

脱落酸调控非跃变型果实成熟的分子机制 研究进展

罗自生^{1*}, 李栋栋¹, 蒋 蕾¹, 黄凯美²

(1. 浙江大学生物系统工程与食品科学学院, 杭州 310058; 2. 杭州市种子总站, 杭州 310020)

摘 要: 果实成熟是果实生长发育和衰老过程中的重要阶段, 目前对跃变型果实成熟的分子机制研究取得了明显突破, 而对非跃变型果实成熟机制的研究相对滞后。本文以脱落酸(abscisic acid, ABA)调控非跃变型果实成熟机制为核心, 总结了目前 ABA 在果实成熟中的研究进展, 并结合最新 microRNAs 研究技术, 提出了 ABA 在调控非跃变型果实成熟中的研究方向。

关键词: 非跃变型果实; 成熟; 分子机制; 脱落酸

Advances in molecular mechanisms of abscisic acid-regulated ripening of non-climacteric fruit

LUO Zi-Sheng^{1*}, LI Dong-Dong¹, JIANG Lei¹, HUANG Kai-Mei²

(1. College of Biosystems Engineering and Food Science, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China;
2. Hangzhou Seed Station, Hangzhou 310020, China)

ABSTRACT: Ripening is an important stage of the fruit growth and development. The studies on molecular mechanisms of ripening of climacteric fruit had achieved significant breakthrough, but that of ripening mechanism of the non-climacteric fruit was lagging behind. In this paper, studies on ABA-regulated non-climacteric fruit ripening mechanism were reviewed. Based on the latest microRNAs technology, this paper proposed the research fields of ABA-regulated non-climacteric fruit ripening mechanism.

KEY WORDS: non-climacteric fruit; ripening; molecular mechanism; abscisic acid

1 引 言

果实成熟不仅是果实生长发育的重要阶段, 而且也是果实的采收和贮藏的制约因素。根据成熟过程是否出现呼吸峰和乙烯峰, 可分为呼吸跃变型和非跃变型果实, 但两者成熟过程均受到激素的调控。一般看来, 脱落酸(abscisic acid,

ABA)在非跃变型果实成熟过程中有重要作用, 而也有研究报道 ABA 可以通过促进乙烯的合成来达到对跃变型果实成熟的调控^[1], 可见 ABA 在果实成熟中扮演了重要角色。乙烯在跃变型果实中的作用已研究得较为广泛, 而 ABA 是如何调控非跃变型果实成熟的机制尤其是信号下游和转录后调控目前还并不是非常明确。了解非跃变型果实的成熟机制,

基金项目: 国家自然科学基金项目(31571895)、杭州市科技项目(20140932H07)

Fund: Supported by National Natural Science Foundation of China (31571895) and Hangzhou Science and Technology Project (20140932H07)

*通讯作者: 罗自生, 博士, 教授, 主要研究方向为食品保鲜生物学。E-mail: luozisiheng@zju.edu.cn

*Corresponding author: LUO Zi-Sheng, Professor, College of Biosystems Engineering and Food Science, Zhejiang University, No.866, Yuhangtang Road, Xihu District, Hangzhou 310058, China. E-mail: luozisiheng@zju.edu.cn

不仅有助于提高果实的品质,而且也有助于制定合理的贮藏技术措施,减少采后腐烂和损失。

2 ABA 调控非跃变型果实的分子机制

ABA 的合成与非跃变型果实成熟密切相关。在非跃变型果实成熟开启之前,ABA 的含量会有一个显著的上升^[2-4]。例如,在葡萄中 ABA 含量在转色期会明显增加,但是随后会降到较低的水平^[5]。ZEP 和 NCED 基因的表达贯穿整个发育时期,但是这两个基因的表达与 ABA 含量的变化并不紧密相关,因此推断 ABA 在葡萄果实中的合成可能有多种来源^[5]。而在另一种非跃变型果实覆盆子中, *VmNCED1* 和 *VmNSY* 的表达要在 ABA 合成之前先有一个明显的上升,说明这两个基因是可能从转录水平上对 ABA 的合成进行调控^[4]。不同的是,黄瓜作为一种非跃变型果实,虽然其 ABA 的含量在果实达到完全成熟之前也会显著上升,但是该峰值并不是与启动果实成熟有关,而是作为一种信号促进黄瓜的全熟与衰老^[6]。其中, *CsNCED1* 的表达与 ABA 含量变化保持一致,说明该基因可能参与黄瓜中 ABA 的合成。但是 Wang 等^[6]发现,在外源 ABA 处理后很短的一段时间内,其 ABA 合成基因的表达会明显的下调,从而抑制内源 ABA 的合成,这说明在转录水平上存在负反馈调节^[6]。关于果实成熟过程中 ABA 的含量为什么会上升,存在两种可能的解释。第一种是外源 ABA 可能是开启成熟衰老的诱导因素,因此在果实成熟过程中需要 ABA 含量的积累。而另一种解释是随着果实成熟,一些因素包括糖分的积累、酸含量的下降,以及组织膨大所引起的渗透压、pH、糖分等的变化,可能是诱导 ABA 的合成的信号^[5,7,8]。ABA 的含量受到合成和代谢两方面调控,而非跃变型果实内 ABA 代谢机制还不清楚。有报道已证实,跃变型果实中,番茄 *SICYP707A1*、*SICYP707A2* 和梨 *PpCYP707A1* 基因在果实成熟期间参与了 ABA 的代谢过程,并且对果实成熟有重要影响^[9-11]。因此,为更好地了解 ABA 在非跃变型果实中的作用,其代谢过程还亟待研究。

ABA 参与了非跃变型果实中一系列与成熟相关的进程。Giribaldi 等^[2]利用蛋白组学研究葡萄成熟时发现 ABA 能够影响很多成熟相关的许多蛋白活性,如液泡转化酶(GIN1)、苹果酸脱氢酶(ME)、木葡聚糖内糖基转移酶(XET)等。ABA 能够增加几丁质酶的活性,影响氨基酸及多胺的代谢,增强植物抗性应对外界生物非生物胁迫。同时,ABA 还能够通过调控查尔酮异构酶(CHI)、二氢黄酮醇还原酶(DFR)、花青素还原酶(ANR)的活性影响葡萄中的花青素合成,从而促进花青素的积累。也有研究表明外源 ABA 处理葡萄能够在转录水平上促进 *VvLAR2* 的表达并且下调 *VvANR* 的表达来调节花青素合成^[12]。此外, Koyama 等^[13]利用基因芯片研究发现 ABA 还参与了其他一些生理过程,

如渗透压反应、细胞壁代谢、生长素代谢等。可见,ABA 对果实成熟的调控的是多样的,而目前我们对这些过程的了解还主要处在生化代谢和转录水平。

ABA 是调控草莓成熟的关键因素。从绿熟期开始,ABA 在草莓果实中快速积累,其含量受到合成基因 *FaNCED2* 和代谢基因 *FaCYP707A1* 的调控^[14-16]。当利用 VIGS 技术沉默 ABA 关键合成基因 *FaNCED1* 时,减少了 ABA 的积累并且显著影响了草莓花青素的合成,而外源处理 ABA 又能够恢复这一过程^[14],可见 ABA 在草莓成熟过程中有重要调控作用。草莓果实中 ABA 受体基因 *FaABAR/CHLH* 在果实发育前期表达较高^[17],当沉默 ABA-PYR/PYL/RCARs-PP2C 核心路径上受体 PYR1 时,延缓了果实成熟并显著影响了 ABA 的含量以及 ABA 下游信号元件包括 ABI1、ABI3、ABI5 和 SnRK2 等,这一过程用外源 ABA 无法恢复^[18],表明 ABA 可能通过信号传导来完成对各个成熟进程的调控。进一步研究发现, *FaABI1* (一类 PP2C 蛋白)在草莓成熟过程中扮演了负调控因子^[19],这也正符合 ABA 信号传导的磷酸激活/抑制机制^[20,21]。此外,ABA 还和糖在很多生理过程中存在相互作用,ABA 能够通过 ABI4 调控糖响应基因的表达^[22,23]。在草莓成熟过程中,ABA 信号下游元件包括 ABI3、ABI5、SnRK2 与糖代谢之间存在紧密联系,蔗糖通过调控 *FaNCED1* 诱导 ABA 积累^[7]。利用 RNA 干扰 *FaSUT1* 基因表达时,显著降低了蔗糖和 ABA 的含量,延缓了果实成熟,而过量表达 *FaSUT1* 时则促进了蔗糖和 ABA 的积累,加快了果实的成熟^[24]。这些研究说明了 ABA 在草莓成熟过程中的重要性,ABA 可以通过信号传导至核内诱导相关基因转录来实现调控成熟进程,而目前我们对 ABA 在转录后调控中的影响与作用还不太清楚。

microRNAs(miRNA)是植物体内 21~24 个核酸长度非编码的小 RNA,广泛存在于不同植物品种体内,具有高度保守性同时也存在差异性^[25]。miRNA 通过其与靶基因序列的高度互补能够在转录后水平调节靶基因的表达,从而对很多生理过程起到重要的调控作用^[26]。miRNA 生物合成包括了基因的转录、加工、修饰和组装多个过程。MIR 基因首先由 RNA 聚合酶 II 在核内转录成 5'带帽(cap-binding complex, CBP)的初始 miRNA(pri-miRNA)。然后 pri-miRNA 在 DCL1 蛋白的作用下生成环装前体 pre-miRNA,其中 SE(锌指蛋白^[27])和 DRB1/2(或 HYL1, 双链 RNA 结合蛋白^[28])协助完成了 DCL1 的加工作用^[29](图 1)。Pre-miRNA 继续在 DCL 蛋白的加工作用下生成 miRNA: miRNA*双链复合物,随后 miRNA-miRNA*上 3'端核糖的 2'位-OH 被 HEN1 甲基化^[30]。此后,其中一条 miRNA 优先组装进入含有 AGO1 蛋白的 RISC 复合物中^[31],指导靶基因的剪切或翻译抑制,而 miRNA*随后被降解。HASTY 则起到了将成熟 miRNA 从核内转运至细胞质的作用^[32]。

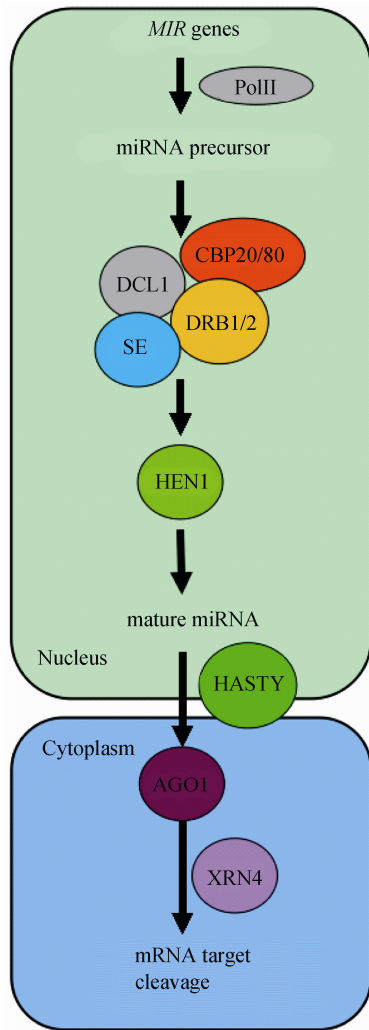


图 1 miRNA 的合成路线

Fig. 1 miRNA synthesis

miRNA 的表达受到生物与非生物因素的影响, 其中激素是重要的调节因子。利用高通量测序发现, 外源乙烯诱导番茄成熟过程中能够调节许多 miRNA 的表达, 信息学预测这些 miRNA 的靶基因覆盖了很多代谢过程, 包括成熟、软化, 而有些 miRNA 甚至能够反向调控乙烯的合成信号^[33]。相同的, 研究报道外源乙烯处理能够调节多达 50 个 miRNA 的表达, 包括 28 个保守 miRNA 和 22 个新 miRNA, 从而进一步影响靶基因的表达完成乙烯对玫瑰花瓣生长的调控^[34]。还有研究表明 miRNA 的表达甚至能够受到多个激素的调节^[35]。

已有一些研究表明, 激素合成、信号传导路径上关键酶或蛋白元件是 miRNA 靶基因的重要组成部分, 使得 miRNA 通过激素作用参与影响了很多生理过程^[36]。其中 miRNA 和其位于生长素信号路径上的靶基因的研究最多, 例如, miR160 不能正常抑制生长素响应因子 *ARF17* 的表达时, 改变了生长素共轭平衡蛋白 GH3 家族的积累^[37]。

miR160 过量表达突变体与 *arf10arf16* 双突变体具有相同的根冠发育缺陷表型^[38]。miR167 能够通过靶向 *ARF6* 和 *ARF8* 调控胚珠和花药的发育, 抗 miR167 剪切 *ARF6* 突变体表现出胚珠和花药发育缺陷^[39]。miR393 能够调控许多生长素受体包括 F-box 蛋白 TIR1 等^[40]。当改变 *ARF10* 基因序列抗 miR160 剪切时, 全面导致了拟南芥叶、茎、花与果实的正常发育^[41]。此外, miRNA 对其他激素合成与信号传导的调控也有报道。例如, miR319 能够通过 *TCP* 转录因子的作用抑制脂氧合酶 *LOX2* 的表达, 从而减少茉莉酸的合成^[42]。拟南芥中 miR159 能够抑制靶向基因 *MYB33* 和 *MYB101* 的表达, 减弱 ABA 的信号传导, 从而促进种子萌发和增强抗胁迫的作用^[43]。在受到外源细菌侵染时, 拟南芥中一系列 miRNA 的表达发生了改变, 而其中很多 miRNA 的靶标是激素包括生长素、脱落酸、茉莉酸合成信号传导路径上的基因^[44], 表明了 miRNA 调控的激素作用与抗逆有重大关系。综上所述, miRNA 在激素调控与被调控方面有密切联系, 为更好地探明激素在不同生理过程中的起到的关键作用, 深入研究 miRNA 在其中扮演的角色具有深远意义。然而, miRNA 与激素作用研究目前主要集中在拟南芥、水稻等模式植物中, 激素调控 miRNA 表达参与的在不同生理过程也还相对缺乏, 尤其是具有重要科研与经济意义的果实成熟衰老过程。

3 结论与展望

近几年, 随着高通量测序的发展, 测序费用越来越低, 这也大力加快了不同物种内小 RNA 的研究进度^[45], 如葡萄^[46-48]、苹果^[49]、西瓜^[50]、桃^[51,52]、番茄^[53,54]等。Ge 等^[55]利用高通量测序发现了草莓中 157 个保守 miRNA 和 37 个新 miRNA。Li 等^[56]利用高通量测序研究了野生型草莓与白肉突变草莓品种间 miRNA 表达的差异, 发现这些差异可能引起靶基因表达水平的不同变化, 从而影响果实表型。草莓中还报道了 miRNA 可能在果实衰老过程中通过靶向一些衰老相关关键基因从而起到调控果实衰老的作用^[57]。这些研究证实了 miRNA 在草莓果实中大量存在, 并且在不同的生理过程中起到了非常重要的作用。这些研究还为进一步研究非跃变型果实中 miRNA 的生理作用提供了丰富的生物学信息, 同时也预示 miRNA 在非跃变型果实成熟中重要的调控作用, 开辟了非跃变型果实分子成熟机制的新领域。

参考文献

- [1] Zhang M, Yuan B, Leng P. The role of ABA in triggering ethylene biosynthesis and ripening of tomato fruit [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(6): 1579-1588.
- [2] Giribaldi M, Geny L, Delrot S, et al. Proteomic analysis of the effects of ABA treatments on ripening *Vitis vinifera* berries [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(9): 2447-2458.
- [3] Zifkin M, Jin A, Ozga JA, et al. Gene expression and metabolite profiling

- of developing highbush blueberry fruit indicates transcriptional regulation of flavonoid metabolism and activation of abscisic acid metabolism [J]. *Plant Physiol*, 2012, 158(1): 200–224.
- [4] Karppinen K, Hirvela E, Nevala T, *et al.* Changes in the abscisic acid levels and related gene expression during fruit development and ripening in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) [J]. *Phytochemistry*, 2013, 95: 127–134.
- [5] Wheeler S, Loveys B, Ford C, *et al.* The relationship between the expression of abscisic acid biosynthesis genes, accumulation of abscisic acid and the promotion of *Vitis vinifera* L. berry ripening by abscisic acid [J]. *Aust J Grape Wine R*, 2009, 15(3): 195–204.
- [6] Wang YP, Wang Y, Ji K, *et al.* The role of abscisic acid in regulating cucumber fruit development and ripening and its transcriptional regulation [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2013, 64: 70–79.
- [7] Li CL, Jia HF, Chai YM, *et al.* Abscisic acid perception and signaling transduction in strawberry-A model for non-climacteric fruit ripening [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6: 1950–1953.
- [8] 李春丽, 柴叶茂, 王志忠, 等. 草莓果实发育过程中糖、pH 值及 ABA 水平变化趋势[J]. *果树学报*, 2011, 28(1): 72–76.
- Li CL, Chai YM, Wang ZZ, *et al.* Changing trends of sugar, pH and ABA during strawberry fruit development [J]. *J Fruit Sci*, 2011, 28(1): 72–76.
- [9] Nitsch LMC, Oplaat C, Feron R, *et al.* Abscisic acid levels in tomato ovaries are regulated by LeNCED1 and SlCYP707A1 [J]. *Planta*, 2009, 229(6): 1335–1346.
- [10] Dai SJ, Li P, Chen P, *et al.* Transcriptional regulation of genes encoding ABA metabolism enzymes during the fruit development and dehydration stress of pear 'Gold Nijisseiki' [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2014, 82: 299–308.
- [11] Ji K, Kai WB, Zhao B, *et al.* SlNCED1 and SlCYP707A2: key genes involved in ABA metabolism during tomato fruit ripening [J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(18): 5243–5255.
- [12] Lacampagne S, Gagne S, Geny L. Involvement of abscisic acid in controlling the proanthocyanidin biosynthesis pathway in grape skin: New elements regarding the regulation of tannin composition and leucoanthocyanidin reductase (LAR) and anthocyanidin reductase (ANR) activities and expression [J]. *J Plant Growth Regul*, 2010, 29(1): 81–90.
- [13] Koyama K, Sadamatsu K, Goto-Yamamoto N. Abscisic acid stimulated ripening and gene expression in berry skins of the Cabernet Sauvignon grape [J]. *Funct Integr Genomic*, 2010, 10(3): 367–381.
- [14] Jia HF, Chai YM, Li CL, *et al.* Abscisic acid plays an important role in the regulation of strawberry fruit ripening [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157(1): 188–199.
- [15] Ji K, Chen P, Sun L, *et al.* Non-climacteric ripening in strawberry fruit is linked to ABA, FaNCED2 and FaCYP707A1 [J]. *Funct Plant Biol*, 2012, 39(4): 351–357.
- [16] 朱海生, 温庆放, 李永平, 等. ABA 对草莓果实成熟和软化的调节[J]. *福建农业学报*, 2012, 27(4): 329–332.
- Zhu HS, Wen QF, Li YP, *et al.* Effect of abscisic acid on ripening and softening of strawberries [J]. *Fujian J Agric Sci*, 2012, 27(4): 329–332.
- [17] 贾海锋, 柴叶茂, 李春丽, 等. 草莓果实中脱落酸受体基因 FaABAR/CHLH 表达变化及其影响因素分析[J]. *园艺学报*, 2011, 38(9): 1650–1656.
- Jia HF, Chai YM, Li CL, *et al.* Expression changes of ABA receptor gene FaABAR/CHLH in strawberry and its affection factors [J]. *Acta Hort Sin*, 2011, 38(9): 1650–1656.
- [18] Chai YM, Jia HF, Li CL, *et al.* FaPYR1 is involved in strawberry fruit ripening [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(14): 5079–5089.
- [19] Jia HF, Lu D, Sun JH, *et al.* Type 2C protein phosphatase ABI1 is a negative regulator of strawberry fruit ripening [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(6): 1677–1687.
- [20] Cutler SR, Rodriguez PL, Finkelstein RR, *et al.* Abscisic Acid: Emergence of a Core Signaling Network [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 651–679.
- [21] Raghavendra AS, Gonugunta VK, Christmann A, *et al.* ABA perception and signalling [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(7): 395–401.
- [22] Finkelstein RR, Gibson SI. ABA and sugar interactions regulating development: cross-talk or voices in a crowd [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5(1): 26–32.
- [23] Rook F, Hadingham SA, Li Y, *et al.* Sugar and ABA response pathways and the control of gene expression [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, 29(3): 426–434.
- [24] Jia HF, Wang YH, Sun MZ, *et al.* Sucrose functions as a signal involved in the regulation of strawberry fruit development and ripening [J]. *New Phytol*, 2013, 198(2): 453–465.
- [25] Zhang BH, Pan XP, Cannon CH, *et al.* Conservation and divergence of plant microRNA genes [J]. *Plant J*, 2006, 46(2): 243–259.
- [26] Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 2006, 57: 19–53.
- [27] Laubinger S, Sachsenberg T, Zeller G, *et al.* Dual roles of the nuclear cap-binding complex and SERRATE in pre-mRNA splicing and microRNA processing in *Arabidopsis thaliana* [J]. *P Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(25): 8795–8800.
- [28] Han MH, Goud S, Song L, *et al.* The *Arabidopsis* double-stranded RNA-binding protein HYL1 plays a role in microRNA-mediated gene regulation [J]. *P Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(4): 1093–1098.
- [29] Chen XM. Small RNAs and Their Roles in Plant Development [J]. *Ann Rev Cell Dev Biol*, 2009, 25: 21–44.
- [30] Yu B, Yang ZY, Li JJ, *et al.* Methylation as a crucial step in plant microRNA biogenesis [J]. *Science*, 2005, 307(5711): 932–935.
- [31] Baumberg N, Baulcombe DC. *Arabidopsis* ARGONAUTE1 is an RNA Slicer that selectively recruits microRNAs and short interfering RNAs [J]. *P Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(33): 11928–11933.
- [32] Park MY, Wu G, Gonzalez-Sulser A, *et al.* Nuclear processing and export of microRNAs in *Arabidopsis* [J]. *P Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(10): 3691–3696.
- [33] Zuo JH, Zhu BZ, Fu DQ, *et al.* Sculpting the maturation, softening and ethylene pathway: The influences of microRNAs on tomato fruits [J]. *Bmc Genom*, 2012, 13(1): 7.
- [34] Pei HX, Ma N, Chen JW, *et al.* Integrative Analysis of miRNA and mRNA Profiles in Response to Ethylene in Rose Petals during Flower Opening [J]. *Plos One*, 2013, 8(5): e64290.
- [35] Liu Q, Zhang YC, Wang CY, *et al.* Expression analysis of phytohormone-regulated microRNAs in rice, implying their regulation roles in plant hormone signaling [J]. *Febs Lett*, 2009, 583(4): 723–728.
- [36] 郭韬, 李广林, 魏强, 等. 植物 MicroRNA 功能的研究进展[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(11): 2347–2354.
- Guo T, Li GL, Wei Q, *et al.* The function of plant microRNA [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2011, 31(11): 2347–2354.

- [37] Mallory AC, Bartel DP, Bartel B. MicroRNA-directed regulation of Arabidopsis AUXIN RESPONSE FACTOR17 is essential for proper development and modulates expression of early auxin response genes [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1360–1375.
- [38] Wang JW, Wang LJ, Mao YB, *et al.* Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in Arabidopsis [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(8): 2204–2216.
- [39] Wu MF, Tian Q, Reed JW. Arabidopsis microRNA167 controls patterns of ARF6 and ARF8 expression, and regulates both female and male reproduction [J]. *Development*, 2006, 133(21): 4211–4218.
- [40] Navarro L, Dunoyer P, Jay F, *et al.* A plant miRNA contributes to antibacterial resistance by repressing auxin signaling [J]. *Science*, 2006, 312(5772): 436–439.
- [41] Liu PP, Montgomery TA, Fahlgren N, *et al.* Repression of auxin response factor10 by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages [J]. *Plant J*, 2007, 52(1): 133–146.
- [42] Schommer C, Palatnik JF, Aggarwal P, *et al.* Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets [J]. *Plos Biol*, 2008, 6(9): 1991–2001.
- [43] Reyes JL, Chua NH. ABA induction of miR159 controls transcript levels of two MYB factors during Arabidopsis seed germination [J]. *Plant J*, 2007, 49(4): 592–606.
- [44] Zhang WX, Gao S, Zhou XA, *et al.* Bacteria-responsive microRNAs regulate plant innate immunity by modulating plant hormone networks [J]. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(1–2): 93–105.
- [45] 吕帝瑾, 赵佳媛, 陈婧, 等. 植物 microRNA 的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2013, 49(9): 847–854.
- Lv DJ, Zhao JY, Chen J, *et al.* Advances in the research of plant microRNA [J]. *Plant Physiol J*, 2013, 49 (9): 847–854
- [46] Mica E, Piccolo V, Delledonne M, *et al.* High throughput approaches reveal splicing of primary microRNA transcripts and tissue specific expression of mature microRNAs in *Vitis vinifera* [J]. *Bmc Genom*, 2009, 10(1): 558.
- [47] Wang C, Han J, Liu CH, *et al.* Identification of microRNAs from amur grape (*vitis amurensis* Rupr.) by deep sequencing and analysis of microRNA variations with bioinformatics [J]. *Bmc Genom*, 2012, 13(1): 122.
- [48] Han J, Fang JG, Wang C, *et al.* Grapevine microRNAs responsive to exogenous gibberellin [J]. *Bmc Genom*, 2014, 15: 111.
- [49] Visser M, van der Walt AP, Maree HJ, *et al.* Extending the sRNAome of apple by next-generation sequencing [J]. *Plos One*, 2014, 9(4): e95782.
- [50] Liu N, Yang JH, Guo SG, *et al.* Genome-Wide identification and comparative analysis of conserved and novel microRNAs in grafted watermelon by high-throughput sequencing [J]. *Plos One*, 2013, 8(2): e57359.
- [51] Eldem V, Akcay UC, Ozhuner E, *et al.* Genome-wide identification of miRNAs responsive to drought in peach (*Prunus persica*) by high-throughput deep sequencing [J]. *Plos One*, 2012, 7(12): e50298.
- [52] Luo XY, Gao ZH, Shi T, *et al.* Identification of miRNAs and their target genes in peach (*Prunus persica* L.) using high-throughput sequencing and degradome analysis [J]. *Plos One*, 2013, 8(11): e79090.
- [53] Karlova R, van Haarst JC, Maliepaard C, *et al.* Identification of microRNA targets in tomato fruit development using high-throughput sequencing and degradome analysis [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(7): 1863–1878.
- [54] Din M, Barozai MYK. Profiling microRNAs and their targets in an important fleshy fruit: Tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. *Gene*, 2014, 535(2): 198–203.
- [55] Ge AJ, Shang GL, Zhang X, *et al.* Deep sequencing discovery of novel and conserved microRNAs in strawberry (*Fragaria ananassa*) [J]. *Physiol Plantarum*, 2013, 148(3): 387–396.
- [56] Li H, Mao WJ, Liu W, *et al.* Deep sequencing discovery of novel and conserved microRNAs in wild type and a white-flesh mutant strawberry [J]. *Planta*, 2013, 238(4): 695–713.
- [57] Xu XB, Yin LL, Ying QC, *et al.* High-throughput sequencing and degradome analysis identify miRNAs and their targets involved in fruit senescence of *Fragaria ananassa* [J]. *Plos One*, 2013, 8(8): e70959.

(责任编辑: 金延秋)

作者简介



罗自生, 博士, 教授, 主要研究方向为食品保鲜生物学。
E-mail: luozisheng@zju.edu.cn