

miRNA 参与植物耐逆性调控的研究进展

谷彩虹, 陈家红, 张 荃* (山东师范大学生命科学学院, 山东济南 250014)

摘要 一些 miRNA 在植物中的功能具有保守性, 并受逆境胁迫的调控。对植物中 miRNA 在胁迫应答中的作用进行介绍, 为进一步的 miRNA 研究以及利用 miRNA 提高作物耐逆性提供潜在的策略和未来的研究思路。

关键词 逆境胁迫; miRNA; 植物; 调控

中图分类号 S184 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)34-0148-04

Advances of miRNA Involved in Plant Stress-tolerance Regulation

GU Cai-hong, CHEN Jia-hong, ZHANG Quan* (College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan, Shandong 250014)

Abstract Some miRNAs are conserved in plants and are regulated by stress. In this paper, the role of miRNA in stress responses in plants was introduced, which provided a potential strategy for further miRNA research and the use of miRNA to improve crop tolerance.

Key words Adversity stress; miRNA; Plant; Regulation

盐、干旱、温度等逆境胁迫是限制作物生产力的重要因素。然而, 植物可通过自身防御系统应对不利的环境条件, 这些防御机制之一即是通过 miRNAs 对基因表达进行重新编程。miRNA 是长度大约为 22 nt 的内源非编码 RNAs, 可在转录后水平上调其靶基因的表达。miRNAs 在近些年来的植物研究中受到高度关注。通过克隆、测序和生物信息学等方法在拟南芥、水稻、玉米、小麦、玉米等植物中均发现了不同数量和类型的 miRNAs。越来越多的证据表明, miRNA 不仅能调控植物的生长发育, 而且在应答盐、干旱、温度和营养胁迫等非生物胁迫和病菌等生物胁迫的过程中有重要调控作用。对植物 miRNAs 在胁迫应答中的作用进行介绍, 为进一步的 miRNA 研究以及利用 miRNA 提高作物耐逆性提供潜在的策略和未来的研究思路。

1 miRNA 的基本特征和调控机制

microRNA (miRNA) 是内源性的大小为 20~25 个碱基的单链非编码 RNAs, 广泛存在于真核生物中。miRNAs 来源于能形成稳定二级结构的非编码转录物, 在真核生物中约占基因数量的 1%^[1]。大多 miRNAs 为不编码蛋白质的独立转录单元, 成熟 miRNA 5' 端有磷酸基团, 3' 端为羟基; miRNA 由具有发夹结构 (hairpin) 的 RNA 前体经过 Dicer 酶加工后形成。多数 miRNAs 在进化上高度保守, 且表达具有组织和时空特异性^[1-2]。

miRNA 为调控转录因子或其他靶标的转录后负调节因子。植物 miRNA 通过: ①转录后裂解 mRNA 或翻译后抑制负向调节互补靶基因的表达^[2-3]; ②对靶 DNA 甲基化进行转录水平上的调控^[3-4]。miRNAs 能选择性调节特异靶基因的表达水平实现其功能^[5-6]。大多数 miRNAs 在植物种间是保守的, 因此它们可能调节相似的靶标。miRNAs 靶标与广泛的代谢和生理过程有关^[5-7], 保守 miRNAs 靶标通常为 MYB、NAC1 和 HD-ZIP 转录因子, 涉及植物发育和器官的

形成, 而且这些靶标蛋白中的很多为胁迫反应因子^[5-8]。研究表明 miRNAs 作为靶蛋白的负调节因子, 大多靶向转录因子等调控蛋白, 处于植物基因表达调控的中心位置^[1]。

2 miRNA 参与盐、干旱、温度胁迫的调控

2.1 miRNA 与盐胁迫 在低或中度盐胁迫时, 植物生长速率和产量受到影响, 高盐则对植物生长有害^[5]。

高盐条件下, 拟南芥中 miR397 表达上调, 其靶基因 *LACs* 和 *CKB3* 表达水平下降, 过量表达 miR397 的转基因拟南芥植株提高了抗盐性, 而抑制 miR397 基因表达的植株耐盐能力降低 (国际专利: WO 2007/103767 A2)。通过拟南芥芯片研究结果表明, 300 mmol/L NaCl 处理下 miR396、miR168、miR167、miR165 和 miR319 等表达均有显著的上调^[9]。

水稻 miR-169 家族包括 17 个成员, 其中 *Osa-miR169g*、*miR169n* 和 *miR169o* 均受盐胁迫的诱导^[10], 并特异性地剪接 NF-YA 基因转录本, 只有 *Osa-miR169g* 受干旱胁迫的诱导^[11]。在盐胁迫条件下, *Osa-miR396c* 通过 ABA 依赖的方式降低其表达, 其过量表达导致植株耐盐性降低^[12]。高通量测序和生物信息学分析从水稻花序中鉴定了 10 个与盐胁迫相关的 miRNAs^[13]。另外, 干旱和盐胁迫诱导 miR393, 靶向激素运输基因 *OsaUX1* 和水稻分蘖抑制基因 *OstIR1*。过量表达 miR393 的转基因水稻分蘖和开花增加, 但对盐的耐性降低, 并对激素超敏感^[14]。而水稻 miR408 则受干旱和盐胁迫下调^[15-16]。在非生物胁迫下, 水稻中多个 miRNAs 的功能和其他物种中的类似, 表明不同物种中 miRNAs 可能具有共同的调控机制, 例如盐胁迫下拟南芥和水稻中 miR393 均被上调^[5,17]。

2.2 miRNA 与干旱胁迫 干旱是世界大部分地区经常反复出现的气候特征, 全球很多地方的农业产量均受干旱的严重影响^[18]。

不同耐旱性水稻品种中, miR164、miR396、miR812 和 miR1881 在水稻发育不同阶段及干旱胁迫下的表达模式均具有品种特异性的特点^[19]。另有研究表明, 干旱胁迫下拟南芥 miR159 也受胁迫激素 ABA 的诱导, 说明 miR159 受胁迫和激素信号的交叉调控^[20]。miRNA 芯片分析发现, 干旱

基金项目 山东省自然科学基金项目 (ZR2014CM041)。

作者简介 谷彩虹 (1993—), 女, 山东东明人, 硕士研究生, 研究方向: 植物耐逆分子生物学。* 通讯作者, 副教授, 博士, 从事植物分子生物学研究。

收稿日期 2017-10-25

胁迫下小麦的叶和根中分别有 207 和 115 个 miRNAs 表现上调,78 和 129 个 miRNAs 表现下调;在这些差异表达的 miRNAs 中,23 个 miRNAs 仅在叶中表达,26 个 miRNAs 仅在小麦根中表达^[21]。在干旱胁迫下,普通小麦中 miR159、miR160、miR166、miR169、miR172、miR395、miR396、miR408、miR472、miR477、miR482、miR1858、miR2118 和 miR5049 显示差异性的表达;调控网络分析发现,miR395 与大量的靶标相关联,miR159 和 miR319 则共享了很多靶基因;耐旱和旱敏感小麦品种在受到干旱胁迫后其 miRNAs 及其靶标的表达模式均发生了改变^[21]。

对二倍体和四倍体泡桐的 2 个干旱处理和 4 个对照库进行高通量测序,鉴定了 30 个保守 miRNAs 和 88 个 Novel miRNAs,其中在二倍体和四倍体泡桐中有 22 个 miRNAs 具有差异性的表达,并通过降解组测序鉴定了 miRNAs 靶基因,该研究为进一步了解泡桐耐受干旱胁迫的分子机制提供了数据资料^[22]。

植物野生种较之于相近的栽培植物具有更高的耐旱性,植物野生种更好的耐旱性可归因于基因的差异表达^[18]。通过对旋花科植物——耐旱野生甘薯和干旱敏感栽培种小牵牛的高通量测序发现,这 2 个物种间有 34 个保守 miRNAs,但干旱改变了这 2 个种其中一些 miRNAs 的表达水平。在耐旱野生甘薯中 miR398、miR168、miR858、miR162 和 miR408 的表达上调,而 miR394 和 miR171 的表达下调;在干旱敏感栽培种小牵牛中 miR394、miR156、miR160、miR164、miR167、miR172、miR319、miR395、miR396、miR403 的表达上调,miR157 的表达下调。而且,耐旱野生甘薯和干旱敏感栽培种小牵牛之间的 miRNAs 基本表达水平和干旱介导的表达均具有差异性^[18]。在水分亏缺时,蒺藜苜蓿根、叶中的 miR398 和 miR408 均表达上调,它们各自的靶基因线粒体细胞色素 C 氧化酶 5b 亚基 COX5b 和质体蓝素则是明确下调^[23]。在水稻、拟南芥和番茄中,miR169 均被证实与植物的耐旱性相关^[11,24]。而通过在拟南芥中异源表达大豆 *gma-miR394a* 降低了拟南芥靶基因 *F-box* 转录因子 (*Atlg27340*) 的表达量,提高了转基因拟南芥的耐旱能力^[25]。而且,植物中一些 miRNAs 的功能具有保守性,并受干旱胁迫的调节,这些特点表明基于 miRNAs 的遗传改良具有增强谷类作物耐旱性的潜力^[26]。

2.3 miRNA 与温度胁迫 拟南芥和短柄草中 miR397、miR172、miR171、miR169 和 miR408 等均受低温胁迫的诱导^[7,27]。另外,拟南芥中 miR393 也受到低温胁迫的诱导^[17]。水稻中 miR1425 受冷胁迫上调,通过调控 PPR 蛋白正向影响花粉粒的数目、上调花粉的产量^[5]。

在高温胁迫下,耐热小麦品系 TAM107 中 miR172 表达下调,而 miR156、miR159、miR160、miR166、miR168、miR169、miR827 和 miR2005 的表达上调^[28]。4 个大麦成熟 miRNAs (miR160a、miR166a、miR167h 和 miR5175a) 及其前体在热胁迫下表达均上调;另外,大麦 miR160a 和 miR5175a 内含子剪接受热诱导,表明大麦中热应答 miRNAs 表达在转录和转

录后水平上受调控,同时 miRNAs 的诱导表达与试验鉴定的靶基因表达下调相关联^[29]。另外,研究发现热胁迫可诱导 miRNAs 的剪接,在大麦中大量存在 miR160a 和 miR5175a 的剪接异构体,其含有 miRNA 发夹结构但缺少内含子^[29]。热胁迫下大麦中这种剪接异构体会出现积累,而对照植物中 pri-miRNA 具有低水平的剪接,说明 pri-miRNA 的结构元素可能是植物感受温度、干旱和盐等非生物胁迫的强有力感受器^[30-31]。

3 miRNA 参与植物营养胁迫的应答调控

研究发现,植物一些 miRNAs 可对特定营养缺乏进行应答,以调控植物对营养胁迫的适应。目前,已在多种植物中发现磷缺乏诱导 399,硫缺乏诱导 395,铜缺乏诱导 398、397 和 408 的表达^[32-33]。

3.1 miRNA 与氮胁迫 氮元素是植物生长必需的矿质营养。Zhao 等^[34] 研究发现 miR169 参与植物氮素代谢的调控。在氮素缺乏时,拟南芥 miR169 强烈下调,而其靶标 NFYA 家族成员被强烈诱导;通过对拟南芥 miR169 前体的表达分析,发现氮素缺乏时其根和茎中 miR169a 均大幅度下调。同时,组成型过量表达 miR169a 的转基因拟南芥中 NFYA 家族成员表达受抑制,氮素积累减少,较之于野生型对氮素胁迫更加敏感,说明 miRNAs 有助于植物应对土壤氮素胁迫的波动。

高通量测序结合定量 PCR 发现,三倍体毛白杨在低氮处理后有 21 个保守 miRNAs 的表达发生了很大的改变,响应低氮胁迫 miRNAs 共有 218 个靶基因,通过 GO 和 KEGG 诠释了靶基因的功能,其结果表明杨树 miRNAs 在响应低氮胁迫中担任重要调控作用^[35]。

小麦的种子发育和产量对氮素营养高度依赖。对小麦栽培种 Svevo 和 Ciccio 在氮素缺乏时的小 RNA 库测序,鉴定了 161 个保守 miRNAs 和 84 个 Novel miRNAs。研究还发现,Svevo 对氮素缺乏的反应更为明显,预测大量靶基因与氮代谢相关;定量 PCR 对特定小麦品种和组织中 miRNAs 及靶标 miR399b/*PHO2*、miR393c/*AFB2* 和 *ttu-novel-61/CCAAT-TF* 进行表达分析,发现两者呈完全的负相关。在小麦 Svevo 和 Ciccio 品种的几乎所有组织中,ttu-novel-61 下调,而它的靶标 *CCAAT-TF* 上调,而且 *CCAAT-TF* 在预期的位点上被 ttu-novel-61 裂解。miRNAs 对氮胁迫的应答为最终提高小麦中氮素利用效率提供了重要的理论基础^[36]。

3.2 miRNA 与磷胁迫 土壤有效磷缺乏是一个世界性的作物生长限制性因素,miRNA399 在拟南芥等植物感受低磷胁迫从而保持体内磷稳定中具重要作用。在磷元素充足时,拟南芥 *pho2* 突变体的叶子过量积累磷^[37-38]。在磷缺乏时拟南芥 miRNA399 表达上调,导致其靶基因泛素结合酶 UBC24 活性的抑制进而调节无机磷的均衡,以适应环境中有效磷利用的变化^[37-40]。但过量表达 miR399 或 UBC24 缺陷的植物因为磷吸收增加导致磷毒害,同时增强了磷从根到茎的移动和磷在老叶中的滞留^[32,39-40]。研究表明,miR399 对 UBC24 表达的调控对于磷的均衡是关键的^[32]。拟南芥基因组编码

的 6 个 miR399 均受低磷胁迫的诱导,而 UBC 表达的下调对主根的延长、磷高亲和力和转运子(如 *AtPT1*)的表达从而维持植物体内磷的稳定至关重要^[37-40]。在磷亏缺的拟南芥 *phr1* 突变体中,miR399 的表达强烈受抑,而且一系列磷应答基因的表达也受抑制,但磷充足时拟南芥 *pho2* 突变体中磷应答基因表达上调,说明 miR399 和 PHO2 在磷信号调控网络 PHR1 的下游^[37]。

低磷胁迫同样诱导油菜和西葫芦韧皮液中 miR399 表达,但根系中并不存在 miRNA399 的初级转录产物,由此推测存在一个由茎叶向根系转运的长距离运输过程来保证根系细胞内磷素水平的稳定^[37-38]。

3.3 miRNA 与硫胁迫 植物在全球硫循环中担任重要作用,因为植物从环境中将硫同化并合成蛋氨酸和半胱氨酸,而数个硫同化途径的基因受 miR395 的调控^[41]。miR395 调控硫元素的转运、吸收和代谢过程。低硫胁迫下靶向 *APS1* (*ATP sulfurylase 1*) 的 miR395 表达增强,说明 miR395 受低硫胁迫的诱导,且经由调节 ATP 硫酸化酶基因 *APS1* 和一个硫酸盐运输蛋白基因 *AtSULTR2;1* 的转录水平参与硫酸盐的同化和分配^[5,32,41]。

miRNA395 可能在拟南芥基因组中 2 个基因簇的 6 个基因位点发挥作用,其中一类是催化硫吸收的 ATP 硫化酶基因,如 *APS1*、*APS3* 和 *APS4* 等,另一个是低亲和力和硫转运子 *AsT68*,其作用主要是将硫由根系转运至茎叶。研究发现,6 个拟南芥 miR395 位点受低硫胁迫的诱导有所不同^[5,41],miR395 的表达是在植物的根、叶微管组织和根尖中。在低硫胁迫的诱导下,拟南芥根、叶中 miR395 经由韧皮部从叶到根的移动对于植物在低硫环境下的生长并不是必要的;miR395 以硫同化的途径受关键转录因子 *SLIM1* 的调控^[41]。研究还发现氧化还原反应信号在硫缺乏诱导拟南芥 miR395 表达的过程中担任重要作用^[33,42]。

值得强调的是,很多植物中 miR395 和 miR399 及其靶标具有保守性,说明 miRNA 介导的营养胁迫应答在进化上的重要性^[33,42]。

4 miRNA 在调控植物胁迫应答中的重要性

植物通过分子再编程对抗环境的盐、干旱、温度波动和营养缺乏等非生物胁迫,在这一过程中有大量基因的表达发生改变^[5]。大量证据表明,植物中 miRNAs 的表达受内部(发育或激素)或外部刺激(如生物和非生物胁迫)的调控^[4,43-48]。同时,植物 miRNAs 通过维持靶标基因的表达水平,参与不同的调控过程,如植物生长发育、miRNA 自身生物合成和信号传导,并在植物应答逆境胁迫过程中担任重要调控作用^[1-17]。

PASmiR 界面提供了检索植物 miRNA 胁迫相关调控条目,包括植物种类、鉴定的 miRNAs、胁迫种类、miRNAs 表达模式和检测方法、参考文献、miRNA 靶基因。在 PASmiR 这一综合性数据库中,包括了有关植物 miRNAs 非生物胁迫的调控机制,涵盖了大约 200 篇出版物共 33 种植物的 682 个 miRNAs 和 35 个非生物胁迫之间的 1 038 个调控关系^[48]。

生物胁迫如病菌侵染^[49] 和非生物胁迫如盐^[10,12]、干旱^[21-26]、冷^[27]、高温^[28-29]、ABA^[20]、营养缺失^[35-36,40-41]、重金属^[50]、UV-B 辐射^[46]、氧化胁迫^[33,45]、机械压力^[47] 等都会改变 miRNAs 的表达水平,并通过引导靶基因 mRNA 的降解或翻译抑制实现其对靶基因的调控,最终通过形态或生理上的变化达到对逆境的适应^[38-48]。而且,miRNAs 可以很好地协调其对不同环境胁迫和病菌的应答反应^[49]。同时,生物和非生物胁迫扰乱了细胞的氧化还原平衡,增强了 ROS 积累,最终导致氧化损伤;研究发现氧化还原反应信号和/或活性氧信号也参与了营养缺乏等胁迫反应中 miRNAs 的表达调控^[4,33]。

总之,在植物胁迫应答过程中,通过调控 miRNAs 活性进而调节靶基因的表达,并对氧化胁迫进行防御,从而实现对不同生物学过程的协同调控^[4]。

参考文献

- [1] BARTEL D P. MicroRNAs: Genomics, biogenesis, mechanism, and function [J]. Cell, 2004, 116: 281-297.
- [2] VAZQUEZ F. Arabidopsis endogenous small RNAs: Highways and byways [J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(9): 460-468.
- [3] BRODERSEN P, SAKVARELIDZE-ACHARD L, BRUUN-RASMUSSEN M, et al. Widespread translational inhibition by plant miRNAs and siRNAs [J]. Science, 2008, 320: 1185-1190.
- [4] GIELEN H, REMANS T, VANGRONVELD J, et al. MicroRNAs in metal stress: Specific roles or secondary responses? [J]. International journal of molecular sciences, 2012, 13(12): 15826-15847.
- [5] MITTAL D, SHARMA N, SHARMA V, et al. Role of microRNAs in rice plant under salt stress [J]. Annals of applied biology, 2016, 168(1): 2-18.
- [6] SUNKAR R, CHINNUSAMY V, ZHU J H, et al. Small RNAs as big players in plant abiotic stress responses and nutrient deprivation [J]. Trends Plant Sci, 2007, 12(7): 301-309.
- [7] SUNKAR R, LI Y F, JAGADEESWARAN G. Functions of microRNAs in plant stress responses [J]. Trends in plant science, 2012, 17(4): 196.
- [8] JONES-RHOADES M W, BARTEL D P. Computational identification of plant microRNAs and their targets, including a stress-induced miRNA [J]. Molecular cell, 2004, 14(6): 787-799.
- [9] LIU H H, TIAN X, LI Y J, et al. Microarray-based analysis of stress-regulated microRNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. RNA, 2008, 14(5): 836-843.
- [10] ZHAO B T, GE L F, LIANG R Q, et al. Members of miR-169 family are induced by high salinity and transiently inhibit the NF-YA transcription factor [J]. BMC molecular biology, 2009, 10(1): 29.
- [11] ZHAO B J, LIANG R Q, GE L F, et al. Identification of drought-induced microRNAs in rice [J]. Biochemical & biophysical research communications, 2007, 354(2): 585-590.
- [12] GAO P, BAI X, YANG L, et al. *Osa-MIR393*: A salinity- and alkaline stress-related microRNA gene [J]. Molecular biology reports, 2011, 38(1): 237-242.
- [13] BARRERA-FIGUEROA B E, GAO L, WU Z G, et al. High throughput sequencing reveals novel and abiotic stress-regulated microRNAs in the inflorescences of rice [J]. BMC plant biology, 2012, 12(1): 1-11.
- [14] XIA K F, REN W, OU X J, et al. *OsTIR1* and *OsAFB2* downregulation via *OsmiR393* overexpression leads to more tillers, early flowering and less tolerance to salt and drought in rice [J]. Plos one, 2012, 7(1): 1-10.
- [15] MACOVEI A, TUTEJA N. MicroRNAs targeting DEAD-box helicases are involved in salinity stress response in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. BMC plant biology, 2012, 12(1): 1-12.
- [16] MUTUM R D, BALYAN S C, KANSAL S, et al. Evolution of variety-specific regulatory schema for expression of *osa-miR408* in indica rice varieties under drought stress [J]. Febs journal, 2013, 280(7): 1717-1730.
- [17] SUNKAR R, ZHU J K. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis* [J]. The plant cell, 2004, 16(8): 2001-2019.
- [18] GHORECHA V, ZHENG Y, LIU L, et al. MicroRNA dynamics in a wild and cultivated species of Convolvulaceae exposed to drought stress [J]. Physiology & molecular biology of plants, 2017, 23(2): 291-300.

- [19] KANSAL S, MUTUM R D, BALYAN S C, et al. Unique miRNome during anthesis in drought-tolerant *indica* rice var. Nagina 22[J]. *Planta*, 2015, 241(6): 1543 – 1559.
- [20] REYES J L, CHUA N H. ABA induction of miR159 controls transcript levels of two MYB factors during *Arabidopsis* seed germination[J]. *Plant journal*, 2007, 49(4): 592.
- [21] AKDOGAN G, TUFEKCI E D, URANBEY S, et al. miRNA-based drought regulation in wheat[J]. *Functional & integrative genomics*, 2016, 16(3): 221 – 233.
- [22] FAN G Q, NIU S Y, LI X Y, et al. Functional analysis of differentially expressed microRNAs associated with drought stress in diploid and tetraploid *Paulownia fortunei* [J]. *Plant molecular biology reporter*, 2017, 35(4): 389 – 398.
- [23] TRINDADA I, CAPIT AO C, DALMAY T, et al. miR398 and miR408 are up-regulated in response to water deficit in *Medicago truncatula* [J]. *Planta*, 2010, 231(3): 705 – 716.
- [24] ZHANG X H, ZOU Z, GONG P J, et al. Over-expression of miRNA169 confers enhanced drought tolerance to tomato[J]. *Biotechnol Lett*, 2011, 33(2): 403 – 409.
- [25] NI Z Y, ZHENG H, JIANG Q Y, et al. Overexpression of *gma-MIR394a* confers tolerance to drought in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2012, 427(2): 330 – 335.
- [26] FERDOUS J, HUSSAIN S S, SHI B J. Role of microRNAs in plant drought tolerance[J]. *Plant biotechnology journal*, 2015, 13(3): 293.
- [27] ZHANG J Y, XU Y Y, HUAN Q, et al. Deep sequencing of *Brachypodium* small RNAs at the global genome level identifies miRNAs involved in cold stress response[J]. *BMC genomics*, 2009, 10(1): 449.
- [28] XIN M W, WANG Y, YAO Y Y, et al. Diverse set of miRNAs are responsive to powdery mildew infection and heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 123.
- [29] KRUSZKA K, PACAK A, SWIDABARTECZKA A, et al. Transcriptionally and post-transcriptionally regulated microRNAs in heat stress response in barley[J]. *Journal of experimental botany*, 2014, 65(20): 6123.
- [30] BANERJEE A, ROYCHOUDHURY A, KRISHNAMOORTHY S. Emerging techniques to decipher microRNAs (miRNAs) and their regulatory role in conferring abiotic stress tolerance of plants[J]. *Plant biotechnology reports*, 2016, 10(4): 185 – 205.
- [31] REDDY A S N, MARQUEZ Y, KALYNA M, et al. Complexity of the alternative splicing landscape in plants[J]. *Plant cell*, 2013, 25(10): 3657 – 3683.
- [32] CHIOU T J. The role of microRNAs in sensing nutrient stress[J]. *Plant cell & environment*, 2007, 30(3): 323 – 332.
- [33] PANDA S K, SUNKAR R. Nutrient- and other stress-responsive microRNAs in plants: Role for thiol-based redox signaling[J]. *Plant signaling & behavior*, 2015, 10(4): 1 – 3.
- [34] ZHAO M, DING H, ZHU J K, et al. Involvement of miR169 in the nitrogen-starvation responses in *Arabidopsis* [J]. *New phytol*, 2011, 190(4): 906 – 915.
- [35] REN Y Y, SUN F S, HOU J, et al. Differential profiling analysis of miRNAs reveals a regulatory role in low N stress response of *Populus* [J]. *Functional & integrative genomics*, 2015, 15(1): 93 – 105.
- [36] ZULUAGA D L, PAOLA D D, JANNI M, et al. Durum wheat miRNAs in response to nitrogen starvation at the grain filling stage[J]. *Plos one*, 2017, 12(8): 1 – 18.
- [37] BARI R, PANT B D, STITT M, et al. PHO2, MicroRNA399, and PHR1 define a phosphate-signaling pathway in plants[J]. *Plant physiology*, 2006, 141(3): 988 – 999.
- [38] AUNG K, LIN S I, WU C C, et al. pho2, a phosphate overaccumulator, is caused by a nonsense mutation in a microRNA399 target gene[J]. *Plant physiology*, 2006, 141(3): 1000 – 1011.
- [39] 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.
- [40] CHIOU T J, AUNG K, LIN S I, et al. Regulation of phosphate homeostasis by microRNA in *Arabidopsis* [J]. *The plant cell*, 2006, 18(2): 412 – 421.
- [41] KAWASHIMA C G, YOSHIMOTO N, MARUYAMA-NAKASHITA A, et al. Sulphur starvation induces the expression of microRNA-395 and one of its target genes but in different cell types[J]. *The plant journal: for cell and molecular biology*, 2009, 57(2): 313 – 321.
- [42] IQRAR S, ABDIN M Z. Role of Phytohormones and miRNAs in Nitrogen and Sulphur Deficiency Stress Signaling in Plants[M]//Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspective, Volume 2. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2017.
- [43] KHRAIWESH B, ZHU J K, ZHU J. Role of miRNAs and siRNAs in biotic and abiotic stress responses of plants[J]. *Biochimica et biophysica acta*, 2012, 1819(2): 137 – 148.
- [44] DING D, ZHANG L F, WANG H, et al. Differential expression of miRNAs in response to salt stress in maize roots[J]. *Ann Bot*, 2009, 103(1): 29 – 38.
- [45] MOLDOVAN D, SPRIGGS A, YANG J, et al. Hypoxia-responsive microRNAs and trans-acting small interfering RNAs in *Arabidopsis* [J]. *Exp Bot*, 2010, 61(1): 165 – 177.
- [46] ZHOU X F, WANG G D, ZHANG W X. UV-B responsive microRNA genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular systems biology*, 2007, 103: 1 – 10.
- [47] LU S F, SUN Y H, CHIANG V L. Stress-responsive microRNAs in *Populus* [J]. *Plant J*, 2008, 55(1): 131 – 151.
- [48] ZHANG S H, YUE Y, SHENG L, et al. *PASmiR*: A literature-curated database for miRNA molecular regulation in plant response to abiotic stress [J]. *Bmc plant biology*, 2013, 13(1): 33.
- [49] ZHANG W X, GAO S, ZHOU X, et al. Erratum to: Bacteria-responsive microRNAs regulate plant innate immunity by modulating plant hormone networks[J]. *Plant molecular biology*, 2011, 76(1/2): 205 – 206.
- [50] WANG Y, LIU W, SHEN H, et al. Identification of Radish (*Raphanus sativus* L.) miRNAs and their target genes to explore miRNA-Mediated regulatory networks in lead (Pb) stress responses by high-throughput sequencing and degradome analysis[J]. *Plant molecular biology reporter*, 2015, 33(3): 358 – 376.

名词解释

文献选出率:按统计源的选取原则选出的文献数与期刊的发表文献数之比。

参考文献量:指来源期刊论文所引用的全部参考文献数,是衡量该期刊科学交流程度和吸收外部信息能力的一个指标。

平均引文数:指来源期刊每一篇论文平均引用的参考文献数。

平均作者数:指来源期刊每一篇论文平均拥有的作者数,是衡量该期刊科学生产能力的一个指标。

地区分布数:指来源期刊登载论文所涉及的地区数,按全国 31 个省市计(不包括港澳台)。这是衡量期刊论文覆盖面和全国影响力大小的一个指标。

机构分布数:指来源期刊论文的作者所涉及的机构数。这是衡量期刊科学生产能力的另一个指标。

海外论文比:指来源期刊中,海外作者发表论文占全部论文的比例。这是衡量期刊国际交流程度的一个指标。

基金论文比:指来源期刊中,各类基金资助的论文占全部论文的比例。这是衡量期刊论文学术质量的重要指标。

引用半衰期:指该期刊引用的全部参考文献中,较新一半是在多长一段时间内发表的。通过这个指标可以反映出作者利用文献的新颖度。