

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2011.01203

# miR319 在植物器官发育中的调控作用

罗茂, 张志明, 高健, 曾兴, 潘光堂

四川农业大学玉米研究所, 雅安 625014

**摘要:** microRNAs (miRNAs) 是一类内源性的、21~25 个碱基长度的小分子非编码 RNA, 它通过指导剪切或者抑制翻译等方式调节植物基因的表达, 参与调控植物生长发育各个方面。大量研究表明, miR319 通过靶向 TCPs 转录因子控制植物叶、花等器官的生长命运, 并参与调控部分激素生物合成和信号传导通路, 在植物发育过程中发挥重要生物学功能。文章综述了 miR319 在植物叶形态建成、生长发育以及叶衰老和花器官发育等过程中的重要调控作用。

**关键词:** miR319; 叶生长发育; 叶衰老; 花器官发育; 基因表达调控

## The role of miR319 in plant development regulation

LUO Mao, ZHANG Zhi-Ming, GAO Jian, ZENG Xing, PAN Guang-Tang

*Institute of Maize Research, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China*

**Abstract:** MicroRNAs (miRNAs) are an extensive class of endogenous, non-coding, short (21~25 nt) RNA molecules, which regulate expression of target genes through miRNA-guided cleavage or translational repression of mRNAs. Plant miRNAs are involved in all aspects of regulation of plant growth and development. The miR319 was shown to regulate TCPs transcription factor controlling the fate of plant organ growth such as leaves and flowers and was involved in regulating part of hormone biosynthesis and signal transduction pathways. Thus, they play a key biochemical function in plant organs development. This review focused on the key roles of miR319 in regulation of the morphogenesis, development, and senescence of plant organs such as leaves and flowers.

**Keywords:** miR319; leaf growth and development; leaf senescence; flower development; gene expression regulation

microRNAs (miRNAs) 是一类内源性的、21~25 个碱基长度的小分子非编码 RNA, 是真核生物基因表达中的一类负调控因子, 它可以通过与靶基因 mRNA 分子完全或部分匹配, 指导 mRNA 剪切或者抑止翻译等方式来调节植物基因的表达, 参与调控

植物生长发育各个方面, 包括根、叶、花等器官的形态建成、细胞分化、组织形成、新陈代谢、激素分泌、信号传导以及逆境胁迫响应等生物学过程<sup>[1-4]</sup>。对拟南芥、玉米、水稻等模式植物 miRNA 的研究表明, miRNA 主要参与基因转录后水平的表达调控, 绝大

收稿日期: 2010-12-29; 修回日期: 2011-03-03

基金项目: 国家高技术研究发展计划项目(863 计划)(编号: 2006AA100103; 2007AA10Z172), 国家自然科学基金项目(编号: 30900901)和教育部高等学校博士学科点专项科研基金项目(编号: 20095103120002)资助

作者简介: 罗茂, 博士研究生, 研究方向: 植物遗传育种。E-mail: luomao20050908@yahoo.cn

通讯作者: 潘光堂, 教授, 博士生导师, 研究方向: 植物遗传学。E-mail: pangt1956@yahoo.com.cn

网络出版时间: 2011-7-28 17:21:30

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20110728.1721.001.html>

部分miRNAs倾向通过靶向转录因子或其他类型的调控蛋白,在植物生命过程中有着非常重要的作用<sup>[5,6]</sup>。

在植物约 20 个保守的miRNA家族中,miRNA 319(miR319)与植物叶、花器官的生长命运密切相关,并且参与调控部分植物激素载体蛋白,从而调控部分植物激素合成以及重要信号传导通路。虽然近几年利用高通量测序技术挖掘出数量巨大、种类繁多的植物miRNAs,但是miR319(或miR-JAW)却是第一个利用正向遗传突变筛选方法发现的植物miRNA<sup>[7-9]</sup>。进一步研究表明,miR319 主要靶向作用于TCP(TB1, CYC and PCFs)转录因子基因家族成员,其靶基因是第一个应用芯片技术在全基因组水平上鉴定所得的<sup>[7,10]</sup>。此外,利用生物信息学手段预测并结合实验验证发现,miR319 除主要调控TCP转录因子基因外,也能调控一些MYB转录因子。本文综述了miR319 通过靶向TCPs转录因子控制植物叶、花等器官生长命运的重要生物学功能,揭示了miR319 调节植物激素合成从而参与植物生长发育相关激素调控网络、信号传导以及其对靶基因的精细调控机制,明确了miRNA在植物生长发育相关基因调控表达中的重要作用。

## 1 miR319 简介

### 1.1 miR319 的发现

2003 年,Palatnik等<sup>[8]</sup>通过正向遗传突变筛选,发现对*jaw-D*基因进行突变可以诱导产生一类新的miRNA即miR319。miR319 通过靶向作用于TCP转录因子家族部分成员来调控植物叶片的形态建成与生长发育。miR319 过表达导致植物叶片偏上生长、叶片发育皱缩以及叶片边缘锯齿状化等一系列表型异常现象。虽然大多数开花植物叶形态建成和叶发育状

况各不相同,但这些植物中均已发现*MIR-JAW*前体及其靶TCPs基因。例如,利用高通量测序、生物信息学手段以及文库构建等方法,研究者陆续从小麦<sup>[11]</sup>、水稻<sup>[12]</sup>、玉米<sup>[13]</sup>、蒺藜苜蓿<sup>[14]</sup>以及芸苔属<sup>[15]</sup>等开花植物叶中发现*MIR-jaw*、*MIR-jaw-like*基因及其靶TCPs基因。

### 1.2 miR319 的进化关系

植物中成熟miRNA及其前体序列具有保守性特征,利用生物信息学软件进行比较基因组学研究,可以探讨保守的miRNA基因家族在不同物种中的保守性与进化演变关系。本文作者下载了miRNA数据库 miRBase(<http://www.mirbase.org/>)<sup>[16]</sup>收录的拟南芥、水稻、玉米和小麦等植物中miR319 家族成员及其前体序列,采用MEME4.6.0(<http://meme.nbcr.net/>)和MEGA3.1 软件对其保守性与进化关系进行分析。分析结果表明(图 1),miR319 基因家族成员在不同植物中的保守性很高,例如拟南芥miR319 家族 3 个成员间,miR319a与miR319b序列相同,miR319c 3'端的倒数第 2 个核苷酸与miR319a、miR319b有差异;玉米miR319 家族 4 个成员间序列均相同,玉米miR319 家族 4 个成员序列与水稻miR319 家族 2 个成员的序列相同,并且两者均与拟南芥miR319 家族 3 个成员序列的前 19 个核苷酸相同。此外,不同植物中miR319 家族成员以及同一植物中miR319 家族各成员的进化率各有不同(图 2),例如玉米miR319 家族 4 个成员间miR319a、miR319c与miR319b、miR319d 分别位于 2 个不同的进化分枝上,玉米miR319 家族与水稻miR319 家族进化关系较近,而与拟南芥miR319 家族进化关系较远。miR319 家族在不同植物中的高度保守性,暗示其可能在多种植物的器官形态建成及生长发育中发挥重要作用。

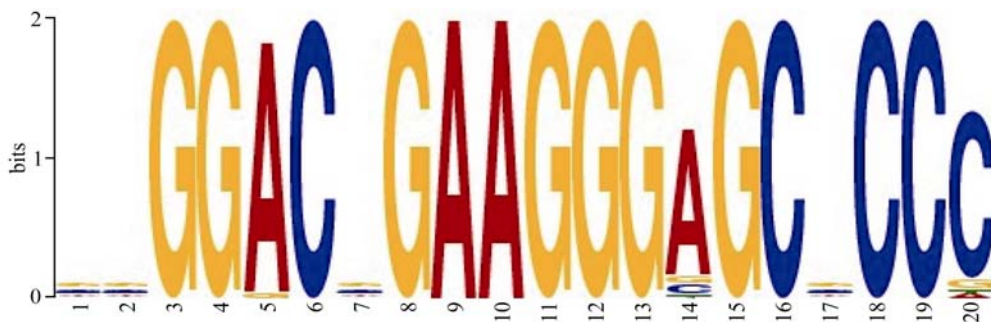


图 1 不同植物 miR319 家族保守性





和classII。classI TCP基因如PCF1、2、3 主要功能为正调控植物细胞增长,而classII TCP基因如PCF5、6、7、8、CYC和TBI 等均负调控植物细胞增长。classI和classII TCP基因的DNA 结合序列中有一个共同的核心序列GGNCCC,但两侧的二核苷酸不同。3'端与AC 相接或5'端与AC 的互补序列G T 相接<sup>[26, 27]</sup>。miR319 主要靶向作用的TCP转录因子基因分别为:TCP 2, TCP 3, TCP 4, TCP10 和 TCP 24, 这5个TCP转录因子均属于classII类CYC/TBI亚家族中的CIN亚类CIN-like基因<sup>[8, 28]</sup>。

其它研究还表明, miR319 主要调控TCP转录因子家族成员同时也能作用于一些MYB 基因<sup>[29]</sup>。虽然MYB转录因子基因主要受miR159 家族调控,但是由于miR319 和miR159 家族的同源性,两者序列21 个碱基中有 17 个相同,因此推测miR319 可以调控MYB转录因子家族成员如MYB33 和MYB65。而miR159 家族成员中,miR159a和miR159b只能特异性地调控MYB基因。虽然miR159c被预测能够调控 2 个TCP家族成员基因,但其表达量非常低<sup>[29]</sup>。

## 2 miR319 调控植物器官命运

### 2.1 miR319 调控植物叶器官命运

#### 2.1.1 miR319 调控叶发育

叶是植物进行光合作用的主要器官,对植物的生命活动起着重要的作用<sup>[30]</sup>。叶的发育是植物形态建成的一个重要方面,探明叶发育的分子调控机理,可以使我们更多地了解植物叶的发育机制。叶发育开始于起始细胞在茎顶端分生组织(SAM)的两翼快速分裂形成叶原基,然后通过叶原基分化进入叶片的发育<sup>[31]</sup>。正常发育的叶片在叶形态建成后,其细胞周期从叶顶端向基部逐渐终止,而在*cin*突变体中这种细胞周期的终止明显变慢,这表明CIN基因通过对细胞周期相关基因的调控从而控制叶片从细胞分裂向分化过程的转化,并导致叶片皱缩凹凸不平,同时叶片的形状和大小均受到影响<sup>[27, 32]</sup>。miR319 在拟南芥中过量表达会产生与金鱼草*cin*突变体类似的表型,采用芯片技术结合定量PCR鉴定出miR319 靶向作用的5个CIN-like靶基因:TCP2、TCP3、TCP4、TCP10 和TCP24。这5个TCP基因的C端共有一个编码 7 个氨基酸的基序,其RNA序列与编码miR319 的

20 个碱基互补。分析进一步表明miR319 介导了这5个TCP基因的转录后降解,从而部分导致了叶片的皱缩或边缘锯齿化等现象<sup>[8, 29, 33]</sup>。

拟南芥miR319 基因家族主要包括miR319a、miR319b、miR319c 3 个成员。分析3 个成员在拟南芥叶片中表达状况发现,这3 个家族成员表达水平各不相同且无重叠,因此可以推断miR319a、miR319b和miR319c在叶生长发育中发挥着截然不同的功能<sup>[19]</sup>。此前通过正向遗传筛选*jaw-D*突变体以及过表达等方法,Palatnik等<sup>[8]</sup>发现对miR319a过表达将导致叶片出现*jaw*表型,研究推测miR319a在调控叶片生长发育过程中起着关键作用,但是Warthmann等<sup>[34]</sup>研究表明,miR319a在叶片发育中无差异性表达,并推测miR319a在叶生长发育中没有担负任何作用。鉴于实验结果与Palatnik等<sup>[8]</sup>推测结论出现分歧,Warthmann等<sup>[34]</sup>推测原因可能是miR319 家族的其他成员miR319b或者miR319c调控叶片的生长发育,但是并没有直接的实验证据可以证明这一推论。Nag等<sup>[19]</sup>研究进一步确定miR319a在正常叶发育中没有差异表达,而miR319c在叶发育过程中有显著性差异表达,研究结果证明在叶生长发育过程中起着关键调控作用的是miR319c而不是miR319a或miR319b,其原因可能是因为miR319a和miR319c序列极其相似,因此Palatnik等<sup>[8]</sup>通过正向遗传筛选*jaw-D*突变体找到的miR319 并不是他们推测的miR319a真实序列,实际是miR319c的真实序列。

尽管研究结果已经证实miR319c的5个靶mRNA TCP2、TCP3、TCP4、TCP10 和TCP24 在叶发育调控中起着重要作用,但是检测miR319c及其5 个靶mRNA TCPs基因在拟南芥发育中叶片的“基-顶轴”(叶的基部-叶的尖部)表达情况,检测结果表明叶尖部位发现的表达基因只有TCP4,而在叶的基部发现miR319c基因表达水平很高,被其靶向负调控的mRNA TCPs基因表达水平很低<sup>[8, 19]</sup>。Ori等<sup>[35]</sup>在检测番茄叶发育“基-顶轴”中miR319 和*LANCEOLATE* (LA)(与TCP3/TCP4 家族同源且被miR319 靶向调控的一类控制叶细胞周期和叶细胞生长的基因)的表达情况时发现了相似的表达模式,即:在番茄叶尖部位发现miR319 表达水平较低而LA表达水平较高;而在叶的基部发现miR319c基因表达水平很高但LA

表达水平很低。

依据miR319与LA在番茄叶发育和miR319c与其靶标TCP4在拟南芥叶发育“基-顶轴”部位中的相似表达规律可以推测miR319通过调控其靶基因从而控制叶的形态建成和生长发育机制:在植物叶的基部,miR319表达水平升高导致其靶mRNA TCPs下调表达,此时叶细胞周期终止变慢且叶细胞增殖加快从而促进叶器官形态建成和发育;在植物叶的顶端,miR319表达水平降低导致其靶mRNA TCPs上调表达,此时细胞周期从叶顶端向基部逐渐终止且叶细胞增殖减慢,从而导致叶器官发育结束<sup>[8,19,35]</sup>。

### 2.1.2 miR319 调控叶衰老

植物叶衰老是植物叶器官生长命运的最后阶段,也是一个极为复杂的生理生化过程。研究表明,植物叶衰老进程中叶绿体被破坏,植株整体光合作用水平下降;叶绿素、蛋白质膜脂和RNA等发生降解;营养物质转移到储藏器官或其它发育旺盛的部位;叶片发生黄化现象,最后导致叶细胞死亡<sup>[36,37]</sup>。叶衰老进程中信号转导级联放大反应受到激素或环境刺激等多种诱导物的调节,启动或关闭一系列基因,从而启动衰老进程。紧接着,细胞转入受控的再分化阶段,细胞结构重新分化,物质重新转移,最后进入终止期即:叶细胞死亡。植物叶衰老引起的死亡是一个受调控的高度有序过程,涉及着大量衰老相关基因的差异表达<sup>[38]</sup>。植物叶衰老还严格受到几种信号分子基因的调控,主要包括:缓解叶片衰老的水杨酸(SA)、细胞分裂素(CK)和赤霉素(GA);诱发促进衰老的茉莉酸(JA)、乙烯(ETH)和脱落酸(ABA),但有关几种信号分子精细调控植物叶衰老的分子机制研究还相对较少<sup>[39]</sup>。

Ueda等<sup>[40]</sup>从拟南芥中分离出茉莉酸甲酯(MeJA)并发现其促进叶绿素降解的能力比脱落酸更强从而首次证明了JA具有促进植物叶衰老的作用。Schommer等<sup>[18]</sup>研究发现miR319靶向作用的TCP转录因子成员通过调控催化jasmonic acid (JA)生物合成进程的关键酶基因LOX2从而控制着JA的生物合成,研究进一步指出miR319靶向作用的TCPs通过控制JA的生物合成进程从而正调控植物叶的衰老。虽然研究表明外源施加JA可以加速植物叶衰老,但是施加外源JA不能诱导植物JA信号传导突变体提前

衰老而诱导植物JA合成突变体却行之有效。Schommer等<sup>[18]</sup>通过施加外源JA诱导拟南芥JA信号传导突变体*coil*提前衰老无效而施加外源JA诱导拟南芥JA合成突变体*aos*和*opr3*诱导有效,结果证明了JA信号转导缺陷以及JA信号传导途径对叶片衰老是不可或缺的<sup>[41,42]</sup>。通过分析外源JA在植物JA信号传导突变体和合成突变体中的不同效应以及*jaw-D*植株中miR319靶向调控的TCPs通过调控JA合成通路的关键酶基因LOX2表达从而控制JA合成等现象,研究推测野生型植株中miR319靶向的TCPs控制植物叶衰老进程时,不仅调控了JA生物合成通路而且还可能调控了某种未发现的抑制衰老通路,而在*jaw-D*植株中这两类miR319靶向的TCPs调控的通路均缺乏活性<sup>[18]</sup>。因此,植物中miR319含量越高,靶向作用的TCP转录因子数量就越少,这就导致茉莉酸合成量更少,从而延缓了植物的衰老,而这个调控过程可以被激素处理阻断。另外,研究还发现大量基因包括WRKY53(一类正向调控叶衰老的重要基因)等在*rTCP4:GFP*植株中呈现出逐渐上调叶发育进程趋势,根据此结果可以推测TCPs基因在调控叶衰老过程中可能担负着多种重要的角色<sup>[43]</sup>。

### 2.2 miR319 调控植物花发育命运

花器官是执行植物生殖过程的主要器官,而花器官发育相关分子生物学研究是植物发育生物学的热点。植物花发育始于花序型分生组织出现,而后花序型分生组织逐渐转变为花分生组织,再分化形成花器官原基,最终发育为成熟的花器官。花发育整个命运受着严格的遗传控制,并伴随着大量的通过特定时空表达及相互作用来精细调控其花形态建成的基因<sup>[44]</sup>。研究表明,TCP基因两个亚家族CYC/TBI亚家族基因和PCF亚家族基因均参与调控了植物花器官发育各方面。例如,CYC(*CYC-like*)基因通过其在花原基的背腹不对称表达模式从而参与调控花器官的不对称发育;TBI基因通过其差异表达从而抑制雄蕊的发育,促进雌花序形成;PCF亚家族基因通过调控花细胞周期变化从而控制花器官发育;*cin(cin-like)*基因通过控制细胞生长从而参与调控花器官发育过程<sup>[23,26,27,45]</sup>。

随着研究进一步深入,大量结果证明miRNA在植物开花时间调控及花器官发育过程中也起着不可





叶片、花等主要器官的发育进程,并参与调节植物器官发育相关的激素调控网络、信号传导通路。

针对miR319靶向作用于TCP转录因子控制叶发育的研究表明,miR319 负调控的靶TCP转录因子协调了植物叶发育命运中两个重要进程:在叶发育阶段,靶TCP转录因子负调控叶发育进程;而在叶衰老阶段,靶TCP转录因子正调控叶衰老进程,并通过调控JA生物合成关键酶基因*LOX2* 从而控制JA生物合成、调节JA激素通路。而针对miR319 靶向作用TCP转录因子花发育中研究表明,miR319a靶向调控的TCP4 基因表达水平在花发育尤其是花瓣和雄蕊发育中起着关键作用<sup>[8,18,19,35]</sup>。

### 3 结 语

植物器官发育是一个极为复杂的生理生化过程,期间涉及大量在转录水平或转录后调控发育特定基因的表达。这些调控发育的特定基因包括直接参与生理代谢的基因以及参与多种激素调控网络、信号传导通路的调节基因。而 miRNA 是植物器官发育过程中一类重要的负调控因子,它可以通过介导靶基因 mRNA 的裂解或抑制翻译来调控其下游大量植物发育相关基因的表达,从而参与调控植物器官的形态建成、生长发育、激素分泌、信号转导等重要生物学过程。植物器官发育相关 miRNA 研究已经成为植物生物学领域的研究热点。miR319 是目前研究比较透彻的植物发育相关 miRNA 代表之一,研究 miR319 及其靶向作用的 TCP 转录因子成员在植物器官发育中的作用,可以加深理解 miRNA 在转录后水平精细调控基因表达机制以及 miRNA 通过靶向 mRNA 基因调控植物器官发育的调控机制。

随着越来越多的植物的 miRNA 家族的发现和功能的阐明,显示出 miRNA 在生物体内处于基因表达调控的中心位置,而且大多数植物保守 miRNA 是通过靶向转录因子从而在植物发育过程中扮演着重要的角色,但是很多有关 miRNA 对其多个靶转录因子基因的网络调控机制以及调控过程中 miRNA 是否有放大效应仍未研究清楚。目前有关 miR319 家族成员(miR319a、miR319b、miR319c)及其调控的相应靶 TCP 转录因子在器官发育过程中的作用已经有较为全面的报道,但是大量 miRNA 家族不同个体成员特异性精细调控机制仍是一个尚待解决的难题。

目前针对 miRNA 的研究主要着力于其成熟机制、对下游靶标的调控机制以及生物学功能方面,而 miRNA 自身如何受上游的调控因子作用研究较少。研究表明,miRNA 基因上游序列具有启动子活性且富含多类基序作用元件。在植物器官发育过程中,miRNA 基因上游的调控因子直接与上游序列启动子区域中富含的作用元件相结合从而启动 miRNA 基因的表达<sup>[55-57]</sup>。利用PlantCARE软件对miR319 基因的上游序列所包含的元件进行预测和分析发现,miR319 上游序列启动子区域存在TCA-element、AREs和TGA-element等激素响应元件,但是在植物器官发育过程中miR319 基因上游的调控因子如何与其上游序列富含的激素响应元件相结合从而调控 miR319 基因的表达以及上游序列启动子区域在植物器官发育过程中发挥着怎样的生物学功能等问题仍待进一步研究。因此,为了更好地了解 miRNA 在植物中的功能与作用机制,应该对其上游的调控因子和下游的靶向因子进行更广泛和深入地研究,彻底了解植物器官发育相关 miRNA 的全面调控网络,以期早日将 miRNA 机制研究付诸实际。

### 参考文献(References):

- [1] Schwab R, Palatnik JF, Riester M, Schommer C, Schmid M, Weigel D. Specific effects of microRNAs on the plant transcriptome. *Dev Cell*, 2005, 8(4): 517-527. DOI
- [2] Garcia D. A miRacle in plant development: Role of microRNAs in cell differentiation and patterning. *Semin Cell Dev Biol*, 2008, 19(6): 586-595. DOI
- [3] Zhang WX, Gao S, Zhou X, Chellappan P, Chen Z, Zhou XF, Zhang XM, Fromuth N, Coutino G, Coffey M, Jin HL. Bacteria-responsive microRNAs regulate plant innate immunity by modulating plant hormone networks. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(1-2): 93-105. DOI
- [4] Shukla LI, Chinnusamy V, Sunkar R. The role of microRNAs and other endogenous small RNAs in plant stress responses. *Biochim Biophys Acta*, 2008, 1779(11): 743-748. DOI
- [5] Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57(1): 19-53. DOI
- [6] Rubio-Somoza I, Cuperus JT, Weigel D, Carrington JC. Regulation and functional specialization of small RNA-target nodes during plant development. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(5): 622-627. DOI
- [7] Fahlgren N, Howell MD, Kasschau KD, Chapman EJ,

- Sullivan CM, Cumbie JS, Givan SA, Law TF, Grant SR, Dangel JL, Carrington JC. High-throughput sequencing of *Arabidopsis* microRNAs: evidence for frequent birth and death of *MIRNA* genes. *PLoS ONE*, 2007, 2(2): e219. [DOI](#)
- [8] Palatnik JF, Allen E, Wu XL, Schommer C, Schwab R, Carrington JC, Weigel D. Control of leaf morphogenesis by microRNAs. *Nature*, 2003, 425(6955): 257–263. [DOI](#)
- [9] Reinhart BJ, Weinstein EG, Rhoades MW, Bartel B, Bartel DP. MicroRNAs in plants. *Genes Dev*, 2002, 16(13): 1616–1626. [DOI](#)
- [10] Sunkar R, Zhu JK. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2004, 16(8): 200–209. [DOI](#)
- [11] Yin ZJ, Shen FF. Identification and characterization of conserved microRNAs and their target genes in wheat (*Triticum aestivum*). *Genet Mol Res*, 2010, 9(2): 1186–1196. [DOI](#)
- [12] Luo YC, Zhou H, Li Y, Chen JY, Yang JH, Chen YQ, Qu LH. Rice embryogenic calli express a unique set of microRNAs, suggesting regulatory roles of microRNAs in plant post-embryonic development. *FEBS Lett*, 2006, 580(21): 5111–5116. [DOI](#)
- [13] Zhang LF, Chia JM, Kumari S, Stein JC, Liu ZJ, Narechania A, Maher CA, Guill K, McMullen MD, Ware D. A genome-wide characterization of microRNA genes in maize. *PLoS Genet*, 2009, 5(11): e1000716. [DOI](#)
- [14] Jagadeeswaran G, Zheng Y, Li YF, Shukla LI, Matts J, Hoyt P, Macmill SL, Wiley GB, Roe BA, Zhang WX, Sunkar R. Cloning and characterization of small RNAs from *Medicago truncatula* reveals four novel legume-specific microRNA families. *New Phytol*, 2009, 184(1): 85–98. [DOI](#)
- [15] 项安玲, 黄思齐, 杨志敏. 芸苔属 (*Brassica*) 植物中 MicroRNA 的生物信息学预测与分析. *中国生物化学与分子生物学报*, 2008, 24(3): 244–256. [DOI](#)
- [16] Griffiths-Jones S, Grocock RJ, van Dongen S, Bateman A, Enright AJ. miRBase: microRNA sequences, targets and gene nomenclature. *Nucleic Acids Res*, 2006, 34(1): 140–144. [DOI](#)
- [17] 鲁玉柱, 封振, 边黎颖, 梁建生. 植物发育与 microRNA. *西北植物学报*, 2009, 29(5): 1066–1072. [DOI](#)
- [18] Schommer C, Palatnik JF, Aggarwal P, Chételat A, Cubas P, Farmer EE, Nath U, Weigel D. Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets. *PLoS Biol*, 2008, 6(9): e230. [DOI](#)
- [19] Nag A, King S, Jack T. miR319a targeting of *TCP4* is critical for petal growth and development in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(52): 22534–22539. [DOI](#)
- [20] Cubas P, Lauter N, Doebley J, Coen E. The TCP domain: a motif found in proteins regulating plant growth and development. *Plant J*, 1999, 18(2): 215–222. [DOI](#)
- [21] Aggarwal P, Das Gupta M, Joseph AP, Chatterjee N, Srinivasan N, Nath U. Identification of specific DNA binding residues in the TCP family of transcription factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22(4): 1174–1189. [DOI](#)
- [22] Citerne HL, Luo D, Pennington RT, Coen E, Cronk QC. A phylogenomic investigation of *CYCLOIDEA*-like TCP genes in the Leguminosae. *Plant Physiol*, 2003, 131(3): 1042–1053. [DOI](#)
- [23] Zhang WH, Kramer EM, Davis CC. Floral symmetry genes and the origin and maintenance of zygomorphy in a plant-pollinator mutualism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(14): 6388–6393. [DOI](#)
- [24] Bartlett ME, Specht CD. Changes in expression pattern of the *teosinte branched1*-like genes in the Zingiberales provide a mechanism for evolutionary shifts in symmetry across the order. *Am J Bot*, 2011, 98(2): 227–243. [DOI](#)
- [25] Luo D, Carpenter R, Copsey L, Vincent C, Clark J, Coen E. Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum*. *Cell*, 1999, 99(4): 367–376. [DOI](#)
- [26] Martín-Trillo M, Cubas P. TCP genes: a family snapshot ten years later. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(1): 31–39. [DOI](#)
- [27] Crawford BCW, Nath U, Carpenter R, Coen ES. *CINCINNATA* controls both cell differentiation and growth in petal lobes and leaves of *Antirrhinum*. *Plant Physiol*, 2004, 135(1): 244–253. [DOI](#)
- [28] Koyama T, Furutani M, Tasaka M, Ohme-Takagi M. TCP transcription factors control the morphology of shoot lateral organs via negative regulation of the expression of boundary-specific genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(2): 473–484. [DOI](#)
- [29] Palatnik JF, Wollmann H, Schommer C, Schwab R, Boisbouvier J, Rodriguez R, Warthmann N, Allen E, Dezulian T, Huson D, Carrington JC, Weigel D. Sequence and expression differences underlie functional specialization of *Arabidopsis* microRNAs miR159 and miR319. *Dev Cell*, 2007, 13(1): 115–125. [DOI](#)
- [30] 严松, 严长杰, 顾铭洪. 植物叶发育的分子机理. *遗传*, 2008, 30(9): 1127–1135. [DOI](#)
- [31] Efroni I, Eshed Y, Lifschitz E. Morphogenesis of simple and compound leaves: a critical review. *Plant Cell*, 2010, 22(4): 1019–1032. [DOI](#)
- [32] Nath U, Crawford BCW, Carpenter R, Coen E. Genetic control of surface curvature. *Science*, 2003, 299(5611): 1404–1407. [DOI](#)



- [33] Hay A, Barkoulas M, Tsiantis M. PINning down the connections: transcription factors and hormones in leaf morphogenesis. *Curt Opin Plant Biol*, 2004, 7(5): 575–581. [DOI](#)
- [34] Warthmann N, Das S, Lanz C, Weigel D. Comparative analysis of the *MIR319a* microRNA locus in *Arabidopsis* and related Brassicaceae. *Mol Biol Evol*, 2008, 25(5): 892–902. [DOI](#)
- [35] Ori N, Cohen AR, Etzioni A, Brand A, Yanai O, Shleizer S, Menda N, Amsellem Z, Efroni I, Pekker I, Alvarez JP, Blum E, Zamir D, Eshed Y. Regulation of *LANCEOLATE* by *miR319* is required for compound-leaf development in tomato. *Nat Genet*, 2007, 39(6): 787–791. [DOI](#)
- [36] Martínez DE, Costa ML, Guimét JJ. Senescence-associated degradation of chloroplast proteins inside and outside the organelle. *Plant Biol*, 2008, 10(S1): 15–22. [DOI](#)
- [37] Noodén LD, Guimét JJ, John I. Senescence mechanisms. *Physiol Plant*, 1997, 101(4): 746–753. [DOI](#)
- [38] Zentgraf U, Jobst J, Kolb D, Rentsch D. Senescence-related gene expression profiles of rosette leaves of *Arabidopsis thaliana*: leaf age versus plant age. *Plant Biol*, 2004, 6(2): 178–183. [DOI](#)
- [39] Gan SH. The hormonal regulation of senescence. *Plant Hormones*, 2010, E: 597–617. [DOI](#)
- [40] Ueda J, Kato J. Isolation and identification of a senescence-promoting substance from worm wood (*Artemisia absinthium* L.). *Plant Physiol*, 1980, 66: 246–249. [DOI](#)
- [41] Park JH, Halitschke R, Kim HB, Baldwin IT, Feldmann KA, Feyereisen R. A knock-out mutation in allene oxide synthase results in male sterility and defective wound signal transduction in *Arabidopsis* due to a block in jasmonic acid biosynthesis. *Plant J*, 2002, 31(1): 1–12. [DOI](#)
- [42] Stintzi A, Browse J. The *Arabidopsis* male-sterile mutant, *opr3*, lacks the 12-oxophytodienoic acid reductase required for jasmonate synthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(19): 10625–10630. [DOI](#)
- [43] Miao Y, Zentgraf U. The antagonist function of *Arabidopsis* WRKY53 and ESR/ESP in leaf senescence is modulated by the jasmonic and salicylic acid equilibrium. *Plant Cell*, 2007, 19(3): 819–830. [DOI](#)
- [44] Wellmer F, Riechmann JL. Gene networks controlling the initiation of flower development. *Trends Genet*, 2010, 26(12): 519–527. [DOI](#)
- [45] Feng XZ, Zhao Z, Tian ZX, Xu SL, Luo YH, Cai ZG, Wang YM, Yang J, Wang Z, Weng L, Chen JH, Zheng LY, Guo XZ, Luo JH, Sato S, Tabata S, Ma W, Cao XL, Hu XH, Sun CR, Luo D. Control of petal shape and floral zygomorphy in *Lotus japonicus*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(13): 4970–4975. [DOI](#)
- [46] Wu G, Park MY, Conway SR, Wang JW, Weigel D, Poethig RS. The sequential action of miR156 and miR172 regulates developmental timing in *Arabidopsis*. *Cell*, 2009, 138(4): 750–759. [DOI](#)
- [47] Wang JW, Czech B, Weigel D. MiR156-regulated SPL transcription factors define an endogenous flowering pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Cell*, 2009, 138(4): 738–749. [DOI](#)
- [48] Glazińska P, Zienkiewicz A, Wojciechowski W, Kopcewicz J. The putative miR172 target gene *InAPETALA2-like* is involved in the photoperiodic flower induction of *Ipomoea nil*. *J Plant Physiol*, 2009, 166(16): 1801–1813. [DOI](#)
- [49] Jung JH, Seo YH, Seo PJ, Reyesb JL, Yuna J, Chua NH, Parka CM. The *GIGANTEA*-regulated microRNA172 mediates photoperiodic flowering independent of *CONSTANS* in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(9): 2736–2748. [DOI](#)
- [50] Williams L, Grigg SP, Xie MT, Christensen S, Fletcher JC. Regulation of *Arabidopsis* shoot apical meristem and lateral organ formation by microRNA *miR166g* and its *AtHD-ZIP* target genes. *Development*, 2005, 132(16): 3657–3668. [DOI](#)
- [51] Jung JH, Park CM. *MIR166/165* genes exhibit dynamic expression patterns in regulating shoot apical meristem and floral development in *Arabidopsis*. *Planta*, 2007, 225(6): 1327–1338. [DOI](#)
- [52] Ru P, Xu L, Ma H, Huang H. Plant fertility defects induced by the enhanced expression of microRNA167. *Cell Res*, 2006, 16(5): 457–465. [DOI](#)
- [53] Wu MF, Tian Q, Reed JW. *Arabidopsis microRNA167* controls patterns of *ARF6* and *ARF8* expression, and regulates both female and male reproduction. *Development*, 2006, 133(21): 4211–4218. [DOI](#)
- [54] Millar AA, Gubler F. The *Arabidopsis GAMYB-like* genes, *MYB33* and *MYB65*, are microRNA-regulated genes that redundantly facilitate anther development. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 705–721. [DOI](#)
- [55] Allen RS, Li JY, Stahle MI, Dubroué A, Gubler F, Millar AA. Genetic analysis reveals functional redundancy and the major target genes of the *Arabidopsis* miRNA 159 family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(41): 16371–16376. [DOI](#)
- [56] Sunkar R, Kapoor A, Zhu JK. Posttranscriptional induction of two Cu/Zn superoxide dismutase genes in *Arabidopsis* is mediated by downregulation of miR398 and important for oxidative stress tolerance. *Plant Cell*, 2006, 18(8): 2051–2065. [DOI](#)

- 
- [57] Yamasaki H, Hayashi M, Fukazawa M, Kobayashi Y, Shikanai T. *SQUAMOSA* promoter binding protein-like7 is a central regulator for copper homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, 21(1): 347–361. [DOI](#)