

Classification and Comparison of Small RNAs from Plants

植物小RNA的分类与比较

生信1402: 覃雪 刘雨琦



What is Small RNA?

- Small RNA (micro RNAs、siRNAs和 pi RNAs等) 是生命活动重要的调控因子，在基因表达调控、生物个体发育、代谢及疾病的发生等生理过程中起着重要的作用。
- Small RNA是一大类调控分子，几乎存在于所有的生物体中。
- Small RNA通过多种多样的作用途径，包括mRNA降解、翻译抑制、异染色质形成以及DNA去除，来调控生物体的生长发育和疾病发生。

INTRODUCTION

- 在这篇综述中，作者描述了一种层次分类方案，可以用于注释植物DCL / AGO小RNA的多样性，主要是基于它们不同的生物发生模式。然后，作者将植物物种之间和不同类别之间的这些各种类型的小RNA的进化，机制和功能进行比较。

A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR
PLANT SMALL RNAs

1

A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR PLANT SMALL RNAs

- ◇植物中的小RNA源自RNA前体螺旋区的加工。
- ◇在考虑小RNA前体的细节时，它们可以大致分为两类。
- ◇衍生自双链RNA（dsRNA）前体的小RNA被称为小干扰RNA（siRNA）。衍生自单链发夹的小RNA作为发夹RNA（hpRNA）

A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR PLANT SMALL RNAs

- ◆重要的是要注意，其他模式的小RNA生物发生是可能的：动物中的Piwi相关RNA（piRNA）来源于单链，像非螺旋前体的碎裂（57）和秀丽隐杆线虫22G RNA是内源性RDR转录的直接产物（88）。
- ◆然而一直到现在，在植物中，这些小RNA合成的替代方式都没有被发现。

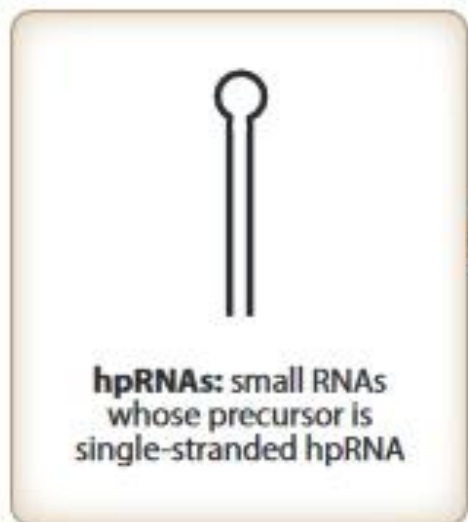
A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR PLANT SMALL RNAs

◇所以，我们提出siRNA和hpRNA之间的区别是对小RNA进行分类时的主要区别。

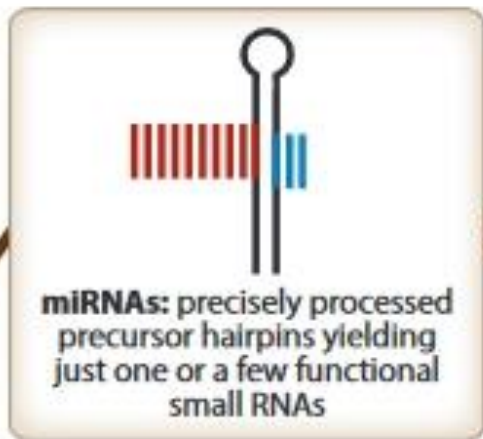
A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR PLANT SMALL RNAs

- ◆ 基于生物发生和/或功能的不同模式，hpRNA和siRNA可分别被分为两个二级分类和三个二级分类：hpRNA可以分为微小RNA（miRNA）和其他hpRNA（Other hpRNA），目前已知的siRNA可以分为异染色体siRNA，二级siRNA和天然反义转录物siRNA（NAT-siRNA）。
- ◆ 一些二级分类可以进一步细分为三级：miRNA可以是 lineage specific 或者 long，次级siRNA可以分阶段或反式作用，NAT-siRNA可以是顺式或反式。

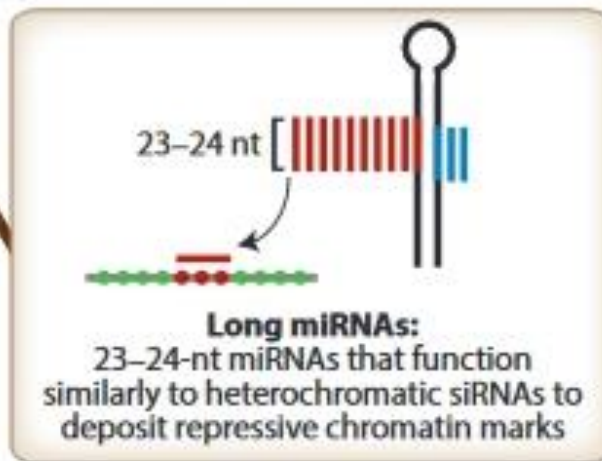
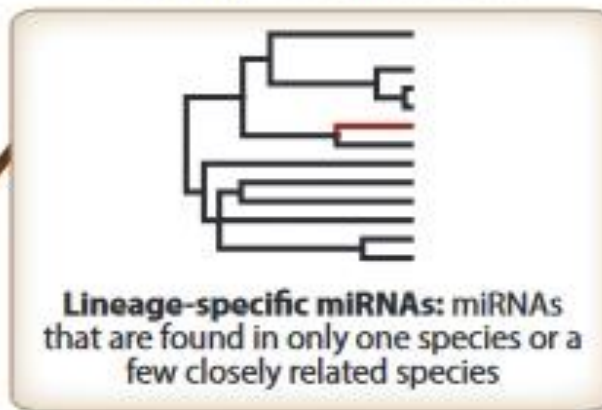
Primary classifications



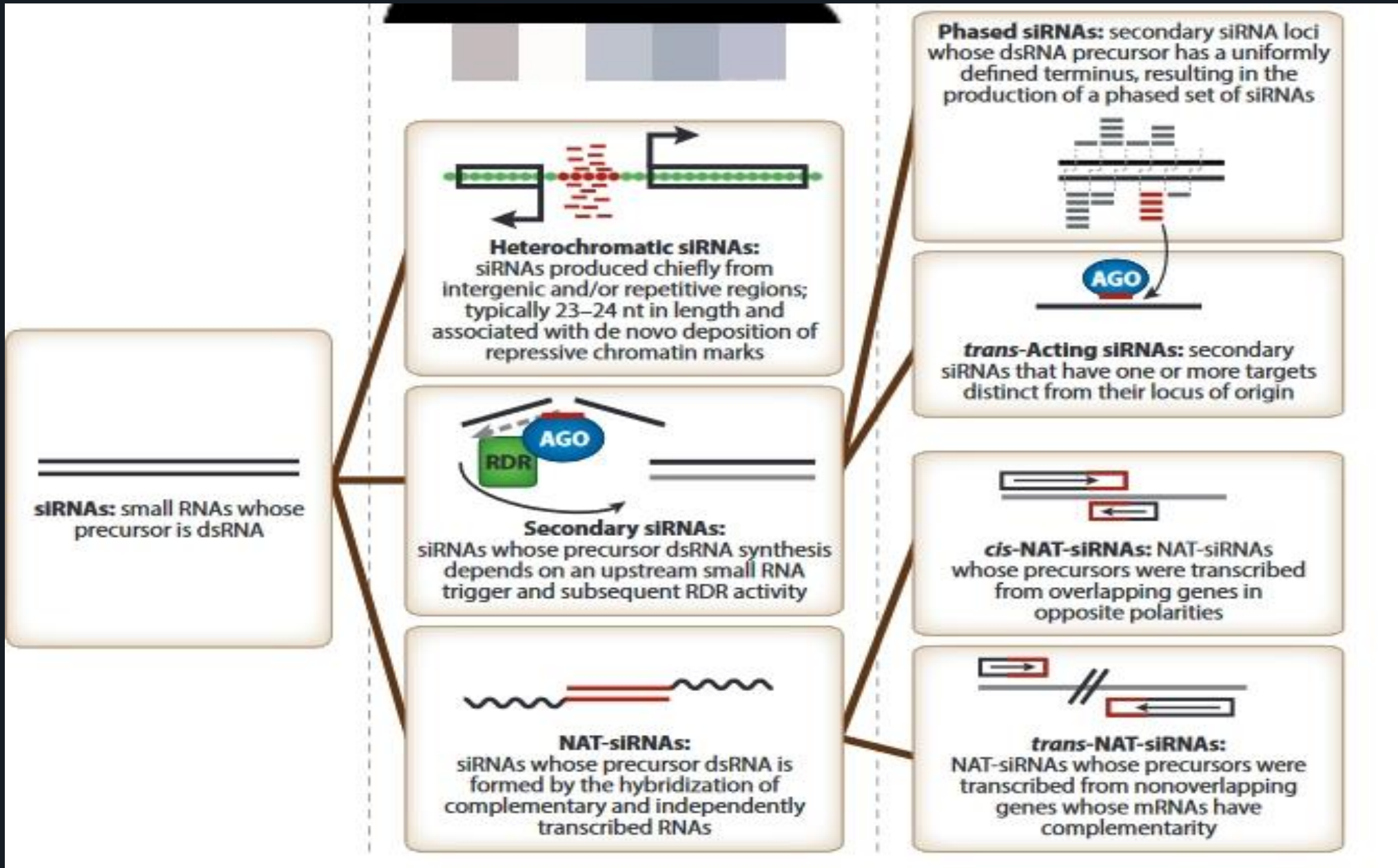
Secondary classifications



Tertiary classifications



hpRNA分级分类系统



siRNA分级分类系统

A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR PLANT SMALL RNAs

- ◆ 要注意的是，儿童类别不一定构成父类别的整体;例如，不是所有的miRNA都是specific miRNA或者 long miRNA
- ◆ 任何小RNA分类系统的定义是一个智力结构，不可能是对自然的完美反映。分类的效用应该根据分组反映一个基本的生物现实的程度以及它们促进对主题的讨论的程度来判断。

A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR PLANT SMALL RNAs

- ◆ 主要分类 - hpRNA和siRNA之间的区别 - 看起来相当直接，因为仅仅通过给定的小RNA来自植物中的一种或另一种前体来判断。
- ◆ 一些，但不是所有的次级分类也显得相当健壮：miRNA，异染色质siRNA和二级siRNA都具有一致和唯一的RDR，DCL和AGO家族成员，他们作用的生物发生所需的不同机制也已经通过实验广泛证明。
- ◆ 此外，这三个组的定义特征和生物发生要求是保守的，并且在多种植物物种中彼此保持不同

A HIERARCHICAL CLASSIFICATION SYSTEM FOR PLANT SMALL RNAs

- ◇ 相比之下，非miRNA hpRNA和NAT-siRNA可能不是生物学上的粘性分组：对于生物发生和可变的小RNA大小分布，两者都具有可变的RDR和DCL要求，这些分类在成员之间是不一致的。
- ◇ 此外，非miRNA hpRNA和NAT-siRNA的保守性没有像其他三种二级分类一样被广泛地记录。
- ◇ 最后，新兴数据表明异染色质siRNA和次级siRNA之间的功能重叠。因此，这里提出的分类方案应被视为正在进行中的工作，并且随着未来几年更多的知识积累而变化。

hpRNAs

hpRNAs

2

miRNAs

01

miRNAs

02

Conservation Patterns of
miRNAs and Their Targets

03

Lineage-Specific miRNAs

04

Long miRNAs

05

Complementarity Thresholds for
miRNA-Mediated Target Repression

07

Connections Between miRNA/Target
Complementarity and Mechanism of Repression

06

Mechanisms of miRNA-Mediated
Target Repression

miRNAs

01

miRNAs

miRNAs

- ◆ MicroRNA (miRNA) 是一类内生的、长度约为20-24个核苷酸的小RNA，其在细胞内具有多种重要的调节作用。每个miRNA可以有多个靶基因，而几个miRNA也可以调节同一个基因。这种复杂的调节网络既可以通过一个miRNA来调控多个基因的表达，也可以通过几个miRNA的组合来精细调控某个基因的表达。
- ◆ miRNA是一个很好的hprnas研究的子集，通过高精度的一个或几个功能性产品的切除就可以形成成熟的miRNA。miRNAs通常有一套明确的mRNA靶标，且个体miRNA家族可以在长进化距离上保留

miRNAs

02

miRNAs的保守模式及其靶点

Conservation Patterns of miRNAs and Their Targets

Conservation Patterns of miRNAs and Their Targets

◆几个miRNA家族在多个植物物种之间是保守的，有些是在苔藓植物和开花植物之间的巨大进化距离中保守。保守的miRNAs在多个物种中具有同源的靶基因，这表明miRNA /靶点关系在植物进化的长时期内往往是稳定的。

Conservation Patterns of miRNAs and Their Targets

- ◆然而，最近的工作表明，保守的植物miRNA和它们的靶点之间的关系有可塑性。
- ◆研究表明，保守的miRNAs有时可以“拿起”的功能与额外的目标相互作用，同时保持其规范的目标基因家族的调节。

Conservation Patterns of miRNAs and Their Targets

◆ 由一个保守的miRNA赋予靶基因的阻遏强度也可以是可变的。这种变化是一个共同的调制器的miRNA功能。

Conservation Patterns of miRNAs and Their Targets

◆ miRNA靶化的程度也有助于miRNA介导的抑制强度的差异。在双子叶植物和单子叶植物的比较，在成熟的miRNA有序列多态性表达存在，这些miRNA调控的靶基因变种有不同的优势。因此，即使是保守的miRNA/靶的相互作用也不是静态的，在成熟的miRNA序列中，他们的监管力量超过其保守的靶点的力量，可以在上升或下降的基础上，前体处理会有效率的变化。

miRNAs

03

谱系特异性miRNA

Lineage-Specific miRNAs

Lineage-Specific miRNAs

- ◆并非所有的植物miRNA都是保守的。事实上，在任何给定的植物物种中存在的大多数miRNAs似乎是唯一的物种，还有更多的只存在于一些密切相关的物种，这意味着miRNA基因中存在大量的出生和死亡。谱系特异性miRNAs作为一类，在许多方面与保守的miRNAs不同。
- ◆谱系特异性miRNAs倾向于缺乏靶点或基于当前未知的标准来识别靶位点他们也倾向于将他们的发夹前体有更多的异构处理，具有低丰度，并被编码由单个的基因而不是由多个旁系同源。

Lineage-Specific miRNAs

◆ 这些定性的差异表明，许多谱系特异性miRNAs可能是短暂存在的，非功能的实体，并证明分类为miRNAs的一个独特的子集

miRNAs

04

长miRNA

Long miRNAs

Long miRNAs

- ◆ 大多数植物miRNA都有21个核苷酸长，有些也有20或22个核苷酸。然而，在拟南芥和水稻中一些miRNA是24个核苷酸长。因此称为长miRNAs
- ◆ 有趣的是，迄今已知的拟南芥和水稻中所描述的长miRNAs都是谱系特异性miRNAs。这表明，新发展的“原始的miRNAs”可能经历的一个阶段，他们生产的24种过渡和NT也可能暗示着长长的miRNA是不利于长期的选择，因为他们似乎没有从原miRNA阶段典型的过渡，没有保守的miRNA。

miRNAs

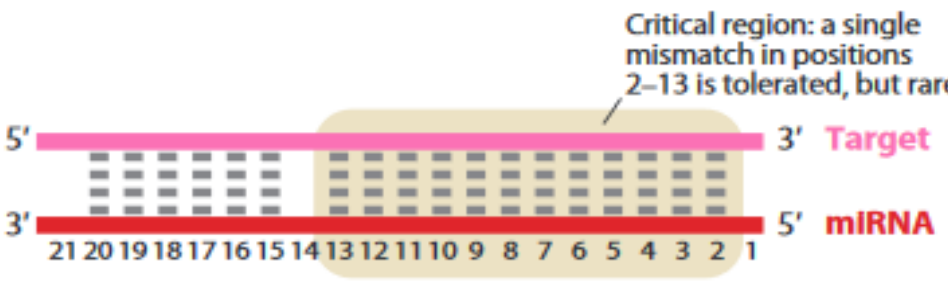
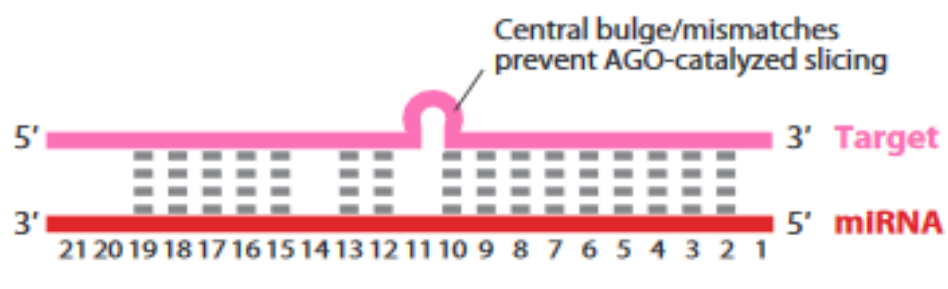
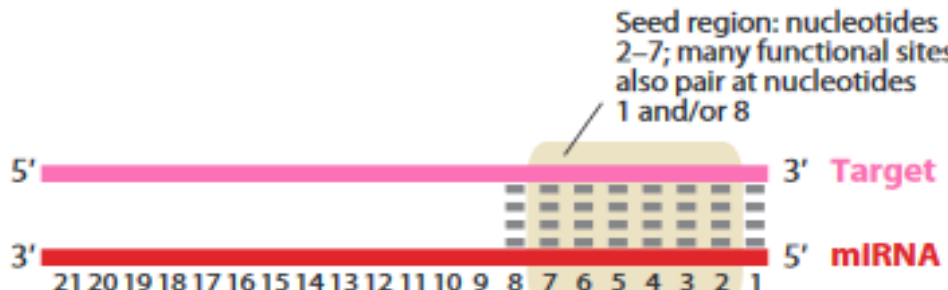
05

miRNA介导的靶抑制的互补门槛

Complementarity Thresholds for
miRNA-Mediated Target Repression

Complementarity Thresholds for miRNA-Mediated Target Repression

- ◆ 迄今为止所描述的所有实验证实的植物miRNA靶标对同源miRNAs有广泛的互补性。
- ◆ 如今有3种miRNA/target配对
 - ◆ Canonical plant pairing 规范植物配对
 - ◆ miRNA target-mimic pairing miRNA靶 - 模拟配对
 - ◆ Seed pairing 种子配对

miRNA/target pairing pattern	Prevalence	Mechanisms of target repression
 <p data-bbox="535 435 917 478">Canonical plant pairing</p>	<p data-bbox="1261 278 1541 349">Common in plants; very rare in animals</p>	<p data-bbox="1617 249 2063 378">Slicing-dependent (and perhaps slicing-independent) reduction in mRNA accumulation, and/or translational repression</p>
 <p data-bbox="496 792 955 835">miRNA target-mimic pairing</p>	<p data-bbox="1235 621 1567 721">A few examples in plants; in animals, seed pairing is used instead</p>	<p data-bbox="1668 621 2000 721">Competition for and sequestration of active AGO-miRNA complexes</p>
 <p data-bbox="509 1178 942 1249">Seed pairing (canonical animal pairing)</p>	<p data-bbox="1261 1006 1541 1106">No evidence in plants to date; common in animals</p>	<p data-bbox="1656 992 2025 1120">Translational repression followed by slicing- independent reduction in mRNA accumulation</p>

Complementarity Thresholds for miRNA-Mediated Target Repression

- ◆ Canonical plant pairing 规范植物配对
- ◆ 容忍2-13位置的单一不匹配，但很少见
- ◆ 常见于植物，动物很少见
- ◆ 靶向抑制机制：切片依赖（或可能切片独立）mRNA积累减少和/或翻译抑制

Complementarity Thresholds for miRNA-Mediated Target Repression

- ◆ miRNA target-mimic pairing miRNA靶 - 模拟配对
- ◆ 中央隆起/错配防止AGO催化切片
- ◆ 是在植物中的几个例子,在动物中使用种子配对替代。
- ◆ 靶向抑制机制: 活性AGO-miRNA复合物的竞争和螯合

Complementarity Thresholds for miRNA-Mediated Target Repression

◆ Seed pairing 种子配对

◆ 种子配对区：核苷酸2-7; 许多功能位点也在核苷酸1和/或8配对

◆ 迄今没有植物的证据 常见于动物

◆ 靶向抑制机制：翻译抑制，随后是片段依赖的mRNA积累减少

miRNAs

06

miRNA介导的靶向抑制

Mechanisms of miRNA-Mediated Target Repression

Mechanisms of miRNA-Mediated Target Repression

- ◆ miRNA定向调控主要通过AGO催化的“切片”在mRNA稳定性水平上完成。
- ◆ 因此，通过AGO协会编排的增加的转换，独立切片也可能有助于调节植物miRNA靶标。
- ◆ 此外，植物miRNA对靶标的稳态蛋白质水平具有比对稳态靶mRNA水平的作用更强的作用，表明翻译抑制有助于miRNA-定向靶标抑制。
- ◆ 翻译抑制是植物中miRNA介导的阻遏的通常贡献者
- ◆ 总而言之，可用的数据表明大多数植物miRNA通过RNA不稳定化（根据切片是否依赖）和翻译抑制的某种组合来抑制它们的靶标，并且切片通常起关键作用。

Mechanisms of miRNA-Mediated Target Repression

- ◆ 除mRNA去稳定化和翻译抑制之外的机制也是存在的。
- ◆ 一些miRNA定向染色质修饰和目标基因座的转录抑制的实例已经被记录，但是这是否是miRNA的抑制机制一般现象还尚未解决。
- ◆ 一些miRNA直接抑制其靶标的另一种机制是触发次级siRNA产生
- ◆ 至少有一种植物miRNA靶标家族充当与更典型的靶标miRNA竞争的“模拟物”，并且这样调节miRNA。

miRNAs

07

miRNA /靶互补与抑制机制之间的联系

Connections Between miRNA/Target
Complementarity and Mechanism of Repression

Connections Between miRNA/Target Complementarity and Mechanism of Repression

- ◆ miRNA和靶之间的碱基配对模式是否决定随后抑制的机制?
- ◆ 在某些情况下，它是的。
- ◆ miRNA靶模拟物需要中心错配/突起功能;没有这些中心错配，转录物被AGO切片并且不能作为miRNA活性的有效竞争剂。AGO催化切片也需要广泛的miRNA/靶互补性。类似地，触发次级siRNA产生有时需要特定模式的miRNA/靶互补性。最后，miRNA介导的体内抑制的强度受互补程度的影响

Connections Between miRNA/Target Complementarity and Mechanism of Repression

- ◇但翻译抑制和mRNA不稳定之间的平衡怎么样？
- ◇较老的模型表明，动物miRNAs，大多数其目标通过种子配对，主要指导其目标的翻译抑制。相比之下，植物miRNA的活性，其识别具有更广泛的互补性的靶，先前被认为主要针对mRNA不稳定性。
- ◇而如今在植物中，翻译抑制和mRNA稳定化现在已知对于许多靶共同发生。

other hpRNAs

01

other hpRNAs

other hpRNAs

◆一些植物小RNA基因座从明显的单链发夹前体产生小RNA，但不满足作为miRNA的注释标准。其中一些在发夹结构和基因座大小方面类似于miRNA，还有的比典型的miRNA大得多的内源发夹也可以产生小RNA。这些都是OTHER hpRNAs

siRNAs

siRNAs

3

HETEROCHROMATIC siRNAs

01

HETEROCHROMATIC siRNAs

02

Conservation of Heterochromatic siRNAs

03

Tissue- and Parent-Specific Expression of Heterochromatic siRNAs

04

Unresolved Mechanisms of Heterochromatic siRNA Biogenesis and Function

HETEROCHROMATIC siRNAs

01

异染色体siRNA

HETEROCHROMATIC siRNAs

HETEROCHROMATIC siRNAs

- ◆ 异染色质siRNA源自于致密和/或重复的基因组区域，并且与靶DNA位点处的抑制染色质修饰（5-甲基胞嘧啶，特别是在不对称CHH位点和H3K9组蛋白甲基化）的从头沉积相关
- ◆ 大多数异染色质siRNAs是23-24 nt长，这很容易区别于其他类的内源植物小RNAs，大多是20-22 nt
- ◆ 异染色质siRNA对RDR，DCL和AGO基因家族的特定成员具有非常一致的要求：大多数特异性依赖于RDR2和DCL3的生物发生和AGO的AGO4进化枝的成员（AGO4，6和-9在拟南芥中）的功能。
- ◆ 大多数异染色质siRNA也取决于替代性的DNA依赖性RNA聚合酶，Pol IV，它们的生物发生。

HETEROCHROMATIC siRNAs

02

Heterochromatic siRNAs的保守

Conservation of Heterochromatic
siRNAs

Conservation of Heterochromatic siRNAs

- ◆ 像miRNA一样，作为不同类别的内源植物小RNA的异染色质siRNA在多个物种中是保守的
- ◆ 然而，异染色质siRNA的保守性与miRNA的保守性完全不同：在miRNA的情况下，单个miRNA本身可以在多个物种中保守。相比之下，即使在密切相关的物种之间，即使通路本身是保守的，个别异染色质siRNA基因座似乎也不是保守的。许多异染色质siRNA基因座与转座子或转座子化石重叠，并且可能快速出生和死亡个别异染色质siRNA基因座响应在植物进化过程中发生的转座子位置和拷贝数的快速变化。

HETEROCHROMATIC siRNAs

03

异染色质siRNA的组织 and 亲代特异性表达

Tissue- and Parent-Specific
Expression of Heterochromatic
siRNAs

Tissue- and Parent-Specific Expression of Heterochromatic siRNAs

- ◇ 与有性生殖相关的某些组织和细胞类型具有明显的异染色质siRNA表达模式。
- ◇ 两个最近的研究已经证明广泛的活性DNA去甲基特异性地在营养核中与异染色质siRNA生产相关联
- ◇ 如今已经有很多假说提出，不过仍在研究阶段，感兴趣的同学可以通过参考论文了解

HETEROCHROMATIC siRNAs

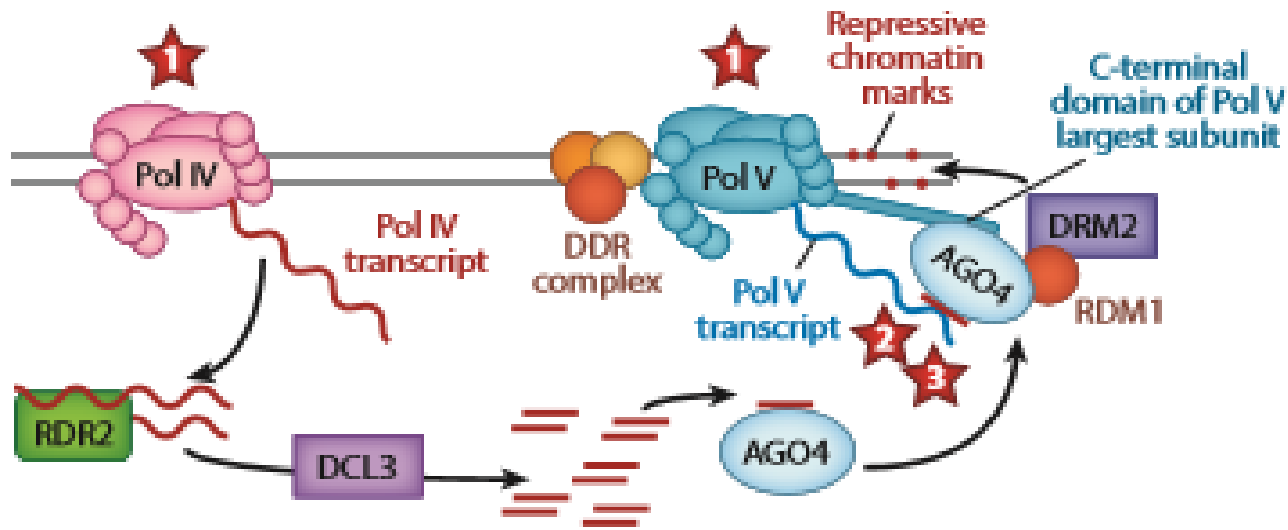
04

异染色体siRNA生物发生和功能的未解决机制

Unresolved Mechanisms of
Heterochromatic siRNA Biogenesis
and Function

异色siRNA生物合成和功能尚未解决的机制

- ◆ 当前用于异染色体siRNA生物发生的模型以RNA Pol IV的转录开始，随后是RDR2催化的dsRNA合成，DCL3处理dsRNA，并将所得的siRNA双链体装入AGO4进化枝AGO。AGO组装的异染色体siRNA的功能涉及通过又一种替代的DNA依赖性RNA聚合酶，Pol V和与人关联的因子来生产支架转录物。AGO4结合的异染色体模型，用于植物中异染色体小干扰RNA（siRNA）的生物发生和功能。红点表现出抑制性染色质标记，如5-甲基胞嘧啶和组蛋白H3K9甲基化。红色星星表示三个悬而未决的问题。



- ★ 1 What are the Pol IV and Pol V core promoters? How is transcription initiation by Pol IV and Pol V regulated?
- ★ 2 Is there a role for AGO4-catalyzed slicing of target scaffold transcripts?
- ★ 3 What are the complementarity requirements between siRNAs and scaffold transcripts?

- 1.什么是Pol IV和pol V核心启动子？ Pol IV和Pol V是怎么调节转录起始的？
- 2.AGO4是否有催化转录靶支架切片的作用
- 3.转录siRNA和支架之间的互补性要求是什么

- ◆ 然后siRNA在转录过程中与新生的转录物配对，并且成功的靶向将染色质修饰者募集到由PoIV转录的基因组附近。由不对称CHH环境催化胞嘧啶甲基化的域重排2（DRM2）从头胞嘧啶甲基转移酶，是一个特别好的研究改良剂，被认为是由异染色体siRNAs招募的。
- ◆ 根据目前的模型，PoI IV转录位点决定了异染色体siRNA群体，但是PoI IV机制如何选择这些位点是未知的。
- ◆ 关于异染色siRNA功能的一个有趣的机理问题是它们的碱基配对要求。异染色体siRNA不与其最初转录的基因组区域连接：AGO4 / siRNA双链体的细胞质装配和细胞自发功能的RNAs都清楚地表明，像miRNA一样，它们选择反义目标。异色素RNA之间的完美匹配和目标功能的匹配，但是无论其他配对模式是否具有非功能性，都未经过实际的解决。确定异染色体siRNA功能的碱基配对要求是未来研究的关键目标。

SECONDARY Y siRNAs

01 SECONDARY siRNAs

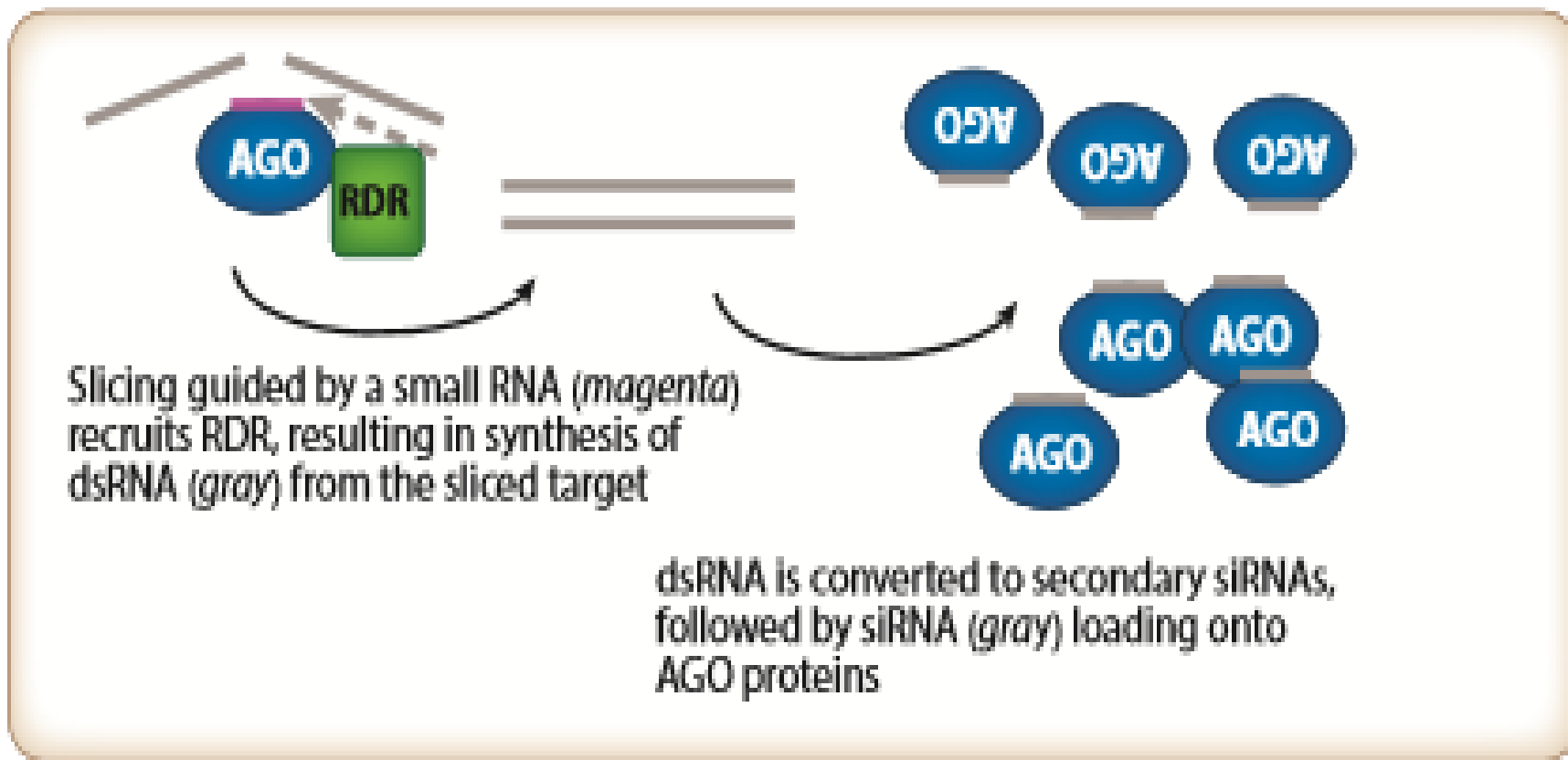
02 导致次级siRNA生物合成的多种因素

03 次级siRNAs的功能

次级siRNAs

◆ 次级siRNAs从双链前体的生产是由一个或多个上游小RNA刺激；小RNA的初始转录靶向的RDR聚集的互补的RNA链的合成，加工产生的dsRNA为次级siRNAs（图1和图4A）。大部分次级siRNAs描述需要一组不同的形成因素，包括RDR6、dcl4。此外，启动小RNAs最著名的例子是miRNA或其他次级siRNAs。作为一类小RNA，siRNA内源二非常保守，目前在开花植物以及更多的分化谱系。此外，正如下文所述，一些单独的二级siRNA基因在不同的植物种类之间具有不同程度的保守性。总之，这些一致的特征表明，次级siRNAs是一个强大的，独特的，并具有生物活性的一类小RNA基因。

a



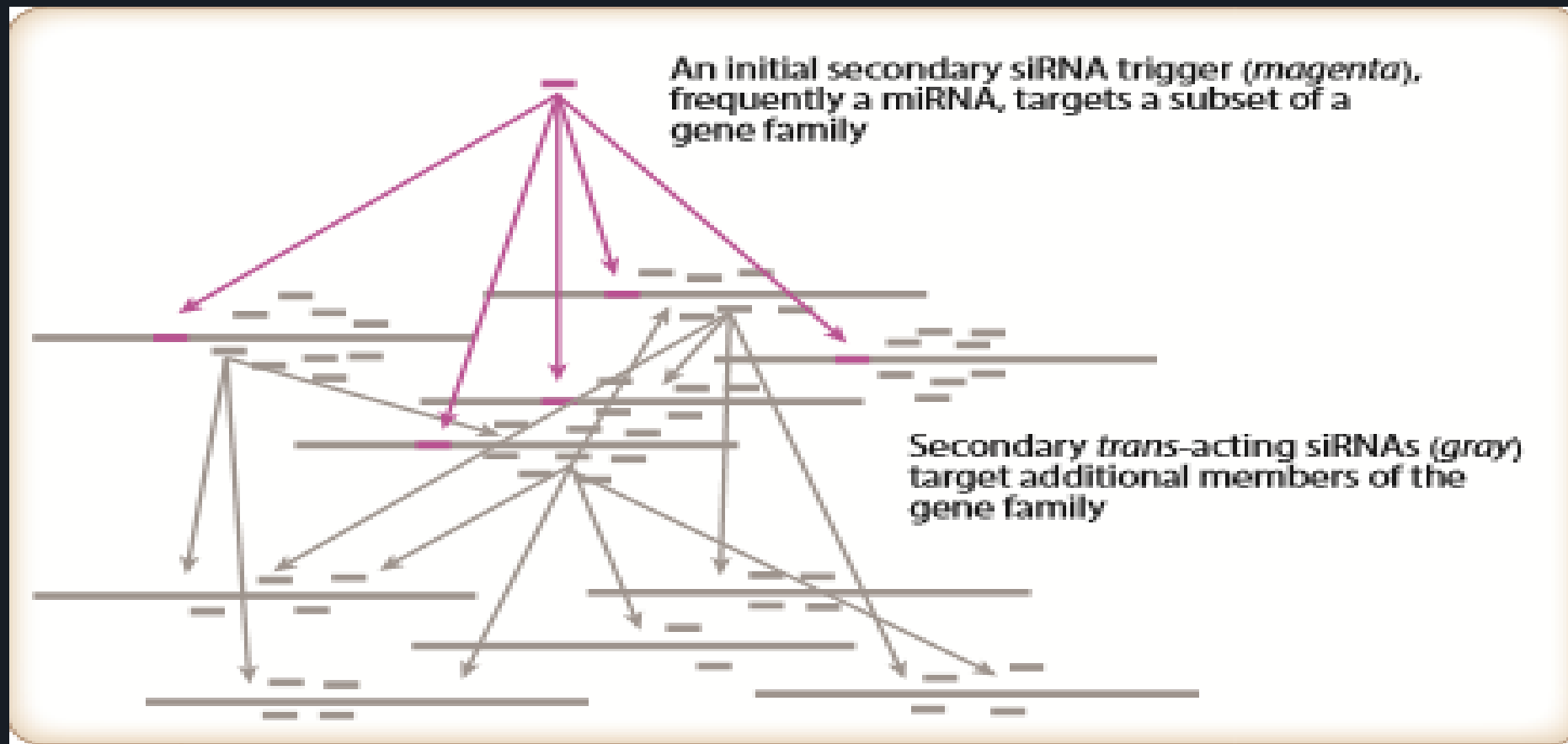
a.由小RNA（洋红）引导的切片招募RDR，导致从切割的靶标合成dsRNA（灰色）
将dsRNA转化为次级siRNA，随后将siRNA（灰色）加载到AGO蛋白上

导致次级siRNA生物合成的多种因素

- ◆ 初始小RNA的特征，其载体上的特异性AGO蛋白，靶标本身决定随后次级siRNA产生的存在和程度
- ◆ 高度互补的小RNA靶位点，特别是当与小RNA触发物或靶mRNA的过表达相结合时，也促进次级siRNA生物发生
- ◆ 载有AGO7和AGO2负载的小RNA容易引发次级siRNA生物合成
- ◆ 由22-nt miRNA引导的切片也引起来自切片靶标的次级siRNA生物发生

次级siRNAs的功能

- ◇ 调控器官的极性，调节分生组织的发育
- ◇ 影响拟南芥花青素的生产
- ◇ 次级反式siRNAs，也可以产生一个机制来调控一个gene family的压抑 (figure4b)
- ◇ 在水稻中，次级siRNAs引起mir2118可能超越NBS-LRR调节功能



初始次级siRNA触发（洋红色），通常是miRNA，靶向基因家族的子集
次级反式作用siRNA（灰色）靶向基因家族的另外成员

NAT-siRNAs

01

NAT-siRNAs

NAT-siRNAs

- ◇ 天然反义转录小干扰RNAs
- ◇ 由天然反义转录产物产生，这种转录产物由两个重叠基因的汇集转录产生。
- ◇ nat-siRNAs前体为NATs形成的dsRNAs, NATs分为顺式NATs(cis-NATs)和反式NATs(trans-NATs)两种, 在基因组中非常普遍。NATs的作用机制主要有4种: 转录干扰、RNA遮罩、双链依赖机制和染色质重塑(或修饰)。
- ◇ 从这nat-siRNAs的形成来看, 植物基因组中的NATs结构可能对植物适应生物或逆境胁迫起到重要作用

CONCLUDING REMARKS (结束语)

◆过去十年的遗传，生物化学和基因组研究揭示了植物中内源性小RNA的多样，并进行了几种不同的小RNA类的鉴定。迄今为止，拟南芥内源性小RNAs是最深入研究，从拟南芥小RNA种群获得的见解在很大程度上塑造了在所有其他植物中发现的那些思想。然而，也有一定的局限性：拟南芥基因组异常小，几乎没有功能转座元素。此外，拟南芥的杂合性非常少，主要是自花授粉的生活方式。这些非典型的功能，代表了使用拟南芥作为遗传和基因组研究的主题一些关键优势。然而，当研究者继续延伸到小RNA深度的注解，越来越多的“典型”的植物，它将是开放的新的小RNA种类地发现重要的新功能，或已经建立的类型，在拟南芥中并不明显，mir482 / mir2118 NBS-LRR抗病基因的最近发现的协调下调引发次级siRNAs在众多非拟南芥物种强调了这一点

◆ 类似地，迄今为止的大多数植物小RNA的发现已经在实验室中容易收获的组织上进行，最显著的是叶和口腔组织。这些组织包括多种不同细胞类型的混合物，其中大多数是终末分化的。新的小RNA类可能潜伏在单个细胞类和难以取样的组织，特别有可能在花粉，胚珠，和发育中的种子。除了繁殖相关的细胞和组织，顶端分生组织内的干细胞龛是未来小RNA发现和解释的目标。细胞特异性小RNA提取方法的进一步开发和实施可能推动细胞和组织特异性类型的内源小RNA的进一步发现。

结束与展望

4

SUMMARY POINTS (总结点)

1. 内源植物小RNA可以基于生物发生和/或功能的独特方面被分类成几个不同的，分级组织的组。一种可能的分类系统使发夹衍生的小RNA (hpRNA) 和dsRNA衍生的小RNA (siRNA) 之间有主要区别。
2. 功能性miRNA /目标互补的典型模式不同的植物和动物，而miRNA靶向抑制的分子机制更相似。
3. 有许多hpRNA基因不是miRNA。
4. 异染色质siRNA在陆地植物中广泛存在，但可能部署在某些谱系的组织特异性结构域中，并且可能在针叶树中丢失。
5. 次级siRNA用于沉默级联，其协调下调高度相似的mRNA的大家族，例如NBS-LRR疾病抗性mRNA
6. NAT-siRNA衍生自两种独立转录的RNA而不是来自RDR产生的dsRNA的杂交

FUTURE ISSUES (未来的问题)

1. 是否有额外的模式的miRNA / 目标互补功能的植物?
2. 非miRNA hpRNA的功能是什么?
3. Pol IV和Pol V启动子是如何鉴定和调节的?
4. 在异染色质siRNA通路的靶识别过程中, AGO催化切片有作用吗?
5. 异染色质siRNA通路的siRNA / 支架转录物互补要求是什么?
6. 什么额外的触发器允许一些顺式NAT基因对产生顺式NAT-siRNA?
7. 是否有更多类的内源性植物小RNA等待发现?



谢谢观赏