

非编码 RNA 在植物发育与环境适应中的调控作用

陈 龙, 牛明功

(周口师范学院 生命科学系, 河南 周口 466000)

摘要: 非编码 RNA 是一类能够被转录但不编码蛋白质的 RNA 分子, 在生命活动中具有多方面的作用。文中介绍了非编码 RNA 在植物生长发育、非生物环境胁迫适应性的调控作用以及调节途径的研究进展。

关键词: 非编码 RNA; 调控作用; 植物发育; 环境适应性

中图分类号: Q945.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2007)04-0005-05

Regulatory Roles of Noncoding RNA in Plant Development and Adaptabilities

CHEN Long, NIU Ming-gong

(Department of Life Sciences Zhoukou Normal University, Zhoukou 466000 China)

Abstract: The noncoding RNA molecules, which are transcribed from DNAs but not translated into proteins, play versatile important physiological roles in organisms. The paper discussed the updated researches on noncoding RNA regulatory functions in plant growth and development, and adaptation to abiotic surrounding stressors, as well as regulatory pathways.

Key words: Noncoding RNA; Regulatory role; Plant development; Environmental adaptability

非编码 RNA (noncoding RNA, ncRNA) 是近年来被广泛关注的一类 RNA 分子, 它没有编码蛋白质的功能和开放阅读框, 常用小 RNA (small RNA, sRNA) 表示。ncRNA 主要来源于内含子和基因间序列的转录, 或由编码蛋白质的基因反义转录而来, 因此, 有些科学家称之为 RNA 基因或非编码 RNA 基因, 以区别于不同功能的 mRNA, tRNA 及 rRNA。虽然 ncRNA 不被翻译成蛋白质, 但其本身却具有多种重要的功能。tRNA 和 mRNA 是我们熟悉的 ncRNA, 二者共同参与了基因表达的翻译过程, 其他的 ncRNA 在细胞中参与多项生命过程^[1]。研究已证实, 大量 ncRNA 在生物体生长发育、环境适应调节等方面也起重要作用, 并呈现出时间和空间的特异性^[2]。

1 ncRNA 的种类与作用

细胞中的 ncRNA 种类繁多, 它们之间的差别

很大, 迄今对 ncRNA 尚无统一的命名规则。据其在细胞中的位置命名的有: 核小 RNA (small nuclear RNA, snRNA)、胞质小 RNA (small cytoplasmic RNA, scRNA)、核仁小 RNA (small nucleolar RNA, snoRNA)、核糖体小 RNA (small ribosomal RNA, srRNA) 等。依 ncRNA 的分子大小可分成: 长度约 21~25 nt 的微 RNA (microRNA, miRNA), 长度约 100~200 nt 的小 RNA (small RNA, sRNA) 和主要涉及基因沉默的长度大于 1000 nt 的 ncRNA。按功能可划分为: 有编辑功能的指导 RNA (guide RNA, gRNA), 参与细胞中分泌性蛋白质转运的信号识别体 RNA (signal recognition particle RNA, SRP RNA), 作为端粒复制模板的端粒酶 RNA (telomerase RNA), 参与加工 tRNA 前体和 rRNA 前体的核糖核酸酶 P-RNA (RNaseP RNA, pRNA) 等^[3]。根据某些特征命名的有: mRNA 样 RNA (mRNA-like RNA)、转移-信使

收稿日期: 2006-11-12

作者简介: 陈 龙 (1962-), 男, 河南淮阳人, 教授, 主要从事植物生理生化教学与研究。

RNA (transfer-messenger RNA, tmRNA)、抑制 mRNA 表达的干扰小 RNA (small interfering RNA, siRNA)。最近 Deng 等^[4]从老鼠和人的睾丸中发现了 Piwi 蛋白互作 RNA (piwi-interacting RNA, piRNA)。

现已发现, ncRNA 在细胞中参与了转录调控、RNA 的剪切和修饰、mRNA 的稳定和翻译、蛋白质的稳定和转运、染色体的形成和结构稳定、细胞的发育等重要生命活动。ncRNA 通过与转录因子的相互作用而调控转录, ncRNA 的启动子区一般较为保守, 并有转录因子结合位点。如 *E. coli* 中长度为 184 nt 的 6S RNA 结合到细菌 σ^{70} 全酶上, 用以调节启动子^[5]。核酶主要通过 RNA 的自我裂解、自我剪接而实现转录后加工。*E. coli* 的 RNaseP RNA 有 377 nt, 是 RNaseP 的催化核心, 负责 tRNA 前体和一些 rRNA 前体 5'-端的加工。在真核细胞中, snRNA 与特殊蛋白结合形成的复合物(snRNP), 主要是剪切 mRNA 前体。snoRNA 直接进行 rRNA 和 tRNA 中的 2'-O-核糖的甲基化和假尿苷化的修饰。ncRNA 的修饰是通过与修饰点附近的序列结合形成碱基对而实现的。在 RNA 干扰作用中的 siRNA 能与靶 mRNA 互补配对, 结合后导致 mRNA 降解, 使基因沉默。Mattick^[6]在 *E. coli* 中发现的几种 ncRNA, 如 80 nt *E. coli* RyhB sRNA, 87 nt *E. coli* DsrA sRNA 等, 这些小 RNA 有调控翻译和稳定 mRNA 的作用, 通过与它们的靶 mRNA 在不同位置形成互补的碱基对, 由阻塞核糖体结合点显示抑制翻译, 或防止抑制态 mRNA 结构的形成而激活翻译。在细菌中发现的 tmRNA, 其结构较为复杂, 既有一个同 tRNA 样的区域, 又有一个同 mRNA 样的区域, tmRNA 识别核糖体干扰翻译或使阅读 mRNA 停止^[7]。SRP 可以使分泌性蛋白质顺利进入细胞的膜性系统, 正确折叠、加工与修饰, 以便其分泌出细胞^[8]。ncRNA 影响着染色体的结构, 如真核细胞的端粒酶中的 RNA 是合成染色体端部的模版。许多 ncRNA 在生物体内有着时序性或组织特异性表达, 在生物的发育和组织分化中可能起着重要的调控作用。此外, ncRNA 在植物适应环境胁迫中发挥着重要的调控作用^[2, 9]。

2 ncRNA 在植物发育中的调控作用

miRNA 的作用范围非常广泛, 包括发育的多个环节、对胁迫的适应性响应以及 miRNA 途径的自我调节^[2]。miRNAs 在植物发育中可以控制发育

的某一特定过程, 影响其形态建成。如拟南芥(*A. thaliana*) *agol*, *dcll*, *henl*, *hyll* 及 *hst* 的突变, 影响 miRNA 途径中的不同环节, 使植株产生多向性的发育缺陷。已研究的植物 miRNA 均为下调性因子, 大多通过与靶 mRNA 互补配对剪切靶 mRNA, 而降低靶基因的转录物^[10, 11], 与 miRNA 相对应的靶 mRNA 约 2/3 为控制植物发育的转录因子, 细胞中的 miRNA 正是通过特定转录物的降解变化而改变植物的形态^[12, 13]。拟南芥 *dcll* 亚等位基因的突变与 *henl*, *hyll* 和 *hst* 的突变表现相似, 显示降低 miRNA 的积累。*agol* 突变的植株表现出类似于这些突变的发育缺陷, 但不显示降低 miRNA 的积累, 而是增加 miRNA 靶的积累, 这可能是由于降低了 miRNA 程序化的切割效率。*agol* 等位基因降低了 miRNA 积累和靶 mRNA 切割, 显示出与转基因植物的 *DCLI* 被 RNA 干扰而增强抑制相类似的明显发育缺陷^[14]。拟南芥中作为 miR 165/166 靶的 HD-ZIP II 转录因子家族成员 *PHB*, *PHV* 和 *REV*, *phb-d*, *phv-d* 和 *rev-d* 的显性突变区与 miR165/166 互补。试验显示, *phb-d* 和 *phv-d* 的突变降低了 miRNA 指导的降解效率^[15, 16]。miR172 的靶基因是 *APETALA2* 家族的一些成员, 包括拟南芥花的同源异型基因 *AP2*, *TOE1*, *TOE2*, *TOE3* 和玉米的 *GLOSSY15* 等基因^[17, 18]。其中, miR172 可通过抑制转录因子 *APETALA2* 和 *APETALA2* 类似基因的翻译, 而影响花的发育^[19]。

拟南芥 miRNA 的超表达常造成多向性发育缺陷, 可能由于多数 miRNA 调节多个靶所致。35S-MIR164 表达的 NAC 转录因子家族包括 *CUC1*, *CUC2* 和 *NAC1*, 过量表达 miR164a 和 miR164b 的植株的表型, 出现子叶和花器官融合等现象^[20]。35S-MIR166g 的超表达显示辐射状叶、簇生的顶端分生组织和雌性不育。*jwa* 基因位点产生的 miRNA 能够介导 TCP 基因家族的几个 mRNA 的切割, 其中, 对 TCP4 mRNA 的切割是叶片正常发育必需的。35S-MIR319 的超表达, 显示出不均匀的弯曲叶型和开花延迟。*jaw-D* 的显性突变增加了 *MIR319a* 基因的表达, 也产生不均匀弯曲的叶型, 并且降低了能与 miR319 (在拟南芥中有 24 个 TCP 基因) 互补结合的 5 个 TCP 的积累^[21, 17]。这一结果说明, 靶基因相同的同一家族成员因其表达方式不同, 在发育过程中的作用也各异^[22]。

靶 mRNA 的异位表达导致沉默突变, 影响了 miRNA 和它调节的 mRNA 互补配对^[2]。研究证

实,大部分抗 miRNA 植物没有出现特异的发育缺陷,而是造成显著的多向性缺陷,可能由于大多数 miRNA 的靶是转录因子,本身能调节众多基因的缘故。例如,抗 miR159 MYB33 的植物产生植株矮小、顶端优势降低、短叶柄的圆形叶和育性下降等表型;抗 miR160 ARF16 植株发生侧根数减少、育性降低的变化^[23, 24]。

研究表明,miRNA 参与了植物发育进程转型的调控,如幼叶向成熟叶的转变、营养生长转向生殖生长、花器官的生长发育等^[25]。玉米 *ZM401* 是一种 ncRNA 基因,可能与玉米花粉的晚期发育过程有关,在玉米花粉小孢子四分体时期、单核期、双核期和成熟花粉中表达,且表达量依次递增^[26]。拟南芥中的 miR172 可下调 *APETALA2* 类基因(*TOE1* 和 *TOE2*)的翻译水平而调控开花时间^[17],如早开花 *eat-D* 突变与晚开花 *toe1-D* 的突变,分别使 *MIR172b* 和 miR172 靶基因 *TOE1* 的表达增加。玉米幼叶向成熟叶转变、营养生长转向生殖生长是由 *APETALA2* 类基因 *glossy15* (*gl5*)来调控的,而 miR172 的同源基因在地上部分的增加使 *gl5* 的 mRNA 降解,而促使玉米的营养生长转向生殖生长^[27, 28]。显示 miR172 和 *APETALA2* 类基因的表达平衡在调控植物营养生长转型的重要性。

3 ncRNA 在调控植物环境适应性中的作用

植物为了适应各种环境产生了较为完整的适应机制,在分子水平上主要是通过转录水平和转录后水平调控一些相关基因的表达,来抵抗或适应各种环境的胁迫^[29]。研究显示,植物组织中一些 miRNA 受环境条件的胁迫而被诱导。从进行干旱、盐分、冷冻和 ABA 等胁迫诱导的拟南芥中,获得了 26 种新的 miRNA 和 102 种新的 sRNA,说明 ncRNA 可能在应对上述不良环境中发挥作用。如拟南芥中 miR393 的表达明显地受冷冻、干旱、盐害和 ABA 的诱导,而 miR319c 只受冷冻的诱导^[30]。生长在正常状况下的拟南芥中没有发现有 miR395,而它在低硫酸盐胁迫下被诱导。同时其靶基因(ATP 硫酸化酶的基因)因在低硫酸盐胁迫下降低了 APS1 mRNA 的积累而表达下降^[31]。同样,在正常生长情况下的拟南芥中没有发现 miR399,而在低磷酸盐胁迫下被诱导。miR399 的靶基因是表达泛素结合酶(ubiquitin-conjugating enzyme, UBC)的基因,UBC mRNA 在低磷酸盐胁迫下积累减少^[32]。其他的 miRNA 在胁迫时的一些作用与其靶基因的功能和

表达模式相关,miR398 靶基因产物铜超氧化物歧化酶(Cu-SOD),清除在胁迫下产生的氧自由基而保护细胞^[31]。此外,白杨树中 miR408 的表达受木质部组织被挤压胁迫而诱导,这说明木本植物的 miRNA 有结构和机械上的适应作用^[9, 33]。

Borsani 等^[34]在胁迫植物中克隆 sRNA 时发现了一类新的内生 siRNAs,拟名为 nat-siRNAs,它可能在胁迫响应中有重要作用。nat-siRNAs 由聚集的重叠基因转录,经 dcl2 最初加工成单链 24nt 的片断。这类 siRNA 的形成来自 *P5CDH-P5CDH* 反义基因的配对。在正常情况下 *P5CDH* 表达,在 NaCl 胁迫下 *P5CDH* 被诱导。在高盐(NaCl)胁迫下,与 SRO5mRNA 相应的 24nt nat-siRNA 被诱导产生,针对 *P5CDH* 的 mRNA 降解,导致 21nt natsiRNA 的大量产生。*P5CDH* 的下调致使脯氨酸积累,它是植物能忍受高盐胁迫的重要方式。natsiRNAs 已在一些基因的反义转录物中发现,在胁迫下被诱导,这显示它在适应非生物胁迫响应中可能有重要作用。

研究还发现,在病毒侵染植物的过程中,ncRNA 也起一定的作用。病毒通过 miRNA 指导切割多种调控性靶基因,干扰宿主细胞的基因表达^[35],而植物 miRNA 通过切割病毒基因,来抑制病毒的侵染^[36]。如,植物 miRNA 途径的特有功能可能对红三叶草坏死花叶病毒(red clover necrotic mosaic virus)和根癌农杆菌(*Agrobacterium tumefaciens*)的感染有一定的抵抗作用^[37, 38]。同时,已经注意到内生 sRNAs 与病毒基因组几乎完全互补的现象。一些病毒阻抑物干扰 siRNA 介导的免疫反应与 miRNA 途径,可能是由于影响了 miRNA 和 siRNA 途径的共同步骤。miRNA 或内生 siRNA 途径的抑制,有可能对一些病毒是有益的,对另一些病毒则是不利的^[39, 40]。

4 植物 ncRNA 的调节途径

研究显示,大部分 miRNA 不是单独发挥作用的,而是存在于复杂的调节网络中,网络内 miRNA 的水平能够调节^[41]。事实上,一些 miRNA 的靶基因是对激素信号响应的重要组分,可以认为,植物 miRNA 参与多种植物激素信号传递过程,这些成分可能被集中于植物激素信号传导网络中。例如,miR171 作用的靶 SCL 转录因子成员,有激素信号传导的作用,使发芽和生根呈放射状^[42]。生长素响应因子(ARF)基因是植物 miR167 和 miR160 的靶

基因^[24], miR160 通过调控生长素响应因子 ARF10, ARF16, ARF17 来影响生长素信号的反应^[43]。

植物 ncRNA 调节途径以组分的动态平衡为调节的基础, miRNA 的动态平衡需要细胞保持 miRNAs 的表达。DCL1 和 AGO1 是 miRNA 途径中 2 个主要的组分, 在 miRNA 途径中能自我调节, *dcl1* 和 *ago1* 的突变可引起显著地表型变化。miR162 的靶是 DCL1, 而 miR168 的靶是 AGO1。DCL1 介导的 miR162 产物和 miR162 指导的 DCL1 反馈调节, 可用来维持 DCL1/miR162 的动态平衡。转录后稳定的 miR168 和 AGO1 mRNA 的反馈调节, 使 miR168 和 AGO1 保持在控制水平^[44]。另外, AGO1 和 MIR168 基因可能通过共调节使细胞内 miRNA 途径中的 AGO1/miR168 保持平衡^[45]。

5 展望

ncRNA 是生物体内一个重要的调控分子家族, 有人提出了“RNA 世界”的概念。植物中大多数已初步获得功能线索的 ncRNA, 表现出调控发育的多个方面和对环境胁迫适应性的调控作用, 这种调控在组织细胞中具有特异性, 且存在于复杂的调控网络中。但是, 目前对 ncRNA 的研究仍然是初步的, 由于 ncRNA 在细胞中是低丰度出现的, 检测到的 ncRNA 也是非常有限的, 其大部分功能尚未探明, 对它们在调控中的精细调控机制还不清楚。在植物中大规模克隆确认 ncRNAs 全部成员的工作已经开始, 已经显露出 ncRNA 途径具有意想不到的复杂性和异常的多样性^[41, 46]。同时, 对 ncRNA 作用靶的组成及其功能研究, 将是今后在这个快速发展领域中所面临的挑战之一。随着对 ncRNA 功能研究方法的不断改善与创新, 人们必将在理论上揭开 ncRNA 分子调控作用的奥秘, 也将有力地促进其作为调节因子在植物调控技术的应用。

参考文献:

- [1] Storz G. An expanding universe of noncoding RNAs [J]. Science, 2002, 296: 1260—1263.
- [2] Mallory A C, Vaucheret H. Functions of microRNAs and related small RNAs in plants [J]. Nature Genetics, 2006, 38: 31—36.
- [3] Liu C N, Bai B Y, Skogerbo G, et al. Noncode: an integrated knowledge database of non-coding RNAs [J]. Nucleic Acids Res, 2005, 33(13): 112—115.
- [4] Deng W, Zhu X P, Skogerbo G, et al. Organization of the *Caenorhabditis elegans* small non-coding transcriptome: Genomic features, biogenesis, and expression [J]. Genome Research, 2006, 16(1): 20—29.
- [5] 童克中. 基因及其表达 [M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2002: 157—173.
- [6] Mattick J S. The unfunctional genomics of noncoding RNA [J]. Science, 2005, 309: 1527—1528.
- [7] Lau N C, Lim L P, Weinstein E, et al. An abundant class of tiny RNAs with probable regulatory roles in *Caenorhabditis elegans* [J]. Science, 2001, 294: 858—862.
- [8] Gillet R, Felden B. Emerging views on tmRNA-mediated protein tagging and ribosome rescue [J]. Mol Microbiol, 2001, 42: 879—885.
- [9] 王波, 冯晓黎, 张富春. 植物中 microRNA 的合成及在发育和抗逆中的作用 [J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(3): 581—588.
- [10] Reinhart B J, Weinstein E G, Rhoades M W, et al. MicroRNAs in plants [J]. Genes Dev, 2002, 16: 1616—1626.
- [11] Bartel B, Bartel D P. MicroRNAs: at the root of plant development [J]. Plant Physiology, 2003, 132: 709—717.
- [12] Bartel D P. MicroRNAs: genomics, biogenesis, mechanism, and function [J]. Cell, 2004, 116: 281—297.
- [13] Rhoades M W, Reinhart B J, Lim L P, et al. Prediction of plant microRNA targets [J]. Cell, 2002, 110(4): 513—520.
- [14] Baumberg N, Baulcombe D C. Arabidopsis argonaute is an RNA slicer that selectively recruits microRNAs and short interfering RNAs [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 11928—11933.
- [15] Hawker N P, Bowman J L. Roles for class III HD-Zip and kanadi genes in *Arabidopsis* root development [J]. Plant Physiol, 2004, 135: 2261—2270.
- [16] Prigge M J, Otsuga D, Alonso J M, et al. Class III homeodomain-leucine zipper gene family members have overlapping, antagonistic and distinct roles in *Arabidopsis* development [J]. The Plant Cell, 2005, 17: 61—76.
- [17] Aukerman M J, Sakai H. Regulation of flowering time and floral organ identity by a microRNA and its AP-ETALA2-like target genes [J]. Plant Cell, 2003, 15: 2730—2741.
- [18] Papp I, Mette M F, Aufsatz W, et al. Evidence for nuclear processing of plant microRNA and short interfering RNA precursors [J]. Plant Physiol, 2003, 132: 1382—1390.
- [19] Chen X M, Liu J, Cheng Y L, et al. HEN1 functions pleiotropically in *Arabidopsis* development and acts in C function in the flower [J]. Development, 2002, 129:

- 1085—1094.
- [20] Laufs P, Peaucelle A, Morrin H, *et al.* MicroRNA regulation of the CUC genes is required for boundary size control in *Arabidopsis* meristems[J]. *Development*, 2004, 131: 4311—4322.
 - [21] Palatnik J F, Allen E, Wu X L, *et al.* Control of leaf morphogenesis by microRNAs[J]. *Nature*, 2003, 425 (6955): 257—263.
 - [22] Baker C C, Sieber P, Wellmer F, *et al.* The early extra petals1 mutant uncovers a role for microRNA miR164c in regulating petal number in *Arabidopsis* [J]. *Curr Bio*, 2005, 15(4): 303—315.
 - [23] Millar A A, Gubler F. The *Arabidopsis* GAMYB-like genes, MYB33 and MYB65, are microRNA-regulated genes that redundantly facilitate anther development[J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 705—721.
 - [24] 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: 1360—1375.
 - [25] Chuck G, Hake S. Regulation of developmental transitions[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8: 67—70.
 - [26] Dai X Y, Yu J J, Zhao Q, *et al.* Non-coding RNA for ZM401, a pollen-specific gene of *Zea mays*[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(4): 497—504.
 - [27] Lauter N, Kampani A, Carlson S, *et al.* microRNA 172 down regulates glossy 15 to promote vegetative phase change in maize[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(29): 9412—9417.
 - [28] Chen X. A microRNA as a translational repressor of *APETAL A2* in *Arabidopsis* flower development[J]. *Science*, 2004, 303: 2022—2025.
 - [29] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247—273.
 - [30] Sunkar R, Zhu J K. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 2001—2019.
 - [31] Jones-Rhoades M W, Bartel D P. Computational identification of plant miRNAs and their targets, including a stress-induced miRNA[J]. *Mol Cell*, 2004, 14: 787—799.
 - [32] Fujii H, Chiou T J, Lin S L, *et al.* A miRNA involved in phosphate starvation response in *Arabidopsis*[J]. *Curr Biol*, 2005, 15: 2038—2043.
 - [33] Lu S F, Sun Y H, Shi R, *et al.* Novel and mechanical stress-responsive microRNAs in populus trichocarpa that are absent from *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 2186—2203.
 - [34] Borsani O, Zhu J, Verslues P E, *et al.* Endogenous siRNAs derived from a pair of natural cis-antisense transcripts regulate salt tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 2005, 123: 1279—1291.
 - [35] Chellappan P, Vanitharani R, Fauquet C M. MicroRNA-binding viral protein interferes with *Arabidopsis* development[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(29): 10381—10386.
 - [36] Llave C. MicroRNAs: more than a role in plant development[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2004, 5(4): 361—366.
 - [37] Takeda A, Tsukuda M, Mizumoto H, *et al.* A plant RNA virus suppresses RNA silencing through viral RNA replication[J]. *EMBO J*, 2005, 24: 3147—3157.
 - [38] Dunoyer P, Himber C, Voinnet O. Induction, suppression and requirement of RNA silencing pathways in virulent *Agrobacterium tumefaciens* infections [J]. *Nat Genet*, 2006, 38: 258—263.
 - [39] Chapman E J, Prokhnovsky A I, Gopinath K, *et al.* Viral RNA silencing suppressors inhibit the microRNA pathway at an intermediate step[J]. *Genes Dev*, 2004, 18: 1179—1186.
 - [40] Dunoyer P, Lecellier C H, Parizotto E A, *et al.* Probing the microRNA and small interfering RNA pathways with virus-encoded suppressors of RNA silencing[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 1235—1250.
 - [41] Jones-Rhoades M W, Bartel D P, Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 19—53.
 - [42] Emery J F, Floyd S K, Alvarez J, *et al.* Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-ZIP and KANADI genes[J]. *Curr Biol*, 2003, 13: 1768—1774.
 - [43] Wang J W, Wang L J, Mao Y B, *et al.* Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(5): 2204—2216.
 - [44] Vazquez F, Gascioli V, Cr    P, *et al.* The nuclear dsRNA binding protein HYL1 is required for microRNA accumulation and plant development, but not posttranscriptional transgene silencing [J]. *Curr Biol*, 2004, 14: 346—351.
 - [45] Xie Z, Kasschau K D, Carrington J C. Negative feedback regulation of Dicer-Like1 in *Arabidopsis* by microRNA-guided mRNA[J]. *Curr Biol*, 2003, 13: 784—789.
 - [46] Lu C, Tej S S, Luo S J, *et al.* Elucidation of the small RNA component of the transcriptome[J]. *Science*, 2005, 309: 1567—1569.