

DOI: 10.1360/yc-007-0283

## 植物 microRNAs 研究进展

李培旺<sup>1</sup>, 卢向阳<sup>2</sup>, 李昌珠<sup>1</sup>, 方俊<sup>2</sup>, 田云<sup>2</sup>

1. 湖南省林业科学院经济林果所, 长沙 410004
2. 湖南农业大学生化与发酵工程实验室, 长沙 410128

**摘要:** 植物 microRNAs(miRNAs)是一类与 RNA 诱导沉默复合体相关的约由 22 个核苷酸组成的单链小 RNA 分子, 其主要功能是, 通过特异性剪切靶 mRNA 或阻遏靶 mRNA 的正常翻译在转录后水平调控基因的负表达。植物 miRNAs 的靶标主要是参与调控植物生长发育和防御应答的转录因子家族。文章主要综述 miRNAs 在植物体内的生物发生、作用机制及其调控作用研究新进展。

**关键词:** 植物 microRNAs; 转录后基因调控; 植物生长发育。

## Advances in the study of plant microRNAs

LI Pei-Wang<sup>1</sup>, LU Xiang-Yang<sup>2</sup>, LI Chang-Zhu<sup>1</sup>, FANG Jun<sup>2</sup>, TIAN Yun<sup>2</sup>

1. Hunan Forestry Academy, Changsha 410004, China;
2. Biochemistry & Fermentation Lab of Life Science, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

**Abstract:** Plant microRNAs (miRNAs) are single-stranded RNA molecules of around 22 nucleotides (nt) in length that are associated with the RNA-induced silencing complex (RISC). They act as post-transcriptional negative regulators of gene expression mainly by guiding cleavage or attenuating the translation of target transcripts. The targets of plant miRNAs often belong to transcription factors families involved in the control of developmental processes and defense responses. In the present paper, we reviewed the recent advances in our understanding of the biogenesis and mechanism of action of plant miRNAs, as well as the regulatory roles in plants.

**Keywords:** plant microRNAs; post-transcriptional gene regulation; plant growth and development

MicroRNAs(miRNAs)是最近才发现的由 19~25 个核苷酸组成的一类内源性非编码单链小 RNA。1993 年, Lee 和 Wightman 等<sup>[1,2]</sup>在研究线虫胚胎发育过程时发现了第一个 mircoRNA 基因——*lin-4*, 随后, 在拟南芥、水稻、玉米、高粱、甘蔗以及苔藓植物中先后发现了大量的 microRNAs<sup>[3-6]</sup>, 这类内源性小分子 RNA 通过碱基互补配对原则结合于靶基因 mRNA 的侧翼区域或编码区域, 从而调控靶基因的表达。近年来, miRNAs 的研究吸引了国内外许多科学工作者的兴趣, 本文主要综述植物 miRNAs 的基因组学、发生、作用机制及其在植物生长发育和胁迫

应答过程中的调节作用研究新进展。

### 1 植物 microRNAs 的基因组学

#### 1.1 植物 microRNAs 鉴定

目前, microRNAs 的鉴定主要通过 3 种方法实现: 直接克隆法、遗传学方法和生物信息学方法。直接克隆法是现阶段鉴定 microRNAs 最主要的方法, 朱健康教授通过构建小 RNA 文库利用直接克隆法先后从拟南芥中发现了 26 个与逆境胁迫应答相关的新 miRNAs<sup>[3]</sup>, 从水稻中发现了 14 个新 miRNAs<sup>[4]</sup>; 中山大学屈良鹄教授<sup>[7]</sup>采用实验 RNA 组学方法, 构建

收稿日期: 2006-06-21; 修回日期: 2006-09-24

作者简介: 李培旺(1978—), 男, 湖南宜章人, 硕士研究生, 研究方向: 植物分子生物学。Tel: 0731-5578794; E-mail: lindan523@163.com

通讯作者: 田云(1979—), 男, 湖南沅江人, 博士, 研究方向: 植物分子生物学。Tel: 0731-4635292; E-mail: tianyun79616@163.com

一个水稻小分子RNA的cDNA文库,从中鉴定出 20 个 miRNAs, 其中 miR39 与拟南芥中的 miR39 (miR171)为同源分子。Baker等<sup>[8]</sup>利用遗传学方法鉴定拟南芥中 *MIR164-c* 通过调控转录因子 CUP-SHAPED COTYLEDON1(CUC1)和CUC2 的累积控制花瓣的数目。由于某些miRNAs的表达水平很低以及具有组织特异性或表达诱导特异性,因此,这类miRNAs的基因很难用直接克隆法和遗传学方法获得,生物信息学方法则应运而生,Adai等通过建立一个miRNAs靶基因候选数据库findMiRNA,利用生物信息学方法从拟南芥中鉴定了 13 个新miRNAs,并利用相关实验进行验证<sup>[9]</sup>; Wang等<sup>[10]</sup>利用计算机方法从拟南芥中鉴定了 83 个新miRNAs; 我国金由辛研究员<sup>[11]</sup>采用同源性检索方法从拟南芥中鉴定了 20 个新miRNAs, 从水稻中鉴定了 40 个新miRNAs。

## 1.2 植物中保守 microRNAs 和非保守 microRNAs

根据最新(2006年5月)miRBase(release 8.1)可知(表 1),人们已经从拟南芥中发现了 121 个miRNAs,分为 47 个不同的家族; 水稻中发现了 177 个miRNAs,分为 46 个不同的家族; 玉米中发现了 97 个miRNAs,分为 18 个不同的家族; 高粱中发现了 72 个miRNAs,分为 16 个不同的家族; 苜蓿属植物中发现了 16 个miRNAs,分为 10 个不同的家族; 甘蔗中发现了 16 个miRNAs,分为 6 个不同的家族。在拟南芥和水稻中,一共有 30 个不同家族的 88 个miRNAs具有高度保守性,有些家族(如miR156、miR166、miR169等)均具有较多的保守miRNAs基因,而有些家族(如miR162、miR408、miR420等)则只有较少的保守miRNAs基因,现在仍不清楚有些miRNAs为什么具有多个不同的编码基因,这也可能与miRNAs功能的多样性有直接的关系。Jiang等<sup>[12]</sup>以拟南芥和水稻中已报道的miRNAs基因为研究对象,研究植物中多拷贝miRNAs家族的表达多样性,发现相同miRNAs家族成员的转录前体具有不同的表达水平,说明基因表达的多样性也发生在植物多拷贝miRNAs家族中。

另外,有些 miRNAs 则只存在某些植物当中,如 miR158、miR170、miR391 和 miR405 等还只在拟南芥发现,而 miR439、miR441、miR445 等则只在水稻中发现,因为拟南芥、水稻分别是典型的双子叶和单子叶植物,因此,这些非保守 miRNAs 的

产生可能与植物的进化密切相关,它们可能在植物逐渐进化过程中由基因复制等原因所形成。

## 2 植物 microRNAs 的发生及其作用机制

与大多数动物 miRNAs 的加工来自于蛋白质编码基因内含子相比,大部分植物 miRNAs 前体产生于其自身的转录单元。在植物基因组中,有些 miRNAs 基因成簇排列在一起,说明它们可能来源于同一个初级转录体。相比于动物 miRNAs 的转录调节,目前植物 miRNAs 在转录水平的生成调节还知之甚少,但可以肯定的是它不同于蛋白质编码产物的转录生成调节模式。

植物miRNAs发生转录以后,前体miRNAs经过两步将被DCL1(Dicer-like)蛋白加工成miRNA: miRNA\*双链体,这个过程需要HYL1(Hyponastic Leaves 1)和其他因子的帮助<sup>[13]</sup>。接着miRNA: miRNA\*双链体中的2'-羟基或3'-羟基在HEN1(Hua Enhancer 1)作用下发生甲基化<sup>[14,15]</sup>,这些过程是在细胞核中完成。接着,miRNA在HST(Hasty)和其他因子的帮助下被运送到细胞质中<sup>[16]</sup>,这时成熟的甲基化miRNA与AGO1(Argonaute 1)等一起形成RNA诱导的沉默复合体(RNA-induced silencing complex, RISC),接着miRNA\*被降解,而RISC中的miRNA能通过AGO1切割互补的靶mRNA,或者阻遏靶mRNA的翻译(图1)<sup>[17]</sup>。AGO1蛋白是RISC中的主要组成成分,所有的AGO1蛋白都包含有一个与miRNA/siRNA结合的PAZ结构域以及一个与核酸内切酶RnaseH相关的具有剪切活性的PIWI结构域。

miRNAs主要通过以下3个途径来调节基因的表达:一是通过碱基间互补配对直接结合于靶基因mRNA上,从而导致靶基因的特异性剪切。RISC中的AGO1蛋白能直接切开与miRNA互补的靶mRNA中的磷酸二酯键,形成小片段并被直接降解。如拟南芥中的miR164通过与互补的NAC1(NAM/ATAF/CUC1)转录因子结合并指导RISC剪切NAC1 mRNA,从而调控NAC1相关的生长素信号转导途径,影响拟南芥侧根的发育<sup>[18]</sup>;二是miRNA介导的翻译阻遏,即miRNA通过碱基配对结合于靶基因mRNA的3'非翻译区,抑制mRNA的正常翻译。如Chen<sup>[19]</sup>首先发现miR172能影响APETALA蛋白的积累但不影响APETALA mRNA的积累,因此,miR172通过翻译抑制调节花同源异

表 1 植物中保守和非保守 microRNA 基因家族

Table 1 MicroRNA gene families conserved and nonconserved in plants

miRNA family	<i>Arabidopsis</i>	<i>Oryza</i>	<i>Zea</i>	Sorghum	<i>Medicago</i>	Saccharum
miR156	8	12	11	5	1	1
miR157	4					
miR158	2					
miR159	3	6	4	2		5
miR160	3	6	6	5	1	
miR161	1					
miR162	2	2	1		1	
miR163	1					
miR164	3	5	4	3		
miR165	2					
miR166	7	14	13	7	1	
miR167	4	10	9	7		2
miR168	2	2	2	1		2
miR169	15	17	11	9	2	
miR170	1					
miR171	3	9	11	6	1	
miR172	6	4	5	5		
miR173	1					
miR319	3	2	4	1	1	
miR390	2	1				
miR391	1					
miR393	2	2	1	1	1	
miR394	2	1	2	2		
miR395	6	19	4	6	2	
miR396	2	5	2	3		1
miR397	2	2				
miR398	3	2				
miR399	6	11	6	9	5	
miR400	1					
miR401	1					
miR402	1					
miR403	1					
miR404	1					
miR405	4					
miR406	1					
miR407	1					
miR408	1	1	1			5
miR413	1	1				
miR414	1	1				
miR415	1	1				
miR416	1	1				
miR417	1	1				
miR418	1	1				
miR419	1	1				
miR420	1	1				
miR426	1	1				
miR435		1				
miR437		1				
miR438		1				
miR439		10				
miR440		1				
miR441		3				
miR442		1				
miR443		1				
miR444		1				
miR445		9				
miR446		1				
miR447	3					
miR528		1				
miR529		1				
miR530		1				
miR531		1				
miR535		1				
Total	121(47)	177(46)	97(18)	72(16)	16(10)	16(6)

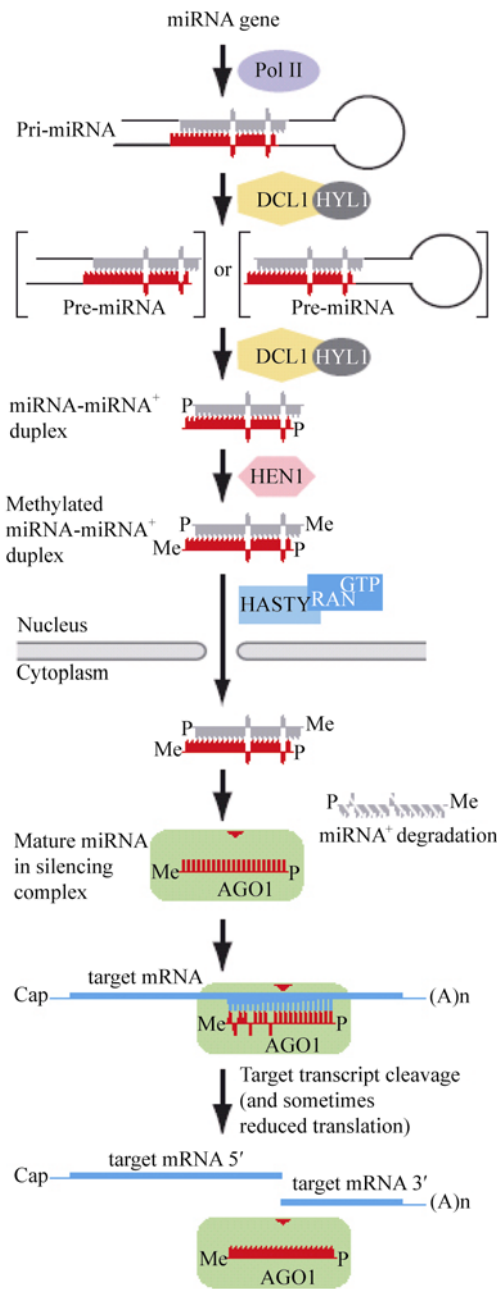


图 1 植物 miRNAs 的生物发生模式图<sup>[17]</sup>  
Fig. 1 The model for plant microRNAs biogenesis<sup>[17]</sup>

型基因 *APETALA2* 的表达参与花发育过程。后来 Schwab 等<sup>[20]</sup>发现 miR172 在调节 *APETALA2* 表达时仍然是 RISC 介导的剪切作用占大部分作用。要准确评估植物中 miRNA 介导的翻译抑制作用程度不仅需要检测 miRNA 水平变化所引起的更多靶 mRNA 的表达情况,更需要检测靶蛋白的动态变化情况;三是 miRNA 介导的翻译沉默。Bao 等<sup>[21]</sup>通过研究发现:在分化细胞中, microRNA 通过与初期新加工的

PHABULOSA (PHB) mRNA 发生相互作用引起 DNA 发生甲基化从而改变染色体的结构状况,但是, miRNA 与靶 mRNA 互补性的减少和靶基因甲基化的减少之间是否存在某些相关性还不清楚。

### 3 植物 microRNAs 的调节作用

#### 3.1 植物 microRNAs 调控的主要靶标

利用 miRNAs 与靶基因 mRNA 互补特性通过生物信息学方法预测植物中 miRNAs 调控的主要靶标,并通过 5'-RACE 和农杆菌瞬时表达等实验方法进行验证,目前已经确认的 miRNAs 所调控的靶标大部分为各种转录因子,另外其他的调控靶标还有 F-box 蛋白、泛素结合酶等(表 2),说明 miRNAs 既处于基因表达调控网络的中心还能调节某些蛋白质的稳定性。另外研究表明参与 miRNAs 生物发生的 DCL1 和 AGO1 也是 miRNAs 作用的靶标,说明 miRNAs 在调节自身生物合成和功能中也起着重要作用。另外 ATP-硫酸腺苷转移酶、超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD)和漆酶等也是 miRNAs 所调控的靶标,但 miRNAs 调节这些生物酶的意义还知之甚少,有待进一步研究<sup>[22]</sup>。

表 2 植物 miRNAs 调控的主要靶标  
Table 2 The main targets of plant miRNAs

miRNA family	Target family	Confirmed targets
miR156	SBP	<i>SPL2, SPL3, SPL4, SPL10</i>
miR159/319	MYB	<i>MYB33, MYB65</i>
miR159/319	TCP	<i>TCP2, TCP3, TCP4, TCP10, TCP24</i>
miR167/160	ARF	<i>ARF6, ARF8, ARF10, ARF16, ARF17</i>
miR164	NAC	<i>CUC1, CUC2, NAC1</i>
miR166	AtHD-ZIP	<i>PHB, PHV, REV, ATHB-8, ATHB-15</i>
miR169	HAP2	<i>At1g17590, At1g72830, At1g54160</i>
miR171	SCL	<i>SCL6-III, SCL6-IV</i>
miR172	AP2	<i>AP2, TOE1, TOE2, TOE3</i>
miR393	bZIP	<i>At1g27340</i>
miR396	GRF	<i>GRL1, GRL2, GRL3, GRL7, GRL8, GRL9</i>
miR444	MADS	<i>Os02g49840</i>
miR161	PPR	<i>At1g06580</i>
miR163	SAMT	<i>At1g66690, At1g66700, At1g66720</i>
miR168/403	AGO	<i>AGO1, AGO2</i>
miR393/394	F-box	<i>TIR1, ABF1, ABF2, ABF3, At1g27340</i>
miR395	APS	<i>APS1, APS4</i>
miR397/408	Laccase	<i>At2g38080, At5g60020, At2g30210</i>
miR399	E2-UBC	<i>At2g33770</i>
miR173/390	ta-siRNA	<i>TAS1a, TAS1b, TAS1c, TAS2, TAS3</i>

SBP: Squamosa-promoter binding protein; ARF: Auxin Response Factor; SCL: Scarecrow-LIKE; GRF: Growth Regulating Factor; SAMT: SAM-dependant methyl transferase; APS: ATP-sulfurylase; E2-UBC: E2 ubiquitin-conjugating protein; ta-siRNA, trans-acting short interfering RNA.

### 3.2 植物 microRNA 对生长发育的调节作用

ATHB15 是bZIP类转录因子成员,它在维管组织中能特异表达, Kim等<sup>[23]</sup>发现 miR166 能与 ATHB15 mRNA结合,并直接切割ATHB15 mRNA形成小片段发生降解,调节维管植物中维管组织的发育;而Williams等<sup>[24]</sup>发现 miR166 也通过影响 AtHD-ZIP 家族类转录因子的转录来调节 WUSCHEL(WUS)的活性,从而控制拟南芥顶端分生组织和侧器的形成。中科院上海生命科学研究院陈晓亚研究组<sup>[25]</sup>经过研究发现miR160 通过作用于生长素应答元件ARF10和ARF16控制拟南芥根冠的形成;Mallory<sup>[26]</sup>则发现miR160通过转录后调节生长素应答转录因子ARF17 mRNA的表达,影响生长素结合蛋白编码基因CH3 类基因如YDK1/GH3.2、GH3.3、GH3.5和DFL1/GH3.6 mRNA的积累,这些基因表达的变化与植物发育性缺陷密切相关,如胚胎发育、叶对称畸形、叶形状缺陷、早花、叶序变化、花瓣数目减少、雄蕊异常、花粉不育以及根生长缺陷等。Baker<sup>[27]</sup>通过研究发现miR164c通过调节转录因子CUP-SHAPED COTYLEDON1 (CUC1)和CUC2 转录物的积累,从而调控拟南芥花瓣的数目,同时发现miRNA同一家族的不同成员在发育过程中对相同的靶基因进行调节却行使不同的生物学功能,说明 miRNA 的表达与调控具有多种模式。APETALA2 类基因*glossy15* (*gl15*)在维持植物幼年期起着十分重要的作用,并能延缓植物的生殖发育, Lauter等<sup>[28]</sup>发现miR172 通过降解*gl15* mRNA促进植物向成熟期转变,因此, APETALA2 类基因和miR172 活性的相对平衡是调节高等植物营养生长阶段的主要机制。Liu等<sup>[29]</sup>通过研究发现水稻中的OsDCL1 在miRNA的生物发生过程中起着十分重要的作用,功能缺失的*OsDCL1IR*转化植物与野生型比较,叶片中许多 miRNAs 没有积累,包括 OsmiR156、OsmiR159、OsmiR166、OsmiR167、OsmiR168、OsmiR168、OsmiR396和OsmiR528等,同时,植物的发育停滞在苗期,出现多种不良发育症状,如植物矮小、叶片卷曲、根扭曲等,这些可能都是由于miRNAs表达的减少所引起。

### 3.3 植物 microRNA 对逆境胁迫应答的调节作用

Navarro等<sup>[30]</sup>发现鞭毛素衍生肽能诱导拟南芥 miRNA负调控F-box生长素受体TIR1、AFB2和AFB3 mRNA的表达,从而阻遏生长素信号转导途径,提高植物对*Pseudomonas syringae*等细菌性病害的易

感性。Chiou等<sup>[31,32]</sup>通过研究表明: miR399 通过调控靶基因泛素结合E2 酶的表达,影响体内与Pi吸收和转运相关的蛋白质的稳定性,从而调节植物体内Pi的平衡,使植物免受低Pi和高Pi的胁迫。

## 4 展望

虽然植物 miRNAs 的研究取得了不少研究进展,但还存在许多不足,今后有关植物 miRNAs 的研究将主要集中在以下几个方面:(1) 新 miRNAs 及其调控靶标的分离与鉴定:虽然目前已经从水稻、拟南芥等植物中鉴定了大量 miRNAs 和调控靶标,但植物中仍然有大量的 miRNAs 还没有被发现,尤其是一些具有特异性表达和低丰度表达的 miRNAs,同时具有表达特异性的 miRNAs 所调控的靶标有待进一步挖掘与研究;(2) 植物 miRNAs 的生物发生过程及其调控作用机制:虽然植物 miRNAs 的发生及其作用机制已经取得了很大进展,但与动物 miRNAs 的发生及其作用机制研究相比,还有很多地方存在不足,如植物 miRNAs 前体形成的调节过程,植物 miRNAs 如何从细胞核转运到细胞质,植物 miRNAs 的积累与其所调控靶标的翻译阻遏及其翻译后修饰之间所存在的相关性,植物 miRNAs 是如何通过翻译阻遏及其翻译后修饰来调控靶蛋白的生物活性等;(3) 植物 miRNAs 上游调控元件的研究:以前的工作主要集中在植物 miRNAs 下游靶标的研究,而植物 miRNAs 自身表达的调控研究还几乎是一片空白,因此,关于植物 miRNAs 上游调控元件的鉴定及其调控机制将是今后研究工作的一个重要方向;(4) 植物 miRNAs 的调节功能研究:现有研究表明植物 miRNAs 主要参与植物的生长发育调节,同时有很少一部分 miRNAs 参与逆境胁迫应答的调控,因此,植物 miRNAs 的调控网络有待进一步完善,如植物 miRNAs 是如何协调各种植物激素信号转导和逆境胁迫信号转导在植物体内的平衡。同时,植物某些重要次生代谢产物的代谢调控过程是否也有植物 miRNAs 参与也需进一步研究验证。

### 参考文献(References):

- [1] Lee RC, Feinbaum RL, Ambros V. The *C. elegans* heterochronic gene *lin-4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin-14*. *Cell*, 1993, 75(5): 843 – 854. [\[DOI\]](#)
- [2] Wightman B, Ha I, Ruvkun G. Posttranscriptional regulation of the heterochronic gene *lin-14* by *lin-4* mediates

- temporal pattern formation in *C. elegans*. *Cell*, 1993, 75(5): 855–862.
- [3] Sunkar R, Zhu JK. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2004, 16(8): 2001–2019. [\[DOI\]](#)
- [4] Sunkar R, Girke T, Jain PK, Zhu JK. Cloning and characterization of microRNAs from rice. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1397–1411. [\[DOI\]](#)
- [5] Arazi T, Talmor-Neiman M, Stav R, Riese M, Huijser P, Baulcombe DC. Cloning and characterization of micro-RNAs from moss. *Plant J*, 2005, 43(6): 837–848. [\[DOI\]](#)
- [6] Meyers BC, Souret FF, Lu C, Green PJ. Sweating the small stuff: microRNA discovery in plants. *Curr Opin Biotechnol*, 2006, 17(2): 139–146.
- [7] Wang JF, Zhou H, Chen YQ, Luo QJ, Qu LH. Identification of 20 microRNAs from *Oryza sativa*. *Nucleic Acids Res*, 2004, 32(5): 1688–1695. [\[DOI\]](#)
- [8] Baker CC, Sieber P, Wellmer F, Meyerowitz EM. The early extra petals1 mutant uncovers a role for microRNA miR164c in regulating petal number in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2005, 15(4): 303–315. [\[DOI\]](#)
- [9] Adai A, Johnson C, Mlotshwa S, Archer-Evans S, Manocha V, Vance V, Sundaresan V. Computational prediction of miRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *Genome Res*, 2005, 15(1): 78–91. [\[DOI\]](#)
- [10] Wang XJ, Reyes JL, Chua NH, Gaasterland T. Prediction and identification of *Arabidopsis thaliana* microRNAs and their mRNA targets. *Genome Biol*, 2004, 5(9): R65. [\[DOI\]](#)
- [11] Li Y, Li W, Jin YX. Computational identification of novel family members of microRNA genes in *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*. *Acta Biochim Biophys Sin (Shanghai)*, 2005, 37(2): 75–87. [\[DOI\]](#)
- [12] Jiang D, Yin C, Yu A, Zhou X, Liang W, Yuan Z, Xu Y, Yu Q, Wen T, Zhang D. Duplication and expression analysis of multicopy miRNA gene family members in *Arabidopsis* and rice. *Cell Res*, 2006, 16(5): 507–518. [\[DOI\]](#)
- [13] Kurihara Y, Takashi Y, Watanabe Y. The interaction between DCL1 and HYL1 is important for efficient and precise processing of pri-miRNA in plant microRNA biogenesis. *RNA*, 2006, 12(2): 206–212. [\[DOI\]](#)
- [14] Tkaczuk KL, Obarska A, Bujnicki JM. Molecular phylogenetics and comparative modeling of HEN1, a methyltransferase involved in plant microRNA biogenesis. *BMC Evol Biol*, 2006, 6: 6.
- [15] Yu B, Yang Z, Li J, Minakhina S, Yang M, Padgett RW, Steward R, Chen X. Methylation as a crucial step in plant microRNA biogenesis. *Science*, 2005, 307(5711): 932–935. [\[DOI\]](#)
- [16] Park MY, Wu G, Gonzalez-Sulser A, Vaucheret H, Poethig RS. Nuclear processing and export of microRNAs in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(10): 3691–3696. [\[DOI\]](#)
- [17] Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 19–53. [\[DOI\]](#)
- [18] Guo HS, Xie Q, Fei JF, Chua NH. MicroRNA directs mRNA cleavage of the transcription factor NAC1 to downregulate auxin signals for *Arabidopsis* lateral root development. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1376–1386. [\[DOI\]](#)
- [19] Chen X. A microRNA as a translational repressor of APETALA2 in *Arabidopsis* flower development. *Science*, 2004, 303(5666): 2022–2025. [\[DOI\]](#)
- [20] Schwab R, Palatnik JF, Rieger M, Schommer C, Schmid M, Weigel D. Specific effects of microRNAs on the plant transcriptome. *Dev Cell*, 2005, 8(4): 517–527. [\[DOI\]](#)
- [21] Bao N, Lye KW, Barton MK. MicroRNA binding sites in *Arabidopsis* class III HD-ZIP mRNAs are required for methylation of the template chromosome. *Dev Cell*, 2004, 7(5): 653–662. [\[DOI\]](#)
- [22] Jones-Rhoades MW, Bartel DP. Computational identification of plant microRNAs and their targets, including a stress-induced miRNA. *Mol Cell*, 2004, 14(6): 787–799. [\[DOI\]](#)
- [23] Kim J, Jung JH, Reyes JL, Kim YS, Kim SY, Chung KS, Kim JA, Lee M, Lee Y, Narry Kim V, Chua NH, Park CM. microRNA-directed cleavage of ATHB15 mRNA regulates vascular development in *Arabidopsis* inflorescence stems. *Plant J*, 2005, 42(1): 84–94. [\[DOI\]](#)
- [24] Williams L, Grigg SP, Xie M, 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. [\[DOI\]](#)
- [25] Wang JW, Wang LJ, Mao YB, Cai WJ, Xue HW, Chen XY. Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17(8): 2204–2216. [\[DOI\]](#)
- [26] 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. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1360–1375. [\[DOI\]](#)
- [27] Baker CC, Sieber P, Wellmer F, Meyerowitz EM. The early extra petals1 mutant uncovers a role for microRNA miR164c in regulating petal number in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2005, 15(4): 303–315. [\[DOI\]](#)
- [28] Lauter N, Kampani A, Carlson S, Goebel M, Moose SP. MicroRNA172 down-regulates glossy15 to promote vegetative phase change in maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(26): 9412–9417. [\[DOI\]](#)
- [29] Liu B, Li P, Li X, Liu C, Cao S, Chu C, Cao X. Loss of function of *OsDCL1* affects microRNA accumulation and causes developmental defects in rice. *Plant Physiol*, 2005, 139(1): 296–305. [\[DOI\]](#)
- [30] Navarro L, Dunoyer P, Jay F, Arnold B, Dharmasiri N, Estelle M, Voinnet O, Jones JD. A plant miRNA contributes to antibacterial resistance by repressing auxin signaling. *Science*, 2006, 312(5772): 436–439. [\[DOI\]](#)
- [31] Chiou TJ, Aung K, Lin SI, Wu CC, Chiang SF, Su CL. Regulation of phosphate homeostasis by MicroRNA in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18(2): 412–421. [\[DOI\]](#)
- [32] Fujii H, Chiou TJ, Lin SI, Aung K, Zhu JK. A miRNA involved in phosphate-starvation response in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2005, 15(22): 2038–2043. [\[DOI\]](#)