

植物miR394生物学功能研究进展

耿昭, 刘建光, 赵贵元, 王永强*, 张寒霜*

河北省农林科学院棉花研究所/农业部黄淮海半干旱区棉花生物学与遗传育种重点实验室, 石家庄050051

摘要: MicroRNA (miRNA)是真核生物中一类内源非编码蛋白的核酸单链小分子RNA, 在细胞机体调控网络中发挥着重要的作用。miR394是众多发现的miRNA家族成员之一, 其前体序列在不同的植物中不尽相同, 但都含有相同的20~22 nt高度保守的成熟片段。miR394通过完全互补或者近完全互补的方式作用于靶基因进而调控靶基因的表达, 其靶基因主要编码F-box蛋白(FBX)并在植物的生长发育、生物和非生物应答胁迫中发挥重要的作用。本文主要对miR394在植物中作用机制、靶基因和生物学功能进行综述, 并对miR394的研究现状进行思考, 为进一步研究miR394家族在植物中的生物学功能及其调控机制提供参考。

关键词: miR394; F-box; 生长发育; 逆境响应

植物miRNA是长度为20~22 nt的内源非编码RNA, 可在转录与翻译水平调控靶基因的表达(Tian等2018; Jin等2012)。植物miRNA是在细胞核中由聚合酶转录成初级产物Pri-miRNA, 然后在Dicer酶作用下形成具有茎环结构的miRNA前体(miRNA precursor, pre-miRNA), 经过Dicer酶第2次剪切加工形成的, 并在植物输出蛋白HASTY的作用下转运到细胞质中。在细胞质中, 成熟miRNA与RNA诱导的基因沉默复合体(RISC蛋白复合体)结合形成miRNA介导的沉默复合体(miRISC), 基于与靶基因完全或不完全配对来调节基因表达。研究表明植物miRNA广泛参与调控植物生长发育、新陈代谢、信号转导以及生物、非生物胁迫的应答等生物学过程, 因而在植物研究中受到高度关注(Atkinson等2014; Jones-Rhoades等2006; Lee等1993)。

miR394是广泛存在于植物中且高度保守的一类miRNA, 在拟南芥、大豆、油菜、棉花、水稻和玉米等植物中均有发现, 研究表明它们的miR394靶基因为编码F-box的蛋白基因(Sanz-Carbonell等2019; Ding等2019; Knauer等2013; Zhu 2002; Magwanga等2018)。近年来随着对miR394研究的深入, 发现该miRNA在调控叶片形态、营养代谢以及逆境胁迫中扮演重要角色。本文综述了miR394在植物中的研究进展, 探讨了miR394具有生物功能多样性的机制, 以期深入理解miR394在植物生长发育和响应逆境胁迫中的调控作用提供参考。

1 植物miR394结构和作用机制

2004年, Matthew和Bartel (2004)利用生物信息学方法首先在拟南芥和水稻中预测到了miR394, 并利用PCR和Northern blot验证了其真实性。随后其在大豆、油菜、棉花和谷子等植物中陆续被发现, 目前已在miRBase数据库(<http://www.mirbase.org/>)中32种植物收录了miR394。在这些植物中miR394的前体序列差异很大, 但其成熟序列高度同源, 根据成熟序列的差异, miR394分为不同的成员, 主要包括miR394a、miR394b、miR394c和miR394d等。研究发现不同的植物中含有不同的家族成员, 如拟南芥中有miR394a和miR394b 2种, 葡萄中有miR394a、miR394b和miR394c 3种, 而水稻中只有1种。根据miR394成熟序列在前体序列的3'端臂还是5'端臂, 分为miR394-3p和miR394-5p, 聚类分析发现miR394-5p序列保守很强, 而miR394-3p保守性较差。

目前研究表明植物中miRNA介导的基因沉默作用机制主要有3种, 分别是miRNA介导的靶mRNA降解、miRNA介导的翻译阻抑以及miRNA介导的DNA甲基化。通过生物信息学预测和实验

收稿 2020-04-07 修定 2020-08-12

资助 河北省青年科学基金(C2018301088)、河北省现代农业产业技术体系(HBCT2018040203)和河北省农林科学院创新工程(2019-1-3-02)。

* 共同通讯作者: 张寒霜(hanshuangzhang@126.com)、王永强(wangyongqiang502@126.com)。

发现, miR394主要通过近完全互补切割靶mRNA, 调控靶基因表达, 但在不同植物中miR394虽然具有相同成熟序列但切割靶mRNA的位置也不尽相同, 如大豆中miR394在靶基因互补区的第9位和10位碱之间发生精确切割, 在水稻中miR394切割位置位于互补区的第10位和11位之间, 而在拟南芥中这两个位置发生切割的现象均有发现(Ni等2012; Qu等2019)。造成这一现象的机制仍不清楚, 需进一步研究。

2 miR394的靶基因

根据植物中miRNA与靶基因几乎完全互补配对的特性, Matthew和Bartel (2004)通过生物信息学预测了拟南芥中miR394的靶基因, 并利用RLM-RACE验证其靶基因为*At1g27340 (SKP1-Cullin/CDC53-F-box)*, 属于F-box家族, 后被命名为*LCR (leaf curing responsiveness)*。由于在不同植物中发现miR394越来越多, 利用实验方法鉴定靶基因的工作非常艰巨和缓慢, 因此目前主要是通过生物信息学的方法寻找miR394的靶基因, 只有拟南芥、水稻、油菜和大豆等部分植物中的miR394靶基因得到实验验证(表1)。已有研究表明F-box是miR394家族最主要的靶基因。Kumar等(2019)利用生物信息学对40种植物的miR394靶基因进行了预测分析, 发现43个靶基因中有32个属于F-box基因家族, 其它预测的靶基因包括*GDSL*、*FAD2*和*GDSL*等, 而经过实验验证的靶基因也大多属于F-box基因家族, 仅Chand等(2016)利用RLM-RACE技术发现大蒜中miR394有2个靶基因, 一个编码*F-box*, 另一个编码*CYP450*。这些结果说明在一些

植物中miR394的靶基因除了F-box家族基因, 可能还有其它基因, 这需要更多的实验去验证。此外, miR394和其它一些miRNA一样, 具有调控模式的多样性, 即一个miR394可以调控多个靶基因, 多个同源miR394也可以同时调控一个靶基因, 表现出“一对多”与“多对一”的调控模式, 如拟南芥中miR394a和miR394b均与靶基因*LCR*作用, 在大蒜中miR394可调控*F-box*和*CYP450*两个靶基因。

miRNA的主要调控机制是通过调节下游靶基因来发挥作用。作为miR394最主要的靶基因, F-box蛋白家族在植物信号转导、器官发育和逆境胁迫响应等过程中都具有重要功能(Kirch和Röhrig 2010; Song等2012, 2015)。F-box蛋白家族是一类含有F-box基序(motif), 在泛素介导的蛋白质水解过程中具有底物识别功能的蛋白质家族, 由于在细胞周期蛋白Cyclin F中第一个发现含有该结构域而命名。F-box蛋白主要以SCF复合体(Skp1结合蛋白, 在植物中称为ASK、骨架蛋白Cullin1、CUL1和F-box蛋白)泛素连接酶E3介导的泛素化蛋白降解目标蛋白, 其中F-box蛋白决定底物识别的特异性, 即SCF复合体通过替换不同的F-box蛋白来决定降解的目标底物, 从而行使不同生物功能(Bai等1996; Kipreos和Pagano 2000; Hua等2011)。这可能决定了miR394在植物生长发育过程中的重要性及功能多样性。

3 miR394功能研究进展

3.1 miR394参与植物生长发育

随着对miRNA研究的深入, 越来越多证据表明miRNA在植物正常生长发育过程中起着重要调

表1 通过试验验证植物miR394 靶基因

Table 1 Plant miR394 target gene has been identification

植物	靶基因	验证方式	参考文献
拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>Ath-LCR: At1g27340</i>	RLM-5' RACE, 荧光定量	Xie等2005
油菜(<i>Brassica napus</i>)	<i>BnLCR</i>	同源克隆 <i>Ath-LCR</i> 荧光定量	Liu等2008
大豆(<i>Glycine max</i>)	<i>Glyma08g11030</i>	RLM-5' RACE荧光定量	Ni等2012
水稻(<i>Oryza sativa</i>)	<i>LEAF</i> 、 <i>INCLINATION 4</i>	RLM-5' RACE荧光定量	Qu等2019
大蒜(<i>Allium sativum</i>)	<i>F-box</i> 、 <i>CYP450</i>	RLM-5' RACE荧光定量	Chand等2016
龙眼(<i>Dimocarpus longan</i>)	<i>DlAIMT12</i>	psRNA target software荧光定量	Li等2018a

控作用。Song等(2012)发现过表达miR394的转基因拟南芥表现出向上卷曲的形态,靶基因*LCR*功能缺失突变体表现出植株矮化,叶形异常;而过表达不受miR394调节的*LCR*的植株中,叶片呈向下卷曲形态。进一步研究发现,*LCR*表达存在一个最佳状态以维持叶片正常的形态,过低或者过高的*LCR*表达都会导致非正常的叶片形态。在水稻上也发现过表达miR394会导致叶片出现上卷,Qu等(2019)发现miR394的靶基因*LC4* (*LEAF INCLINATION 4*)同样编码F-box蛋白,抑制miR394的表达或过表达靶基因*LC4*导致叶倾角增大,而通过CRISPR/Cas9降低靶基因*LC4*表达会导致叶片倾向减小。前人研究证实植物生长素与水稻叶枕的发育有关,但Li等(2019)通过酵母双杂实验发现*LC4*与生长素响应因子基因*ARF4*、*BZR1*和*BIN2*均没有相互作用,表明*LC4*可能通过其他途径调节叶片倾斜度。为了进一步确定*LCR*的靶标,Litholdo等(2016)利用蛋白质组学技术,确定了乳胶蛋白(major latex protein, MLP)家族基因的成员是潜在的*LCR* F-box靶标。通过人工miRNA干扰技术降低*MLP28*基因表达后,转基因拟南芥植株表现出严重分发育缺陷,包括叶片形态改变、茎尖缺陷以及最终的过早死亡等现象,这些表型特征类似于过表达*LCR*的拟南芥植物的表型特征,这些结果表明MLPs被*LCR*驱动降解,MLP基因家族是可能是*LCR*调控的直接靶标。

miR394不仅可以调控叶片形态,而且还能调控果实和种子的发育。在油菜中,过表达miR394可以推迟植株花期,增大植株体、叶片、荚果和种子大小,但转基因植株的种子与野生型相比具有较高蛋白质和硫苷含量,但含油量较低。同时,过表达miR394改变了种子脂肪酸的组成,增加了C16:0、C18:0和不饱和脂肪酸C20:1、C22:1,降低了C18:3。进一步研究发现*BnLCR*转录本的升高能导致果实和种子发育中的表型缺陷。这些结果表明,适当的miR394表达水平是油菜果实正常发育和种子形成的必要条件(束霞霞等2013)。

3.2 miR394参与植物非生物胁迫

干旱、盐碱以及极端温度等是影响植物生长的重要环境胁迫因子,植物在长期进化过程中建

立了一系列适应各种非生物胁迫的机制。现已有实验证据表明,miRNA在响应非逆境胁迫过程中具有重要调控作用。利用高通量测序和芯片技术发现,植物受到非生物胁迫后miR394差异表达(Yin等2014; Wang等2016)。2012年Ni等(2012)发现大豆miR394受干旱、高盐度、低温胁迫和ABA胁迫诱导表达,将大豆miR394前体转入拟南芥过表达能够显著减少叶片失水速率,提高植株耐旱性。随后, Song等(2013)进一步研究发现在拟南芥中过表达miR394转基因植株和靶基因缺失突变体能显著提升植株干旱胁迫的耐受性,但对盐胁迫表现出高度敏感性。在拟南芥中miR394同样受ABA诱导表达而靶基因*LCR*受ABA抑制,过表达miR394导致植株对ABA反应敏感,同时转基因植株中ABA信号的重要元件*ABI3*、*ABI4*、*ABI5*、*ABF3*和*ABF4*基因表达量较野生型显著升高,相反过表达不受miR394调控的靶基因对ABA不敏感,抗旱能力减弱。为了进一步研究F-box与非生物胁迫之间的应答关系,高帅(2015)利用酵母双杂交的方法筛选到与一个miR394靶基因*LCR*互作的蛋白AHA1, AHA1是一个质膜质子ATP酶,是细胞维持正常质子梯度的必需蛋白,在干旱情况下, AHA1突变体的气孔关闭能力降低。这些研究表明miR394可能是通过ABA途径调节叶片气孔开度,增强叶片保水能力,从而提高植物的抗旱性。

此外, Song等(2016)发现过表达miR394和靶基因缺失突变体拟南芥与野生型相比,电解质渗漏率明显降低,脯氨酸含量和可溶性糖含量都有显著提高,表现出更强的抗冷能力;而过表达不受miR394调控的靶基因,植物表现出明显的冷敏感性。已有研究表明CBF (C-repeat binding factor)是调控植物冷驯化相关基因表达的一种调控转录激活因子, CBF蛋白可与下游冷应答基因启动子的CBT/DRE响应元件特异性结合,启动耐寒基因*COR*的表达(Li等2018b)。通过qRT-PCR分析发现,相对于野生型, miR394过表达植株和靶基因缺失突变体中*CBF1*、*CBF2*和*CBF3*的表达量增加。CBF下游的应激反应基因,包括*RD29A*、*COR15a*、*COR15b*和*KIN1*,在miR394过表达植株和靶基因缺失突变体中表达显著提高,而在过表达不受miR394

调控的靶基因植株中这些基因受到抑制。综上所述结果表明miR394及其靶基因*LCR*均参与了植物对低温的胁迫反应。

3.3 miR394参与植物生物胁迫

植物病害影响植物正常生长发育, 最终导致产量减少, 造成一定的经济损失。已有报道显示水稻、小麦等植物miRNA可受病原菌诱导, 在生物胁迫过程中发挥重要作用(Campo等2013)。尖孢镰刀菌可以引起大蒜镰刀菌基腐病(*Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae*, FOC), Chand等(2016)将尖孢镰刀菌接种于大蒜后, 利用qPCR对miR156、miR159和miR394等6个miRNA进行0~72 h的定量追踪, 发现只有miR394诱导表达, 且主要在感病部位茎部组织表达, 同时研究发现大蒜miR394受茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)诱导表达。当对2个FOC抗性不同的材料接种病原菌后, miR394在2个材料中的表达量均上调而靶基因下调, 但在抗病材料中表达模式被延迟。这些结果表明, miR394在FOC抗性中可能起着负调控作用。miR394在响应番茄灰霉菌过程中也表现出相似的机制, Jin和Wu (2015)通过高通量测序发现番茄在接种灰霉菌后miR394表达升高。随后田星(2018)为了进一步确定miR394是否参与番茄灰霉菌防御反应, 将过表达miR394的转基因拟南芥及其靶基因缺失突变株接种灰霉菌, 发现与野生型相比, 过表达miR394的转基因拟南芥和靶基因缺失突变体的叶片表面均出现较大的病变面积, 说明过表达miR394或靶基因*LCR*功能缺失后使得植物对灰霉菌更加敏感, miR394通过与靶基因*LCR*作用负调控番茄灰霉病抗性。

3.4 miR394参与植物生理生化代谢

miRNA可调控植物对营养缺乏的适应性, 通过细胞之间进行信息传递, 甚至可长距离运输到植物不同组织中调控转录因子, 激活或抑制基因的表达, 从而稳定植株体内营养物质和重金属离子的吸收与代谢(D'Ario等2017; Bari等2017; Chiou 2007), 目前对miR394参与生理生化代谢过程的研究还比较少。2010年, Kong和Yang (2010)在缺铁响应的拟南芥microRNAs文库中鉴定出8个差异表

达的miRNA, 其中miR394在根部和地上部分组织中随缺铁时间的延长呈先上升后下降的趋势。小金海棠(*Malus xiaojinensis*)是苹果属中一种铁高效物种, 在缺铁胁迫下, 根和叶中的miR394都呈先上调后下降表达模式, 但miR394在根部响应较叶片更为迅速(于昌江等2012)。miR394虽然受缺铁胁迫诱导表达, 但其在响应缺铁胁迫过程中的作用机制仍不清楚。此外, miR394在光介导类黄酮代谢过程中发挥重要作用, Li等(2018a)研究发现龙眼胚胎愈伤在不同强度蓝光照射下, miR394与其靶基因*DIA1MT12*的表达量呈现负相关趋势, 并且miR394与miR393、miR395分别共同作用负向调控中类黄酮关键基因*DIFLS*, 正向调控类黄酮关键基因*DICH5*、*DIC1*、*DIF3'H*、*DIDFR*以及*DILAR*, 最终影响类黄酮的积累。目前对于miR394参与生理生化代谢研究停留在检测基因表达差异的水平层面, 缺乏直接的证据, 仍需进行深入研究。

4 讨论与展望

目前研究表明miR394的功能是多样的, 不仅能改变植物的叶片形态, 影响种子发育, 提高植物的耐旱性, 增加植物抗病性, 而且可能参与了一些生理生化代谢过程(图1)。这些研究结果主要基于拟南芥、水稻和油菜等模式植物, 而在这些植物中发现miR394的靶基因都属于F-box, 不像其它一些miRNA, 如miR528在不同植物中可以调控不同靶基因, 包括*AAO*、*LAC*、*CBP*和*PPO*等, 造成其功能具有多样性(Chen等2019)。miR394所表现出的功能多样性, 是由于F-box本身具有多种功能, 还是由于不同植物中靶基因F-box的序列差异, 使F-box介导的泛素化降解的靶标在不同植物中不同, 从而导致miR394表现出功能多样性, 这需要我们进一步进行系统研究。此外, 对于miR394的研究集中在与靶基因的作用关系, 至于miR394与非靶基因的互作研究很少。如circRNA或长链非编码RNA是否对miR394起到海绵(sponge)的作用, 对我们深入理解miR394在植物生长发育、抗逆等过程中所扮演的角色有重要意义。



A~D: miR394参与植物非生物、生物胁迫及植物生长发育和生理生化代谢的调控路径。

Atkinson NJ, Jain R, Urwin PE (2014). The response of plants to simultaneous biotic and abiotic stress. In: Mahalingam R (ed). Combined Stresses in Plants. Stillwater: Springer, 181–201

Bai C, Sen P, Hofmann K (1996). *SKP1* connects cell cycle regulators to the ubiquitin proteolysis machinery through a novel motif, the F-box. *Cell*, 86 (2): 263–274

Bari R, Pant BD, Mark S, et al (2006). PHO2, microRNA399, and PHR1 define a phosphate-signaling pathway in plants. *Plant Physiol*, 141: 988–999

Campo S, Peris-Peris C, Siré C, et al (2013). Identification of a novel microRNA (miRNA) from rice that targets an alternatively spliced transcript of the *Nramp6* (*Natural resistance-associated macrophage protein 6*) gene involved in pathogen resistance. *New Phytol*, 199: 212–227

Chand SK, Nanda S, Joshi RK (2016). Regulation of miR394

Gao S (2015). Regulation of salt and drought stress responses by *DIF1* and screening of the interacting protein of *DIF1*/*LCR* in *Arabidopsis* (dissertation). Nanjing: Nanjing Agri-

- cultural University (in Chinese with English abstract) [高帅 (2015). 拟南芥*DIF1*调节盐和干旱胁迫的反应及DIF1/LCR互作蛋白的筛选(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Hua ZH, Zou C, Shiu SH, et al (2011). Phylogenetic comparison of *F-Box (FBX)* gene superfamily within the plant kingdom reveals divergent evolutionary histories indicative of genomic drift. *PLOS One*, 6: e16219
- Jin W, Wu F (2015). Characterization of miRNAs associated with *Botrytis cinerea* infection of tomato leaves. *BMC Plant Biol*, 15: 1
- Jin W, Wu F, Xiao L, et al (2012). Microarray-based analysis of tomato miRNA regulated by *Botrytis cinerea*. *J Plant Growth Regul*, 31: 38–46
- Jones-Rhoades MW, Bartel DP (2004). Computational identification of plant microRNAs and their targets, including a stress-induced miRNA. *Mol Cell*, 14: 787–799
- Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B (2006). MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Ann Rev Plant Biol*, 57: 19–53
- Kipreos ET, Pagano M (2000). The F-box protein family. *Genome Biol*, 1: review3002.1–3002.7
- Kirch HH, Röhrig H (2010). Affinity purification and determination of enzymatic activity of recombinantly expressed aldehyde dehydrogenases. *Method Mol Biol*, 639: 281–290
- Knauer S, Holt A, Rubio-Somoza I, et al (2013). A protodermal miR394 signal defines a region of stem cell competence in the *Arabidopsis* shoot meristem. *Develop Cell*, 24: 125–132
- Kong WW, Yang ZM (2010). Identification of iron-deficiency responsive microRNA genes and *cis*-elements in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 48: 153–159
- Kumar A, Gautam V, Kumar P, et al (2019). Identification and co-evolution pattern of stem cell regulator miR394s and their targets among diverse plant species. *BMC Evolution Biol*, 19: 55
- Lee RC, Feinbaum RL, Ambros V (1993). The *C. elegans* heterochronic gene *lin-4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin-14*. *Cell*, 75: 843–854
- Li H, Lin Y, Chen X, et al (2018a). Effects of blue light on flavonoid accumulation linked to the expression of miR393, miR394 and miR395 in longan embryogenic calli. *PLOS One*, 13: e0191444
- Li Q, Byrns B, Badawi MY, et al (2018b). Transcriptomic insights into phenological development and cold tolerance of wheat grown in the field. *Plant Physiol*, 176: 2376–2394
- Litholdo CG, Parker BL, Eamens AL, et al (2016). Proteomic identification of putative microRNA394 target genes in *Arabidopsis thaliana* identifies MLP family members critical for normal development. *Mol Cell Proteomics*, 15: 2033–2047
- Liu HH, Tian X, Li YJ, et al (2008). Microarray-based analysis of stress-regulated microRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *RNA*, 14: 836–843
- Magwanga RO, Lu P, Kirungu JN, et al (2018). Characterization of the late embryogenesis abundant (LEA) proteins family and their role in drought stress tolerance in upland cotton. *BMC Genomics*, 19: 6
- Matthew WJ, Bartel DP (2004). Computational identification of plant microRNAs and their targets, including a stress-induced miRNA. *Mol Cell*, 6: 787–799
- Ni Z, Hu Z, Jiang Q, et al (2012). Overexpression of *gma-miR394a* confers tolerance to drought in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Commun*, 427 (2): 330–335
- Qu L, Lin L-B, Xue H-W (2019). Rice miR394 suppresses leaf inclination through targeting an F-box gene, *LEAF INCLINATION 4*. *J Integra Plant Biol*, 4: 406–416
- Sanz-Carbonell SC, Marques MC, Bustamante A, et al (2019). Inferring the regulatory network of the miRNA-mediated response to biotic and abiotic stress in melon. *BMC Plant Biol*, 19: 78
- Shu XX (2013). Regulation of growth and seed development of *Brassica napus* by MIR394. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [束霞霞(2013). BnmiR394调控油菜(*Brassica napus*)生长和种子发育的功能研究. 南京: 南京农业大学]
- Song JB, Gao S, Sun D, et al (2013). miR394 and *LCR* are involved in *Arabidopsis* salt and drought stress responses in an abscisic acid-dependent manner. *BMC Plant Biol*, 13: 210–226
- Song JB, Gao S, Sun D, et al (2016). miR394 and its target gene *LCR* are involved in cold stress response in *Arabidopsis*. *Plant Gene*, 5: 56–64
- Song JB, Huang SQ, Dalmay T, et al (2012). Regulation of leaf morphology by microRNA394 and its target *LEAF CURLING RESPONSIVENESS*. *Plant Cell Physiol*, 53: 1283–1294
- Song JB, Shu XX, Shen Q, et al (2015). Altered fruit and seed development of transgenic rapeseed (*Brassica napus*) over-expressing microRNA394. *PLOS One*, 10: e0125427
- Tian X (2018). Research on the biological function and regulatory mechanism of miR394 in the interaction between plant and *Botrytis cinerea* (disection). Hangzhou: Zhejiang Sci-Tech University (in Chinese with English abstract) [田星(2018). miR394在植物与灰霉菌互作中的生物学功能及调控机制研究(学位论文). 杭州: 浙江理工大学]

- Tian X, Song LP, Wang Y, et al (2018). miR394 acts as a negative regulator of *Arabidopsis* resistance to *B. cinerea* infection by targeting *LCR*. *Front Plant Sci*, 9: 903
- Wang Y, Li L, Tang S, et al (2016). Combined small RNA and degradome sequencing to identify miRNAs and their targets in response to drought in foxtail millet. *BMC Genetics*, 17: 57–73
- Xie ZX, Allen E, Fahlgren N, et al (2005). Expression of *Arabidopsis* *MIRNA* genes. *Plant Physiol*, 138: 2145–2154
- Yin FQ, Gao J, Liu M, et al (2014). Genome-wide analysis of water-stress-responsive microRNA expression profile in tobacco roots. *Funct Integra Genomics*, 14: 319–332
- Yu CJ, Sun R, Wang Y, et al (2012). Cloning and expression analysis of miR394a under iron deficiency in *Malus xiaojinensis*. *Chin Agric Sci Bull*, 28: 158–162 (in Chinese with English abstract) [于昌江, 孙瑞, 王忆等(2012). 小金海棠缺铁胁迫相关miR394a的克隆与表达分析. *中国农学通报*, 28: 158–162]
- Zhu JK (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Ann Rev Plant Biol*, 53: 247–273

Advances in biological functions of plant miR394

GENG Zhao, LIU Jianguang, ZHAO Guiyuan, WANG Yongqiang*, ZHANG Hanshuang*

Cotton Research Institute, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Cotton in Huanghuaihai Semiarid Area, Shijiazhuang 050051, China

Abstract: MicroRNA (miRNA) is a class of short endogenous non-coding small RNA, which plays a important role in cell regulation mechanism. The miR394 is one of the many discovered miRNA members, whose precursor sequences vary from plants. while all miR394 contains the same mature fragment 20–22 nt. The miR394 regulates gene expression by acting on target genes in a fully complementary or near-completely manner, playing a major role in plant growth and development, biotic and abiotic response of stress. This review focused on the mechanism, target genes and biological functions of miR394 in plants, and discussed the future research directions of miR394 to provide references for further study of related researches.

Key words: miR394; F-box; growth and development; response of stress

Received 2020-04-07 Accepted 2020-08-12

This work was supported by the Youth Science Foundation of Hebei Province (C2018301088), Modern Agricultural Industry Technology System of Hebei Province (HBCT2018040203) and Innovative Engineering of Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences (2019-1-3-02).

*Co-corresponding authors: Zhang HS (hanshuangzhang@126.com), Wang YQ (wangyongqiang502@126.com).