 的表达、抑制 *miR167* 的表达来促进根的生长<sup>[23]</sup>。此外,茶树中的 *miR156* 可能通过靶向谷氨酸受体基因 *GLK* 和丙酮酸激酶基因 *PK* 参与调控氮缺乏时的茶氨酸代谢<sup>[24]</sup>。赵勐等<sup>[25]</sup>发现缺氮条件下,*miR169a* 在拟南芥根和地上部表达下调,其靶基因 *NFYA5* 过表达植株的生物量明显高于野生型,推测 *miR169a* 通过调控 *NFYA5* 参与植物应对氮胁迫,同时转基因植株根部与地上部的总氮含量均低于野生型,硝酸盐转运蛋白基因 *AtNRT1;1* 和 *AtNRT1;2* 的表达水平均低于野生型,说明 *miR169a* 在植物应对氮素含量变化过程中发挥着重要的调控作用。缺氮条件下,拟南芥 *miR5090* 和 *miR826* 过表达植株均显示出较强的耐受性,生物量和氮含量增加,长出更多的侧根和初生根等,同时 *AtNRT2;1* 和 *AtNRT1;5* 表达量增加,说明氮的吸收能力增强<sup>[26]</sup>。谢文召等<sup>[27]</sup>研究发现小麦 *miR1129* 对氮素呈典型的浓度及时间依赖性,低氮条件下 *miR1129* 超表达植株较野生型形态增大、干重增多及氮含量增加,推测

*miR1129* 在植物抵御低氮胁迫中起着非常重要的作用。低氮处理时,*miR393a* 在光皮桦根和叶中的表达先下调后上调,在恢复组中均上调表达;而在茎中,低氮处理 4 d 后 *miR393a* 明显上调,恢复组中明显下调,表明 *miR393* 及其靶基因在低氮胁迫响应中发挥着调控作用<sup>[28]</sup>。孙青等<sup>[29]</sup>在玉米中发现,*miR528* 在低氮处理时表达下调,其靶基因 *ZmLAC3* 和 *ZmLAC5* 表达上调,而在高氮处理时 *miR528* 表达上调;转基因试验发现,高氮下 *Zm-miR528* 可能通过调控其靶基因的表达,影响木质素的合成,从而调节玉米的倒伏性。此外,*miR397* 靶向一个含有  $\text{Cu}^{2+}$  的多酚氧化还原酶基因,在豆科植物百脉根结瘤时被诱导表达,参与共生固氮<sup>[30]</sup>。

### 4 MiRNA 参与低钾胁迫

在番茄中采用 sRNA 高通量测序发现,*miR156d-5p*、*miR168a*、*miR319a*、*miR319b*、*miR319c*、*miR477-3p* 及 *miR9472-3p* 7 个 miRNAs 均可响应低钾胁迫<sup>[31]</sup>,*miR171b*、*miR167g-5p*、*miR167b*、*miR168a* 在番茄根系中表达差异显著<sup>[32]</sup>。叶芝兰等<sup>[33]</sup>利用小 RNA 和降解组在西藏野生大麦 XZ153 和栽培品种浙大 9 号中鉴定到 65 个响应低钾胁迫的候选差异 miRNA。其中 *miR164c*、*miR169h*、*miR395a* 及其靶基因参与了三羧酸循环、糖酵解和磷酸戊糖途径,*miR166g* 和 *miR482* 参与植物钙信号调节,*miR171e* 和 *miR396c* 参与调控乙烯生物合成过程中的蛋氨酸补偿途径,这些差异表达 miRNA 在耐低钾品种响应低钾胁迫过程中发挥着重要作用。李倩等<sup>[34]</sup>研究发现,低钾处理下的花生根系中有 20 个 miRNA 及其靶基因发生差异表达,其中 *miR160* 表达差异倍数最高。

### 5 MiRNA 与其他营养元素

利用组学技术分析发现,柑橘在缺铁情况下,叶片中有 50 个 miRNA 表达上调,31 个表达下调<sup>[35]</sup>。进一步研究发现,*miR397*、*miR172*、*miR408*、*miR319*、*miR477* 和 *miR398* 可能在柑橘应对缺铁过程中起着至关重要的作用;在缺硼条件下,*miR397* 及其靶基因 *LAC7* 均发生差异性表达,推测 *miR397* 通过负调控其靶基因 *LAC7* 提高漆酶活性和增加木

质素的累积以应对硼胁迫。卢艺彬等<sup>[36]</sup>利用 Illumina 测序发现, 缺硼条件下, 雪柑根系中分别有 52 个差异表达 miRNA 上调和 82 个 miRNA 表达下调, miRNA 主要通过激活防御系统、增加侧根、改善渗透调节等方面来调控根系对缺硼的适应性; 此外, 在叶片中获得了 91 个上调和 81 个下调差异表达 miRNA, 叶片 miRNA 对缺硼适应性主要表现在削弱生长发育、稳定叶片表型、减少硼运出以及提高超氧化物歧化酶活性等。

高铝胁迫 8 h 后, 日本晴根系中有 13 个表达下调的 miRNA 和 6 个表达上调的 miRNA, 而在“Embrapa Taim”品种中有 5 个下调和 3 个上调表达的 miRNA, 结合靶基因分析推测这些 miRNA 通过调控多种代谢途径来参与水稻对高铝胁迫的抗性<sup>[37]</sup>。Chen 等<sup>[38]</sup>利用高通量测序技术发现蒺藜苜蓿在遭受铝毒害过程中, 有 23 个 miRNA 发生响应, 大多数响应基因表达下调, 将这些 miRNA 分成迅速响应、延迟响应和持续性响应三种类型, 其中大部分属于迅速响应型。谭国胜等<sup>[39]</sup>在耐铝大豆中鉴定到 9 个 miRNA 响应铝胁迫时表达下调, 推测它们与大豆的抗铝胁迫相关。相比于抗氧化胁迫相关的 *miR169r*, 调控大豆根伸长的 *miR166k/o*、*miR390g* 和 *miR396c/k* 在抗铝胁迫过程中发挥了更重要的作用<sup>[40]</sup>。

薛泽云等<sup>[41]</sup>利用高通量测序技术在凤丹中发现 12 个保守 miRNA 和 18 个新 miRNA 响应铜胁迫差异性表达。杜秋霞等<sup>[42]</sup>在铜胁迫下的桑叶组织中鉴定到 40 个 miRNA 差异表达, 其中 27 个上调表达和 13 个下调表达。杨惠荔等<sup>[43]</sup>研究发现, 小麦在铜胁迫下添加外源硅, 分别有 *miRNA156*、*miRNA396*、*miRNA894* 等 58 个 miRNA 表达上调, *miRNA159*、*miRNA393*、*miRNA160* 等 41 个 miRNA 表达下调; 铜胁迫下添加外源一氧化氮, 分别有 *miRNA482*、*miRNA531*、*miRNA894* 等 26 个 miRNA 表达上调, *miRNA159*、*miRNA166*、*miRNA396* 等 66 个 miRNA 表达下调。

## 6 展望

随着高通量测序技术的发展, 越来越多的营养胁迫相关 miRNA 被挖掘出来, 但其功能和调控机制的研究依然很少。一个 miRNA 可以响应多种营养元素胁迫, 一种营养元素胁迫也存在多个 miR-

NA 响应, 这形成了复杂的调控网络。如 *miR160* 同时响应 S、N、K、B、Al、Cu 等元素胁迫, P、S、N 等元素胁迫中均有多个 miRNA 发生响应, 但它们之间是如何相互作用的, 有待于进一步深入开展研究。此外, 对 K、Fe、B、Al、Cu 等元素而言, 虽然鉴定到许多差异表达基因, 但大多数研究仅停留在基因表达层面, 哪些是关键调控基因以及调控机理尚不明确。因此, 加大对营养元素胁迫相关 miRNA 的研究力度, 对选育植物耐性品种和提高植物对营养元素胁迫的适应能力都具有重要的作用。

## 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 complementarity to *lin-14*[J]. Cell, 1993, 75(5): 843.
- [2] ZHANG B, PAN X, COBB G P, et al. Plant microRNA: a small regulatory molecule with big impact[J]. Dev. Biol., 2006, 289(1): 3-16.
- [3] 黄儒, 苍晶, 于晶, 等. 冬小麦小 RNA 高通量测序及生物信息学分析[J]. 植物学报, 2014, 49(1): 8-18.
- [4] HUANG S Q, PENG J, QIU C X, et al. Heavy metal-regulated new microRNAs from rice[J]. J. Inorg. Biochem., 2009, 103(2): 282-287.
- [5] SHIVAPRASAD P V, CHEN H M, PATEL K, et al. A microRNA superfamily regulates nucleotide binding site-leucine-rich repeats and other miRNAs[J]. Plant Cell, 2012, 24(3): 859-874.
- [6] 徐媛媛, 刘晓纳, 朱世平, 等. 植物微 RNA 的生物学功能及其在砷穗互作中的作用研究进展[J]. 中国南方果树, 2017, 46(3): 172-178.
- [7] KOCHIAN L V. Plant nutrition: rooting for more phosphorus[J]. Nature, 2012, 488(7412): 466-467.
- [8] 陶平. *miR399* 调控大豆磷平衡及开花的初步研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [9] DU Q G, WANG K, ZOU C, et al. The PILNCR1-miR399 regulatory module is important for low phosphate tolerance in maize[J]. Plant Physiol., 2018, 177(4): 1743-1753.
- [10] 刘浩, 李玉龙, 汤萌萌, 等. 拟南芥 *miR156* 与 *miR399* 在低磷胁迫中的对话机制初探[J]. 河南农业科学, 2019(7): 54-58.
- [11] LIN W Y, HUANG T K, CHIOU T J. Nitrogen limitation adaptation, a target of microRNA827, mediates degradation of plasma membrane-localized phosphate transporters to maintain phosphate homeostasis in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2013, 25(10): 4061-4074.
- [12] 顾冕, 孟大千, 徐国华. 烟草 *microRNA827* 及其靶基因的鉴定与分析[J]. 南京农业大学学报, 2016, 39(6): 965-972.
- [13] PHILLIPS J R, DALMAY T, BARTELS D. The role of small RNAs in abiotic stress[J]. FEBS Lett., 2007, 581(19): 3592-3597.
- [14] ZENG H Q, ZHU Y Y, HUANG S Q, et al. Analysis of phosphorus-deficient responsive miRNAs and cis-elements from soybean (*Glycine max* L.)[J]. J. Plant Physiol., 2010, 167(15): 1289-1297.

- [15] LYU C Y, SHA A H. Response to phosphorus deficiency regulated by *microRNA168* in soybean plant[J]. Chin. J. Oil Crop Sci., 2017, 39(3): 321-325.
- [16] YAN G, LI X, TIAN Q Y, *et al.*. Sulfur deficiency had different effects on *Medicago truncatula* ecotypes A17 and R108 in terms of growth, root morphology and nutrient contents[J]. J. Plant Nutr., 2016, 39(3): 301-314.
- [17] 李利红,仪慧兰. 二氧化硫胁迫下拟南芥 miRNA 表达谱分析[J]. 环境科学学报, 2019, 39(7): 317-322.
- [18] 艾芹. 拟南芥 *miR395* 靶向的 *APS* 基因对硫酸根浓度的调控[D]. 西双版纳:中国科学院西双版纳热带植物园, 2015.
- [19] 刘炜娜,林争春,刘彦英,等. 野生蕉 *miR395a* 前体克隆与进化特性及启动子分析[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(1): 89-96.
- [20] MATTHEWMAN C A, KAWASHIMA C G, HÚSKA D, *et al.*. *miR395* is a general component of the sulfate assimilation regulatory network in *Arabidopsis*[J]. FEBS Lett., 2012, 586(19): 3242-324.
- [21] CHIOU T J. The role of microRNAs in sensing nutrient stress[J]. Plant Cell Environ., 2007, 30(3): 323-332.
- [22] 麻艳超. 拟南芥氮素营养相关基因的图位克隆及其初步功能验证[D]. 秦皇岛:河北科技师范学院, 2014.
- [23] LIANG G, HE H, YU D. Identification of nitrogen starvation-responsive microRNAs in *Arabidopsis thaliana*[J/OL]. PLoS ONE, 2012, 7(11): e48951[2012-11-14]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048951>.
- [24] LIU Z W, LI H, LIU J X, *et al.*. Integrative transcriptome, proteome, and microRNA analysis reveals the effects of nitrogen sufficiency and deficiency conditions on theanine metabolism in the tea plant (*Camellia sinensis*)[J/OL]. Hortic. Res., 2020, 7: 65[2020-05-01]. <https://doi.org/10.1038/s41438-020-0290-8>.
- [25] 赵勐. 玉米氮素营养相关小分子非编码 RNA 的克隆及 *miRNA169* 的功能鉴定[D]. 北京:中国农业大学, 2014.
- [26] HE H, LIANG G, LI Y, *et al.*. Two young microRNAs originating from target duplication mediate nitrogen starvation adaptation via regulation of glucosinolate synthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Physiol., 2014, 164(2): 853-865.
- [27] 谢文召,赵媛媛,许华萌,等. 小麦小分子 RNA *TaMIR1129* 介导植株抵御低氮逆境功能研究[J]. 河北农业大学学报, 2016, 39(5): 12-17.
- [28] 潘樱,张仪平,朱敏慧等. 光皮桦 *miR393* 及其靶基因在低氮胁迫中的表达分析[J]. 核农学报, 2017(10): 1921-1930.
- [29] 孙青. 高氮条件下 *microRNA528* 调控玉米倒伏的机制研究[D]. 北京:中国农业科学院, 2018.
- [30] LUIS A D, MARKMANN K, COGNATV, *et al.*. Two microRNAs linked to nodule infection and nitrogen-fixing ability in the legume *Lotus japonicus*[J]. Plant Physiol., 2012, 160(4): 2137-2154.
- [31] 赵晓明. 番茄响应低钾胁迫关键基因的挖掘[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2018.
- [32] 赵晓明,张宁,安欣悦. miRNAs 在番茄钾营养胁迫中的作用[J]. 北方园艺, 2019, 431(8): 21-27.
- [33] 叶芝兰. 大麦响应低钾胁迫的基因型差异及其耐性机制研究[D]. 杭州:浙江大学, 2020.
- [34] 李倩. 花生根系形态 shovelomics 与响应氮钾缺乏的 miRNA 调控机制[D]. 新乡:河南科技学院, 2020.
- [35] 金龙飞. 基于组学的柑橘缺铁及硼胁迫分子响应研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2017.
- [36] 卢艺彬. 雪柑实生苗生理生化及基因和 microRNA 表达对缺硼的响应[D]. 福州:福建农林大学, 2015.
- [37] LIMA J C, ARENHART R A, MARGIS-PINHEIRO M, *et al.*. Aluminum triggers broad changes in microRNA expression in rice roots[J]. Genet. Mol. Res., 2011, 10(4): 2817-2832.
- [38] CHEN L, WANG T, ZHAO M, *et al.*. Identification of aluminum-responsive microRNAs in *Medicago truncatula* by genome-wide high-throughput sequencing[J]. Planta, 2012, 235(2): 375-386.
- [39] 谭国胜. 大豆响应铝胁迫 miRNA 的鉴定和 *GmPDR12* 基因的拟南芥异源表达[D]. 南京:南京大学, 2015.
- [40] HUANG S C, LU G H, TANG C Y, *et al.*. The expression profiling of microRNAs reveals the differential mechanism of two contrasting soybean genotypes in response to aluminum stress[C]// Abstract Collection of Annual Conference of Jiangsu Genetics Society in 2016, 2016: 197-198.
- [41] 薛泽云. 凤丹响应铜胁迫 miRNAs 的鉴定及其表达特性分析[D]. 南京:南京农业大学, 2016.
- [42] 杜秋霞,李阳,郑丹艳,等. 桑树中铜离子胁迫调控 miRNA 的全基因组分析[C]//江苏省遗传学会 2019 年学术研讨会论文集, 2019.
- [43] 杨惠荔. 外源 Si, NO 对铜胁迫下小麦幼苗的生理应答及相关 miRNA 的差异表达分析[D]. 新乡:河南师范大学, 2019.