

PPR 蛋白在植物细胞器组分转录后调控中的作用机制

郝媛媛, 赵向前, 黄福灯, 李春寿

浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所, 杭州 310021

摘要: PPR (pentatricopeptide repeats) 蛋白是陆生植物中最大的蛋白家族之一, 是一类 RNA 结合蛋白, 参与细胞器基因的转录后加工过程, 对细胞器的生物合成和功能具有深远影响。PPR 突变后造成叶绿体光合电子传递链和线粒体呼吸链等进程受损, 最终通过影响光合作用或者呼吸作用, 造成植株生长发育异常, 影响产量、育性、籽粒品质等。近年来, 关于该蛋白家族成员参与植物生长发育的报道越来越多, 但由于该家族庞大, 大部分成员的功能还未被解析。本文系统总结了目前 PPR 蛋白调控细胞器基因转录后加工的分子机理及对细胞器和植株发育的影响, 提出 PPR 家族还未解决的问题, 为深入解析该基因家族的功能及育种应用提供理论基础。

关键词: PPR 蛋白; 转录后调控; 细胞器代谢; 植株生长发育

The role of PPR proteins in posttranscriptional regulation of organelle components in plants

Yuanyuan Hao, Xiangqian Zhao, Fudeng Huang, Chunshou Li

Institute of Crop and Nuclear Technology Utilization, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China

Abstract: Pentatricopeptide repeat (PPR) proteins constitute one of the largest protein families in land plants. They are sequence-specific RNA-binding proteins and play key roles in posttranscriptional processes within organelles. Their combined actions have profound effects on chloroplast photosynthetic electron transport chain and mitochondrial respiratory chain, affecting photosynthesis and respiration respectively, and ultimately on yield, fertility, and grain quality. Over the past decade, much has been learned about the molecular functions of these proteins on plant growth and development. However, due to the large size of this protein family, the functions of most members remain largely unknown. Here, we summarize the molecular mechanisms of PPR proteins functions on organelle genes, and effects on development of organelles and plants. Problems that need to be resolved are also identified. This article will provide a theoretical basis for understanding the functions of PPR protein family and genetic improvements of grain yield and quality.

Keywords: PPR proteins; post-transcriptional regulation; organelle metabolism; plant growth and development

收稿日期: 2021-06-30; 修回日期: 2021-08-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 32001524)资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 32001524)]

作者简介: 郝媛媛, 博士, 助理研究员, 研究方向: 稻米品质的改良和分子机理。E-mail: 499085663@qq.com

通讯作者: 李春寿, 学士, 研究员, 研究方向: 籼型杂交稻的选育。E-mail: lichunshou@126.com

DOI: 10.16288/j.ycz.21-233

网络出版时间: 2021/10/26 17:08:41

URI: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20211026.1131.002.html>

PPR (pentatricopeptide repeats)蛋白表达基因约在 20 多年前被发现^[1,2], 但是对 PPR 家族的系统研究, 是从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组测序之后才开始。对拟南芥基因组测序发现, 将近 31% 的基因与已知功能的基因不同, 而在未知功能的基因中, PPR 基因占比 6%, 约有 450 个成员构成这个庞大的家族。由于与已知的 TPR (tetratricopeptide repeat) 蛋白结构域相似, 学者们将其命名为 PPR 蛋白, TPR 蛋白是一类蛋白结合型蛋白家族, 而 PPR 蛋白属于 RNA 结合蛋白, 这两种蛋白可以通过保守的氨基酸残基进行区分。PPR 蛋白广泛存在于真核细胞中, 原核生物只有在少数病原体 and 共生菌中存在, 因此 PPR 蛋白是一类真核细胞特有的蛋白家族^[3]。

近年来, 在研究各种类型突变体的过程中发现 PPR 蛋白在植物不同生长发育阶段发挥重要作用, 因此有关植物 PPR 成员的功能研究越来越多。目前, PPR 大部分成员被定位于线粒体和叶绿体, 对细胞器基因的转录后调控起重要作用, 主要包括 RNA 剪接、RNA 稳定、RNA 切割、RNA 翻译和 RNA 编辑^[3]。一些 PPR 基因突变后, 下游的 RNA 底物加工异常, 导致产生异常的转录本, 进而影响了叶绿体和线粒体的正常发育, 从而影响植物光合作用和呼吸作用等重要生物进程, 导致植物生长发育受阻。如此, 研究庞大的 PPR 家族成员影响植物生长的分子机理至关重要。

对 PPR 家族分子机理的研究关键是探寻其所作用的 RNA 底物及作用方式。植物线粒体及叶绿体的基因组较小, 且各基因在基因组的位置已研究的较为清楚, 利用成熟的分子生物学手段, 可较快速地定位目标 RNA, 并确定影响植物生长发育的机理。因此, 掌握 PPR 基因对底物的作用机理及作用方式有助于探究并总结 PPR 家族对植物生长发育的作用。本文以水稻(*Oryza sativa*)、拟南芥、玉米(*Zea mays*)为例, 总结了目前多个 PPR 成员的分子作用机理及不同的 PPR 突变体对植物形态建成的影响, 以期对未来研究庞大的 PPR 家族成员提供理论依据及研究方向。

1 PPR 蛋白分类

PPR 蛋白主要分为 P 类和 PLS 类, 其中 P 类是

由相对保守的 35 个氨基酸串联重复排列而成, PLS 类成员则是由 P 基序(35 个氨基酸)、L (longer)基序(35~36 个氨基酸)和 S (shorter) (31~32 个氨基酸)基序为一个重复单位排列而成^[3]。此外, PLS 类成员按照其 C 端的不同氨基酸序列又分为 E 亚类、E+亚类和 DYW 亚类。E 和 E+结构域包含 34 个氨基酸, 这种结构类似于 TPR 蛋白, DYW 结构域包含胞苷脱氨酶序列, 其命名来源于 3 个保守的氨基酸—天冬氨酸(D)、酪氨酸(Y)和色氨酸(W)^[3]。

2 PPR 蛋白分子作用机理

PPR 蛋白作为一种 RNA 结合蛋白, 对 mRNA 转录后加工起着关键作用。P 类成员主要参与 RNA 的剪接、稳定、切割和翻译过程, PLS 类成员主要参与 RNA 的编辑过程。

2.1 PPR 蛋白参与顺式和反式剪接

RNA 剪接是指把内含子从前体 mRNA (pre-mRNA)上移除, 并将外显子连接起来的过程。与细胞核基因不同, 叶绿体和线粒体基因的外显子并非连续分布在环状基因组上, 而是包含多个多顺反子结构, 需要顺式剪切和反式剪切形成多个转录中间产物, 并分别去除内含子, 才能将外显子连接起来形成成熟 mRNA。发生在一条前体 mRNA 之间的剪接, 称为顺式剪接(*cis*-splicing), 多见于真核生物细胞核基因的剪接; 发生在不同前体 mRNA 之间的剪接, 称为反式剪接(*trans*-splicing), 反式剪接可产生某个成熟 mRNA 的中间转录物, 反式剪接多见于对叶绿体和线粒体基因组的初始转录物进行加工的过程中^[4]。

需要剪切的叶绿体和线粒体基因内含子在不同物种中数量不同, 被归类为 I 型内含子和 II 型内含子, 其中大部分是 II 型内含子^[4]。I 型内含子由 10 个结构域构成(P1~P10), 作用于 RNA 折叠, 促进剪切和连接; II 型内含子由 6 个双螺旋结构域构成(I~VI), 形成复杂的空间结构, 构成剪切的活性识别位点, 每个结构域都有独特的作用, 其剪切方式是经过两步转酯反应完成的, 剪切机制类似于细胞核中的剪接体^[5]。I 型内含子和 II 型内含子的区别主要是二级结构和第一步剪切步骤的化学反应机制不同^[6]。

II 型内含子在植物中的分布较普遍,以水稻、玉米和拟南芥为例,拟南芥线粒体基因组 9 个基因共含有 23 个内含子,水稻和玉米线粒体基因组 8 个基因共含有 22 个内含子,且均为 II 型内含子。其中需要顺式剪切的内含子有 17 个(包含拟南芥中 *rpl2* 的一个内含子),需要反式剪切的内含子有 6 个^[5]。

目前,参与 RNA 剪接的 PPR 蛋白大多参与 *nad1*、*nad2*、*nad4* 的顺反式剪切,参与 *ccmFc*、*rps3*、*cox2* RNA 剪切的 PPR 蛋白还未见报道(图 1)^[7-28]。拟南芥叶绿体基因组有 20 个 II 型内含子和 1 个 I 型内含子(*trnL*),分布在 18 个基因中;水稻和玉米叶绿体基因组有 17 个 II 型内含子和 1 个 I 型内含子(*trnL*),

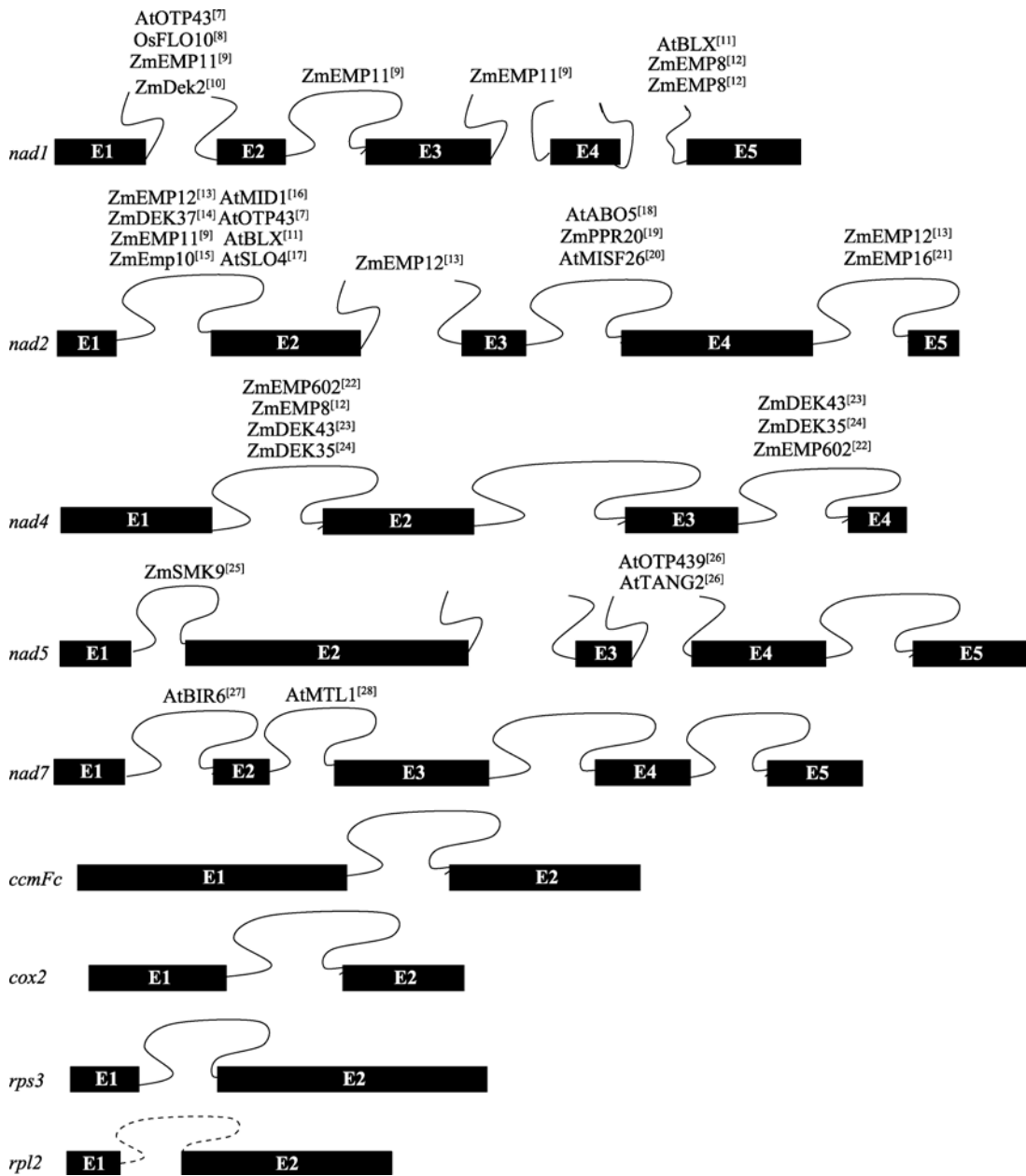


图 1 水稻、玉米和拟南芥中参与线粒体内含子剪接的 PPR 蛋白

Fig. 1 PPR proteins involved in splicing of mitochondrial transcripts in rice, maize and *Arabidopsis thaliana*
水稻和玉米包含 22 个内含子,拟南芥包含 23 个内含子,蛋白名称右上角为参考文献。Zm: 玉米; Os: 水稻; At: 拟南芥。图中展示了 9 个包含内含子的基因结构图,拟南芥比水稻和玉米多了 1 个内含子(*rpl2* 的内含子,虚线标注),黑色方框代表外显子(E),闭合曲线表示顺式剪接的内含子,未闭合的曲线代表反式剪接的内含子。

分布在 16 个基因中^[29]。这些内含子中只有 *trnL* 的一个内含子属于 I 型内含子,其余均为 II 型内含子。此外,根据结构特异性和功能差异性,II 型内含子可分为 IIA 组、IIB 组、IIC 组和 IIE/F 组^[30]。在植物中,依据内含子的二级结构不同,Michel 等^[31]将

叶绿体的 II 型内含子分为 IIA 和 IIB 两组。叶绿体基因只有 *rps12* 的第一个内含子需反式剪切,且属于 B 组内含子,其余所有剪切方式均为顺式剪切。叶绿体中报道参与 RNA 剪接的 PPR 蛋白数量相对较少(图 2)^[32~42]。

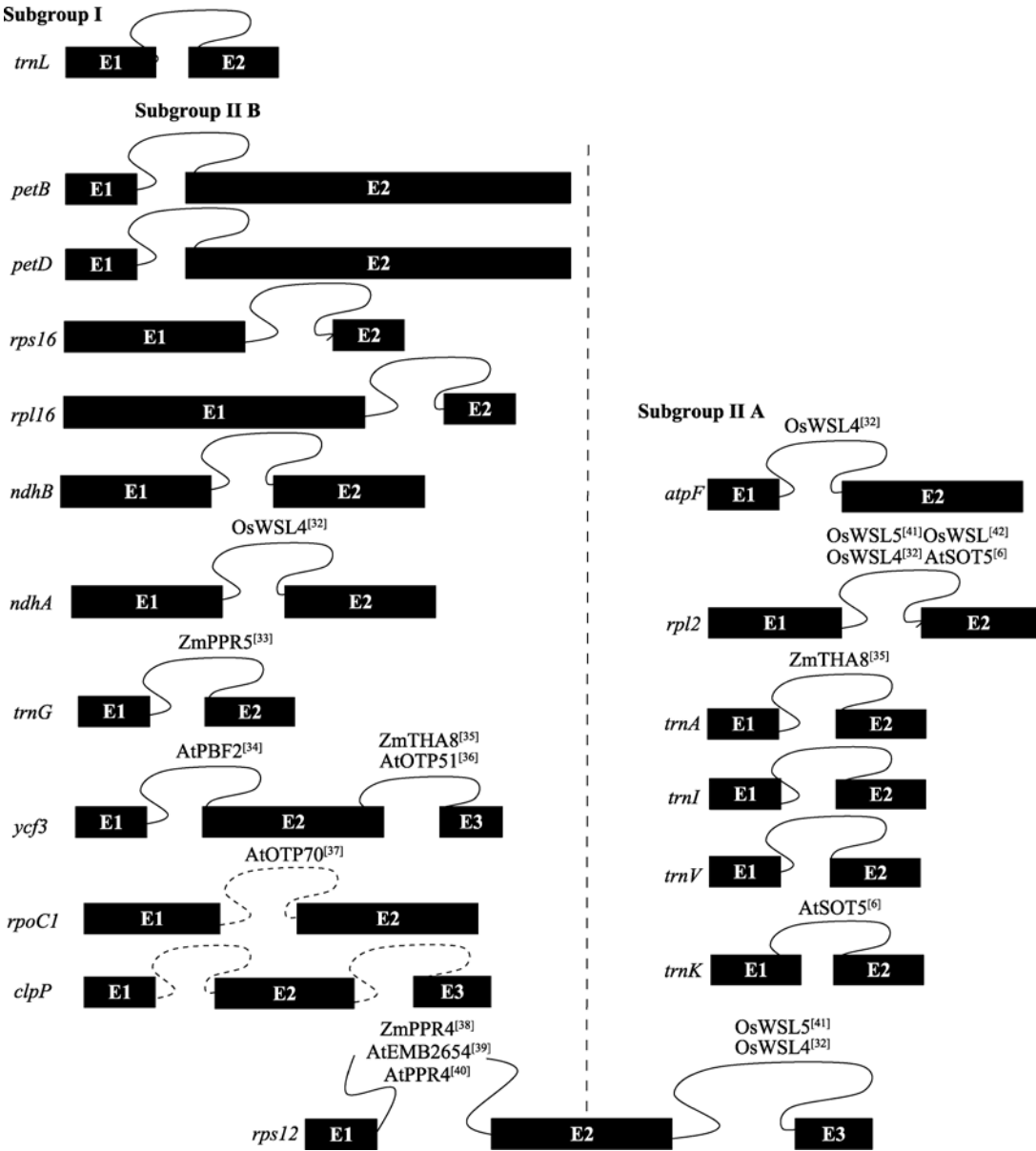


图 2 水稻、玉米和拟南芥中参与叶绿体内含子剪接的 PPR 蛋白

Fig. 2 PPR proteins involved in the intron splicing of chloroplast transcripts in rice, maize and *Arabidopsis thaliana*

水稻和玉米包含 18 个内含子,拟南芥包含 21 个内含子,蛋白右上角为参考文献。Zm: 玉米; Os: 水稻; At: 拟南芥。*trnL* 是唯一一个 I 型内含子,其余均为 II 型内含子,且 II 型内含子分为两个亚组(Subgroup II A 和 Subgroup II B)。虚线左侧的内含子为 B 组内含子,虚线右侧的内含子为 A 组内含子。图中展示了包含内含子的基因结构图,拟南芥比水稻和玉米多了 3 个内含子(*rpoC1* 的 1 个内含子, *clpP* 的 2 个内含子,虚线标注)。黑色方框代表外显子(E),闭合曲线表示顺式剪接的内含子,未闭合的曲线代表反式剪接的内含子。

参与 RNA 剪接的 PPR 蛋白突变后,通常会造成成熟(spliced)的 mRNA 含量减少或缺失,而未剪接(unspliced)的前体 mRNA 含量增多。根据目前的报道,还没有一个 PPR 蛋白可参与某个基因所有内含子的剪接,可见一个基因,或者某个特定内含子,是由多个 PPR 蛋白和其他 RNA 加工类蛋白共同完成的,且这些 RNA 加工蛋白的氨基酸序列并不保守,这种现象反映了进化的多样性和剪接过程的复杂性。在进化过程中,不同物种线粒体和叶绿体基因组的内含子发生自然突变,进而招募相应的核编码蛋白(如 PPR 蛋白)进行剪接加工。若内含子在不同物种中的突变发生在单子叶和双子叶植物进化之后,则同一个内含子的剪接可能需要不同的 PPR 蛋白;若内含子的突变发生在单双子叶植物进化之前,则作用于内含子的 PPR 蛋白在不同物种中具有保守性。此外,同一个 PPR 蛋白也可参与多个基因内含子的剪切过程,这体现了 PPR 蛋白对下游底物作用机制的复杂性。

2.2 PPR 蛋白参与 mRNA 稳定

PPR 蛋白稳定底物 RNA 主要是保护底物 RNA 免受核酸外切酶的非特异性切割。其作用机理是 PPR 蛋白结合于初始转录物的 5'或 3'末端,或者结合于多顺反子反式剪切中间转录物的 5'或 3'末端,作为一种“障碍”,阻挡 5'或 3'外切酶的非特异性切割,稳定 mRNA 不被降解。同时,由于所结合位置是固定的、特异性的,所以 PPR 也界定了转录物的 5'或 3'末端^[43]。因此,PPR 蛋白参与 mRNA 的稳定,既确定了转录物的末端,又保证了转录物免于降解,具有双重作用。由于线粒体和叶绿体基因组由多顺反子组成,因此界定正确的 5'或 3'末端这一功能对成熟 mRNA 的形成至关重要。

参与 RNA 剪接的 PPR 蛋白功能缺失时,通常会造成成熟的底物 RNA 转录本减少或缺失,未剪切的中间转录本增加,表明剪接过程受阻。相反,参与 mRNA 稳定的 PPR 蛋白功能缺失时,虽然也会阻止 mRNA 成熟,但是未剪切的转录本并未增多,反而是减少的,由于未剪切的中间转录物被 5'或 3'外切酶非特异性切割,稳定性降低并缺失,导致不能形成功能正常的成熟 mRNA。因此,该分子机理是鉴定 PPR 蛋白参与底物 RNA 的剪接或稳定进程的

依据。

叶绿体中同时拥有 5'和 3'核酸外切酶,PPR 蛋白可结合于转录物的 5'或 3'末端,参与 mRNA 的稳定(图 3A)。玉米 ZmPPR10 可结合于 *atpI-atpH*、*psaJ-rpl33* 基因间区^[44];此外,玉米 ZmATP4、ZmCRP1、拟南芥 AtHCF152 可分别作用于 *psaJ-rpl33* 基因间区、*petB-petD* 基因间区、*psbH-petB* 基因间区^[45-47],上述 4 个蛋白均能同时阻止 5'和 3'核酸外切酶的非特异性切割。拟南芥 AtMRL1、AtPGR3、玉米 ZmPPR103 分别结合于 *rbcL*、*petL*、*rpl16* 的 5'UTR,阻止 5'核酸外切酶的非特异性切割^[48-50]。ZmPPR5 较为特殊,它结合于 *trnG* 的 3'内含子,促进 *trnG* 的稳定,并促进剪切^[33]。

线粒体基因组在进化过程中经过动态的进化和重排,只有 3'核酸外切酶,而无法检测到 5'核酸外切酶活性^[51]。所以,在线粒体中,参与 mRNA 稳定的报道多集中于阻止 3'核酸外切酶的切割(图 3B),而 5'端的加工为一种切割作用(见下文)。线粒体 *nad1* 的成熟过程经过 3 个反式剪切过程,所以其前体转录物包含 4 个中间产物,AtMTSF2 和 AtPPR19 均可结合于第二个前体 int1b-exon2-int2-exon3-int3a 的内含子 3a 处,阻止 3'核酸外切酶的切割^[52,53];AtMTSF1 结合于 *nad4* 的 3'UTR,免受 3'核酸外切酶的非特异性切割^[54];ZmPPR78 比较特殊,不参与稳定反式剪切的中间转录物,而是直接稳定成熟的 *nad5* 转录物,且突变后,成熟转录本中缺失 5'ATG 和 3'TGA 的不完整转录本增多,猜测其可通过阻止 3'核酸外切酶的切割稳定 3'端,但是由于未能检测到 5'核酸外切酶活性,其缩短的 5'端转录本还未能解释。由此可见,在线粒体中仍然有未被发现的 mRNA 加工进程待挖掘^[55]。

2.3 PPR 蛋白参与 mRNA 切割

PPR 蛋白参与 RNA 切割包含两种方式:核酸外切酶方式和核酸内切酶方式。较典型的是 PPR 编码的 RF (restorers of fertility)蛋白可以切割育性相关的线粒体 RNAs,在三系配套育种工作中发挥重要作用,也是系谱法选育品种的理论依据。细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)是一种母系遗传的线粒体遗传缺陷,产生不育的花粉,目前已在 200 多种高等植物中观察到 CMS。与 CMS 相关的线

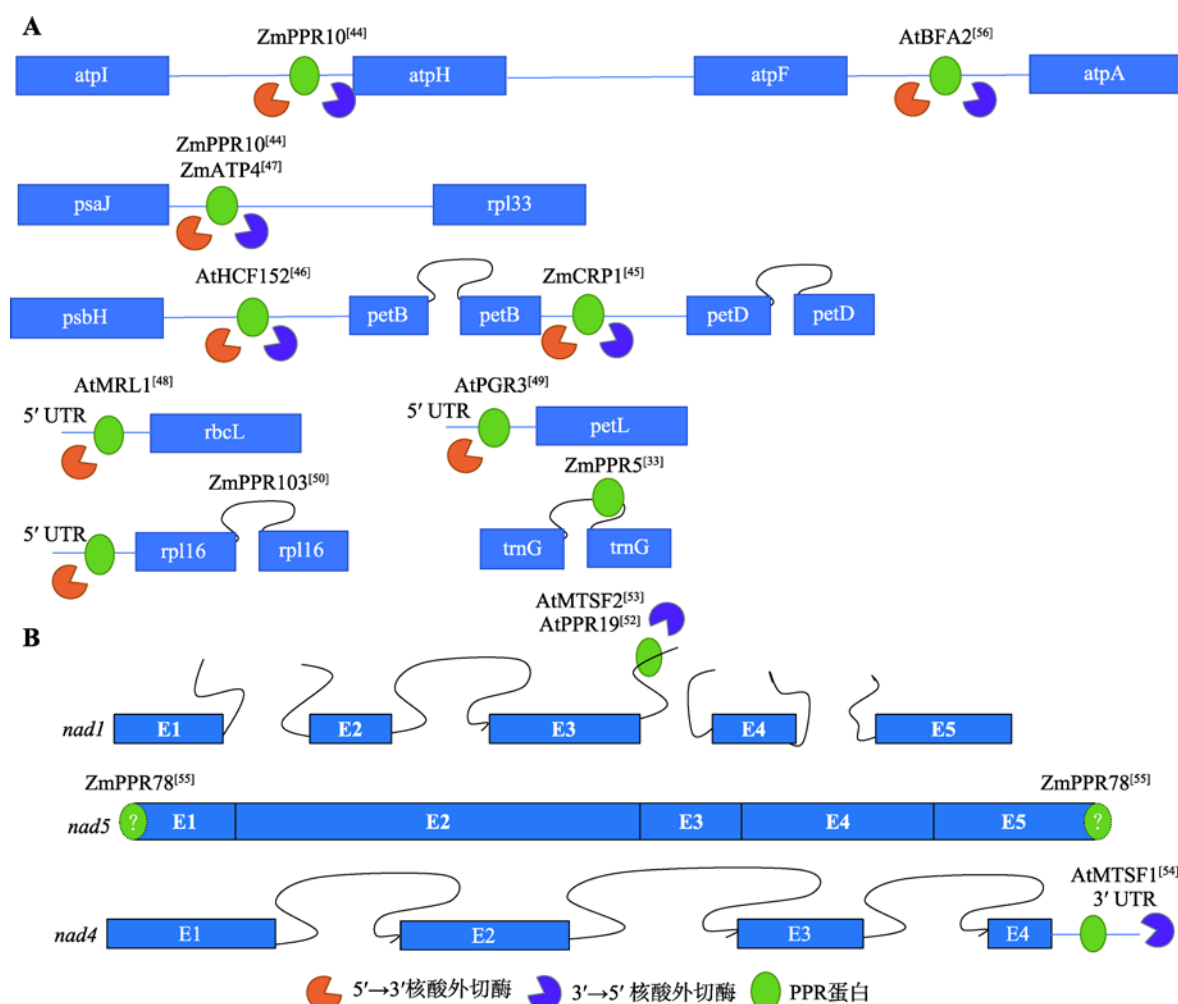


图 3 水稻、玉米和拟南芥中参与叶绿体(A)和线粒体(B)转录物稳定的 PPR 蛋白

Fig. 3 PPR proteins involved in the RNA stabilization of chloroplast (A) and mitochondrial (B) transcripts in rice, maize and *Arabidopsis thaliana*

蛋白右上角为参考文献。蓝色方框代表外显子, 闭合曲线代表顺式剪接的内含子, 未闭合的曲线代表反式剪接的内含子, 蓝色直线代表基因间区。

粒体基因均是以嵌合体的结构分布在线粒体基因组上^[57], 这种有缺陷的线粒体基因编码的蛋白, 使植物特定发育阶段的组织生长受阻从而产生不育的花粉。用包含 RF 蛋白的恢复系与不育系杂交产生 F₁ 杂交种, 在 F₁ 的植株中携带育性恢复基因, 即可恢复植株的雄性育性, 其分子机理即 PPR 蛋白可对线粒体目标 RNA 正确切割, 进而不能产生有毒蛋白, 从而恢复 F₁ 杂交种的育性。目前大部分的 RF 蛋白都是 PPR 蛋白, 包括矮牵牛花(*Petunia hybrida*) RF^[58]、油菜(*Brassica napus*) Rf1^[59]、萝卜(*Raphanus sativus*) Rfo^[60]、高粱(*Sorghum bicolor*) PPR13^[61]、水稻 RF1^[62]。以水稻 BT-CMS 育性恢复基因 *Rf-1* 为例,

该基因包含两个位于第 10 号染色体的 PPR 基因 *Rf-1A* 和 *Rf-1B*。BT-CMS 线粒体基因组包含两个拷贝的 *atp6*, 分别为 *N-atp6* 和 *B-atp6*。其中, *B-atp6* 下游为 *orf79*, ORF79 蛋白是一个特异性表达于小孢子的毒性蛋白。*B-atp6-orf79* 的初始转录物为 2 kb, *Rf-1A* 参与 *B-atp6* 3'末端和 *orf79* 5'端基因间区的切割, 加工后分为 1 kb *B-atp6* 和 0.4 kb *orf79*, 而 BT-CMS 中初始转录物不能正确切割, 产生毒性蛋白导致不育; *Rf-1B* 降解 *B-atp6/orf79* 转录物, 使植株不受毒性蛋白 ORF79 侵害, 从而恢复育性, *Rf-1A* 的作用上位于 *Rf-1B*^[63]。

PPR 蛋白参与 5'端切割的具体机制还未研究清

楚, Barkan 等^[43]指出,可能的机制是切割位点的顺式作用元件可与 PPR 蛋白的结合位点形成一个 RNA 结构,当 PPR 蛋白结合于目标位点时,可暴露顺式作用元件,继而通过一种未知机制促进 5'端的加工成熟过程。拟南芥中与 RF 同源的蛋白称之为 RFLs (restorers of fertility like),其中 RPF1^[64]作用于 *nad4* 的 5'UTR 区、RPF2^[65]作用于 *nad9* 和 *cox3* 的 5'UTR 区、RPF3^[66]作用于 *ccmC* 的 5'UTR 区、RPF5^[67]作用于 *nad6* 和 26S RNAs 的 5'UTR 区,促进邻近的 5'端形成。鉴于线粒体 5'→3'核酸外切酶的缺失,这些蛋白功能丧失后,通常形成 5'端异常长的转录本。

除此之外,一些包含 DYW 结构域的 PPR 蛋白本身就具有核酸内切酶的活性。CRR2 是一个 DYW 型的 PPR 蛋白,可作为一种核酸内切酶,切割 *rps7-ndhB* 基因间区,参与 *ndhB* 的成熟^[68],CRR22 和 CRR28 在体外也被证实具有核酸内切酶的活性^[69]。此外,PPR 蛋白家族的一小部分成员 C 端包含 SMR (small MutS-related) 结构域,SMR 结构域具有核酸内切酶活性^[70]。目前 PPR 成员中,只发现 SOT1 的 C 段 SMR 结构域具有内切酶的活性,AtSOT1 可识别 23S-4.5S rRNA 前体 5'末端 13 bp 的序列,正确切割前体末端形成成熟的 23S 及 4.5S rRNA^[71]。ZmPPR53 是 AtSOT1 的同源蛋白,PPR53 直接结合于 23S rRNA 5'端上游 70 nt 的位点,稳定 23S rRNA 不被 5'→3'外切酶切割,也可直接结合于 *ndhA* 5'端上游 66 nt 的位点,增加 *ndhA* 的翻译效率,但是其 C 端的 SMR 结构域功能还未能解释清楚^[72]。

2.4 PPR 蛋白参与 mRNA 翻译

PPR 蛋白参与 mRNA 的翻译通常结合于底物的 5'UTR 区,促进底物 RNA 与核糖体的结合,从而激活或者抑制翻译。ZmPPR10^[44]、AtPGR3^[49]、ZmATP4^[47]可分别激活 *atpH*、*petL*、*atpB* 的翻译过程,ZmCRP1^[45]可同时激活 *psaC* 和 *petA* 的翻译。

叶绿体中,PPR 蛋白参与 mRNA 翻译的经典例子是 PPR10。PPR10 激活 *atpH* 翻译的研究为了解叶绿体 PPR 介导的翻译激活的潜在机制提供了基础。在 PPR10 未结合的情况下,PPR10 的结合位点和 *atpH* 的核糖体结合位点(ribosome binding site, RBS)形成一个 RNA 发夹结构,PPR10 结合后,可使 RBS 暴露,促进 *atpH* 和核糖体结合,激活翻译,同时结

合到该位点的 PPR10 也阻断 5'→3'外切核糖核酸酶活性,从而兼具稳定 *atpH* 的作用^[43]。

线粒体中,PPR 蛋白影响翻译的研究较少,且线粒体 mRNA 的核糖体结合位点不能被清楚认定^[73],这就需要 UTR 特异性结合的 PPR 和其他蛋白质识别这些结合位点,对线粒体基因表达进行特异性的调节,例如 ZmMPPR6 结合于线粒体 *rps3* mRNA 的 5'UTR 的 3'末端,*rps3* 5'UTR 的 RNA 二级结构遮挡了起始密码子,从而抑制翻译起始,MPPR6 可使这种二级结构松散,从而保证了与核糖体的正确结合,激活 *rps3* 翻译^[74]。

除了激活翻译外,参与 mRNA 切割的 RF 蛋白可抑制底物 RNA 的翻译。萝卜的不育花器官中成熟毒蛋白 ORF138 的含量比根中高 10 倍,而含育性恢复基因 Rfo 的可育植株中,花器官和其他组织的毒蛋白含量均显著下降。但是,不管在可育或不育的植株中,ORF138 转录物含量不受影响,这表明 Rfo 影响了 ORF138 的翻译或翻译后进程,使蛋白表达量在不育和可育植株中含量不同,但是调控翻译的机制还未可知^[60]。

2.5 PPR 蛋白参与 mRNA 编辑

RNA 编辑是一种发生在转录后核苷酸特异位点的加工修饰现象,包括核苷酸的插入、删除和转换,其中核苷酸的转换包括两种方式,A→I 和 C→U。A→I 的编辑仅由作用于 RNA 的腺苷脱氨酶(adenosine deaminase acting on RNA, ADAR)完成,主要发生在动物、真菌及细菌中^[75];高等植物中 RNA 编辑主要发生在线粒体与叶绿体中,C→U 核苷酸替换的 RNA 编辑是高等植物中的普遍方式,该方式是由 RNA 编辑体统筹,通过对初始转录物编码的 C 残基进行脱氨基来完成的^[76]。C→U 的改变,(1)一般发生在密码子的第一个或者第二个碱基位点,造成氨基酸的改变;(2)产生新的 AUG 起始密码子或者消除初始转录物的无义终止密码子,从而形成稳定成熟的 mRNA,翻译为有功能的蛋白;(3)编辑后的位点可能产生 RNA 二级结构,影响 mRNA 的剪接和稳定^[77]。C→U RNA 编辑可以影响细胞器蛋白质的序列、改变调节基序、RNA-蛋白质相互作用或 RNA 二级结构,在 RNA 加工过程中发挥重要作用。

用^[77]。目前的研究已确定水稻、玉米、拟南芥中所有的编辑位点,以水稻为例,线粒体共 485 个编辑位点,分布在 36 个线粒体基因上(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/BA000029>);叶绿体共 21 个编辑位点,分布在 11 个叶绿体基因上^[78],本文列出了目前在水稻、玉米、拟南芥中报道的部分参与 RNA 编辑的 PPR 蛋白及对应的编辑位点^[79-102](表 1)。

RNA 编辑体统筹 RNA 编辑过程,组成成员包括:PPR 蛋白、MORFs (multiple organellar rna editing factors)蛋白、ORRM (organelle RNA recognition motif-containing)蛋白、PPO1 (protoporphyrinogen IX oxidase 1)蛋白、OZ1 (organelle zinc finger 1)蛋白^[75]。其中 PPR 蛋白的 PLS 家族成员就是其中一种,主要作为反式作用因子,结合到编辑位点上游 5~20 个核苷酸的顺式作用元件上,使编辑位点被辨认出来,

招募 RNA 编辑酶催化 C→U 的反应^[91]。PLS 家族成员 C 端的 E1 和 E2 结构域类似于 PPR 基序,可能通过蛋白互作或者结合 RNA 底物的方式参与编辑过程^[103]。DYW 结构域具有脱氨酶活性,可直接参与 C→U 编辑。

一个 PPR 蛋白可参与多个底物 RNA 的多个位点的编辑,同时某个特定 RNA 的编辑位点,可被不同的 PPR 蛋白识别。RNA 编辑位点的编辑效率并不是 100%,平均约有 80%。不同组织或不同发育条件下, RNA 编辑效率均会受影响^[104]。

此外,PPR 蛋白可与 MORFs 蛋白互作共同协作完成 RNA 的编辑过程。MORFs 是叶绿体和线粒体编辑体成员,拟南芥中共 10 个成员,其中 MORF1、3、4、6、7 定位于线粒体, MORF2、9 定位于叶绿体, MORF5、8 双定位于线粒体和叶绿体。不同于

表 1 水稻、玉米和拟南芥中部分参与叶绿体和线粒体 RNA 编辑的 PPR 蛋白

Table 1 Part of PPR proteins involved in the RNA editing of chloroplast and mitochondrial transcripts in *Oryza sativa*, *Zea mays* and *Arabidopsis thaliana*

玉米(<i>Zea mays</i>)					拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)					水稻(<i>Oryza sativa</i>)				
PPR 编辑蛋白	目的基因	编辑位点	蛋白定位	参考文献	PPR 编辑蛋白	目的基因	编辑位点	蛋白定位	参考文献	PPR 编辑蛋白	目的基因	编辑位点	蛋白定位	参考文献
ZmSMK1	<i>nad7</i>	C836	线粒体	[79]	PPR596	<i>rps3</i>	C1344	线粒体	[89]	OGR1	<i>nad4</i>	C401/416/443	线粒体	[100]
ZmSMK4	<i>cox1</i>	C1489	线粒体	[80]	CRR4	<i>ndhD</i>	C1	叶绿体	[90]		<i>nad2</i>	C1457		
ZmEMP5	<i>rpl16</i>	C458	线粒体	[81]	CRR21	<i>ndhD</i>	C2	叶绿体	[91]		<i>ccmC</i>	C458		
	<i>nad9</i>	C190/C356			SLO1	<i>nad4</i>	C449	线粒体	[92]		<i>cox2</i>	C167		
	<i>cox3</i>	C245/C257				<i>nad9</i>	C328				<i>cox3</i>	C572		
ZmEMP7	<i>ccmFn</i>	C1553	线粒体	[82]	MEF3	<i>ATP4</i>	C89	线粒体	[93]	MPR25	<i>nad5</i>	C1580	线粒体	[101]
ZmEMP9	<i>ccMb</i>	C43	线粒体	[83]	CRR22	<i>ndhB</i>	C7	叶绿体	[94]	WSP1	<i>ndhD</i>	C878	叶绿体	[102]
	<i>rps4</i>	C335				<i>ndhD</i>	C5				<i>rps14</i>	C80		
ZmEMP18	<i>atp6</i>	C635	线粒体	[84]	CRR28	<i>rpoB</i>	C3	叶绿体	[94]		<i>rpoB</i>	C467/545/560		
	<i>cox2</i>	C449				<i>ndhB</i>	C2							
ZmDEK10	<i>cox2</i>	C550	线粒体	[85]		<i>ndhD</i>	C3							
ZmDEK39	<i>nad3</i>	C247/C275	线粒体	[86]	OTP82	<i>ndhB</i>	C9	叶绿体	[95]					
ZmSMK6	<i>nad1</i>	C740	线粒体	[87]		<i>ndhG</i>	C1							
	<i>nad4L</i>	C110			OTP85	<i>ndhD</i>	C116/494	叶绿体	[96]					
	<i>nad7</i>	C739			OTP86	<i>rps14</i>	C371/61	叶绿体	[96]					
	<i>mttb</i>	C138/139			MEF7	<i>cob</i>	C206/325	线粒体	[97]					
ZmEMP21	<i>nad7</i>	C77	线粒体	[88]		<i>ndh2</i>	C1433							
	<i>atp1</i>	C1292				<i>nad4L</i>	C41							
	<i>atp8</i>	C437			MEF9	<i>nad7</i>	C200	线粒体	[98]					
	<i>nad3</i>	C275			MEF14	<i>matR</i>	C1895	线粒体	[99]					

PPR 蛋白, MORF 蛋白参与 RNA 编辑的过程是非特异性的, 一个 MORF 蛋白即可参与相应细胞器中所有编辑位点的编辑过程。PPR 蛋白的 P 基序或 E1、E2 结构域与 MORF 蛋白的 N 端或者中间区域互作, 在不同的编辑位点可装配特异的蛋白复合体。MORF 蛋白还可与 PPR 蛋白的 L 基序互作, 减小 PPR 蛋白构象上 P 基序和 S 基序的距离, 增加 PLS 结构域与底物 RNA 的亲性和性^[105]。

2.6 PPR 蛋白通过特异的分子机制识别底物 RNA

PPR 蛋白的 P、L、S 基序分别具有保守的氨基酸位点, 能区分不同的基序类别, 并确定每个 PPR 重复的起始氨基酸^[3]。Cheng 等^[106]发现, PPR 基序识别下游 RNA 底物具有特异的分子机制。若 PPR 基序第五位的氨基酸是天冬酰胺(N), 则对应的 PPR 基序结合嘧啶, 若为丝氨酸(S)或苏氨酸(T), 则结合嘌呤。此外, PPR 基序的最后一位氨基酸是天冬氨酸(D), 则结合尿嘧啶或鸟嘌呤, 若为天冬酰胺(N), 则结合胞嘧啶或腺苷酸。综上所述, 每个 PPR 基序的第五位和最后一位氨基酸决定了所结合的 RNA 碱基。基于此规律, 改变拟南芥 PPR10 对应位置的氨基酸就会改变对应的 RNA 识别位点^[107]。

这种识别方式也适用于 PLS 型 PPR 蛋白, 该类型蛋白最后一个 S 基序与编辑位点前的第 4 位核苷酸结合, 该位置允许胞苷脱氨酶活性特异性作用于待编辑的胞苷。位于编辑位点上游 5~20 个核苷酸的顺式作用元件是 PLS 型 PPR 蛋白的识别位点^[77]。PPR56 可作为 PLS 型 PPR 蛋白特异性识别底物的模式蛋白, PPR56 第五位与最后一位氨基酸的组合与相对应碱基可归纳为以下规律: T/S+N: A, T/S+D: G, N+N: C/U, N+S: C>U, N+ D: U>C, 这与其底物 *Nad3* 和 *Nad4* 对应的顺式作用元件相吻合^[77]。

值得注意的是, 这种结合机制并不适合所有的 PPR 蛋白。一些 P 类家族成员在每个重复之间可能存在多余的氨基酸残基, 并不是保守的每 35 个氨基酸重复紧密相连。而且每个重复第五位的氨基酸和最后一个氨基酸并不是保守地按照上述规律排列, 不同的 PPR 蛋白差异很大, 所以还需进一步补充这种分子机制, 完善 PPR 蛋白结合底物 RNA 的规律。

3 PPR 蛋白对细胞器发育的影响

3.1 PPR 蛋白影响线粒体和叶绿体发育

几乎所有 PPR 突变体表现出的表型均是由一种或几种线粒体或叶绿体基因产物的功能缺失。尽管 PPR 家族成员很多, 但不同家族成员之间的功能几乎没有冗余, 不同物种中某些同源的 PPR 蛋白也具有不同的作用底物。PPR 突变体的表型主要包括: 光合缺陷^[35,45,48,68]、叶片发育异常^[108]、色素积累^[109,110]、生长受阻^[8]、胚或胚乳发育异常^[7,9,10]、脱落酸信号途径受损^[111]和胞质雄性不育^[58-62]。

在真核细胞中, 线粒体是一种半自主性细胞器, 有自身的基因组。在进化过程中, 线粒体大部分基因整合到宿主细胞核基因组中, 经过转录翻译后, 转运到线粒体, 参与线粒体代谢和线粒体基因表达调控^[112]。陆生植物线粒体基因组包含 60~70 个基因, 这些基因编码的蛋白包括 tRNAs、rRNAs、核糖体蛋白、复合体 I(NADH 脱氢酶)亚基、复合体 III(细胞色素 C 还原酶)亚基、复合体 IV(细胞色素 C 氧化酶)亚基、ATP 合酶亚基和细胞色素 C 合成酶亚基等。

线粒体为植物发育提供了能量, 其功能丧失对植物生长有害。线粒体 PPR 蛋白分子功能的确定有助于阐明 RNA 加工机制以及氧化磷酸化机制的组装。复合体 I 嵌入线粒体内膜并介导电子从 NADH 转移至泛醌^[113], 是电子进入电子传输链的主要入口点, 多个研究表明 PPR 参与的剪接缺陷能影响复合体 I 的装配和稳定^[13,114,115]。Nad1、Nad2 和 Nad4 蛋白是复合物 I 的膜臂成分^[116], Nad1 形成醌结合位点, Nad2 是复合物 I 中质子转移的位点, 而 Nad4、Nad5 形成质子易位子之一, 并且在结构上与 K 或 Na⁺/H⁺逆向运输蛋白有关。由于需要复合物 I 中 Nad1、Nad2、Nad4、Nad5 参与质子转移和醌键结合, PPR 蛋白表达受阻而导致的 *nad1*、*nad2*、*nad4*、*nad5* 异常转录都会严重降低复合物 I 的含量, 使活性显著降低^[10,12,22,25]。

PPR 蛋白 ZmEMP8、ZmDEK43、AtPPR19^[12,23,52]功能异常时, 复合体 I 亚基功能的缺失还可导致细胞色素途径受损, 线粒体氧化磷酸化效率降低, 导致植物出现代谢问题^[117], 诱发交替途径起始^[24], 导致交替氧化酶基因的转录水平提高。此外, OsNPPR1、

OsFlo10^[8,118]突变后,由于电子传递效率降低,使得呼吸链产生的 ATP 含量显著下降^[117]。氧化磷酸化中产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS)在触发植物细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)中起关键作用^[119]。通常,PCD 从胚乳的中部开始,然后扩散到外围^[120]。PPR 突变体由于氧化磷酸化进程的异常,导致产生过量的 ROS,使突变体胚乳比野生型更早的发生 PCD,这会干扰淀粉和贮藏蛋白的合成^[121],所以定位于线粒体的 PPR 蛋白突变通常会造成胚乳粉质和皱缩的表型。可见,线粒体 PPR 功能缺陷型突变体,会导致线粒体发育受损,影响线粒体功能。

真核细胞中,叶绿体是光合作用的主要场所,其基因组包含约 100 个基因左右,这些基因主要参与光合作用、ATP 合成和基质中蛋白的转录翻译和降解过程。叶绿体光合作用需要光合电子传递链,由 3 种复合物 PS I、PS II 和 Cytb6f 组成。PPR 蛋白 HCF152^[46]、MRL1^[48]、PGR3^[49]等突变,通过影响光合电子传递链复合物的成员转录后加工,从而造成叶绿体发育异常;叶绿体 ATP 合酶是位于类囊体膜上的一个多亚基复合体,它利用光合作用电子传递产生的质子动力将 ADP 转化为 ATP。叶绿体 ATP 合酶由 CFo 和 CF1 模块组成,其中由叶绿体基因参与的亚基产生于两个多顺反子叶绿体转录单位 *atpI-H-F-A* 和 *atpB-E*^[122]。PPR 蛋白 WSL4^[32]、ATP4^[47]通过影响合酶成员的剪接和翻译,影响叶绿体中 ATP 的合成过程;此外,在叶绿体基质中存在叶绿体蛋白酶体 clp 复合体、叶绿体 RNA 聚合酶复合体以及一些核糖体蛋白^[56]。PPR 蛋白 WSL^[42]、CRR2^[68]、CLB19^[109]的突变影响这些途径叶绿体 mRNA 的成熟过程。

3.2 PPR 蛋白在细胞核中的功能

有一类特殊的 PPR 蛋白,亚细胞定位于细胞核,包括 GRP23、PNM1、SORA1 和 OsNPPR1。其中 GRP23 只定位于细胞核,与 RNA 聚合酶 II 亚基 III 互作,突变后致死^[123]。PNM1 双定位于细胞核和线粒体,其突变体的致死表型只与线粒体定位有关,在细胞核中 PNM1 可与转录因子 TCP 互作,调控线粒体氧化磷酸化过程相关的核基因表达^[124]。GRP23

与细胞核 RNA 聚合酶 II 亚基 III 互作,PNM1 与细胞核转录因子 TCP8 和 NAP1 互作,说明 PPR 定位于细胞核可以影响核 mRNA 的转录和转录后调控进程。此外,TCP8 转录因子特异性的转录与线粒体氧化磷酸化途径相关的细胞核基因^[125],说明定位于细胞核的 PPR 蛋白可能通过参与定位于细胞器的核基因的转录后调控过程,参与细胞器的代谢过程。在水稻中,OsNPPR1 是定位于细胞核的 PPR 蛋白,但却影响了线粒体的功能,猜测可能是参与了细胞核中与线粒体发育相关基因的转录后调控而间接影响线粒体发育^[118];SOAR1 双定位于细胞核和胞质,参与 ABA 信号途径,作用于 ABAR1 下游和 ABI5 的上游^[126]。

4 PPR 功能展望

本文系统综述了水稻、玉米、拟南芥中 PPR 蛋白参与转录后调控的分子机理和性状表现。PPR 蛋白可参与整个植物生育期的发育过程,影响植株的生长,对植物的正常长成有重要作用。近年来,对 PPR 成员的功能研究也越来越多。但是,仍有一些重要的科学问题没有解决:(1)庞大的 PPR 蛋白家族成员是否仅调控 100 多个细胞器基因的表达;(2)E 和 E+型的 PLS PPR 蛋白结合底物后,招募编辑酶的分子机制还未知;(3)萝卜的不育花器官中成熟毒蛋白 ORF138 的含量极高,而含育性恢复基因 Rfo 的可育植株中,各组织毒蛋白含量均显著下降。但是,不管在可育或不育的植株中,*ORF138* 转录物含量不受影响,虽然参与翻译的过程,但是调控翻译的机制还不清楚;(4)参与 RNA 切割的线粒体 PPR 蛋白的切割机制还未知;(5)虽然通过对 PPR10 的分子机理进行系统的研究,发现了可能存在的 PPR 基序与底物结合的“密码”^[99],但是由于 PPR 家族各成员之间保守性相差较大,所以“密码”并不适用于所有的 PPR 成员,是否有更精细明确的结合方式存在还有待探索。

细胞器基因的正常表达,需要 PPR 家族成员协同工作,研究 PPR 蛋白可定向控制细胞器基因的表达,为利用生物工程技术,改良作物光合作用和呼吸作用进程提供理论基础。

参考文献(References):

- [1] Manthey GM, McEwen JE. The product of the nuclear gene *PET309* is required for translation of mature mRNA and stability or production of intron-containing RNAs derived from the mitochondrial *COXI* locus of *Saccharomyces cerevisiae*. *EMBO J*, 1995, 14(16): 4031–4043. [DOI]
- [2] Coffin JW, Dhillon R, Ritzel RG, Nargang FE. The *Neurospora crassa* *cya-5* nuclear gene encodes a protein with a region of homology to the *Saccharomyces cerevisiae* *PET309* protein and is required in a post-transcriptional step for the expression of the mitochondrially encoded *COXI* protein. *Curr Genet*, 1997, 32(4): 273–280. [DOI]
- [3] Lurin C, Andrés C, Aubourg S, Bellaoui M, Bitton F, Bruyere C, Caboche M, Debast C, Gualberto J, Hoffmann B, Lecharny A, Le Ret M, Martin-Magniette ML, Mireau H, Peeters N, Renou JP, Szurek B, Taconnat L, Small I. Genome-wide analysis of *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis. *Plant Cell*, 2004, 16(8): 2089–2103. [DOI]
- [4] Bonen L. *Cis*- and *trans*-splicing of group II introns in plant mitochondria. *Mitochondrion*, 2008, 8(1): 26–34. [DOI]
- [5] Brown GG, des Francs-Small CC, Ostersetter-Biran O. Group II intron splicing factors in plant mitochondria. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 35. [DOI]
- [6] Huang WH, Zhu YJ, Wu WJ, Li X, Zhang DL, Yin P, Huang JR. The pentatricopeptide repeat protein SOT5/EMB2279 is required for plastid *rpl2* and *trnK* intron splicing. *Plant Physiol*, 2018, 177(2): 684–697. [DOI]
- [7] De Longevialle AF, Meyer EH, Andrés C, Taylor NL, Lurin C, Millar AH, Small ID. The pentatricopeptide repeat gene *OTP43* is required for *trans*-splicing of the mitochondrial *nad1* intron 1 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2007, 19(10): 3256–3265. [DOI]
- [8] Wu MM, Ren YL, Cai MH, Wang YL, Zhu SS, Zhu JP, Hao YY, Teng X, Zhu XP, Jing RN, Zhang H, Zhong MS, Wang YF, Lei CL, Zhang X, Guo XP, Cheng ZJ, Lin QB, Wang J, Jiang L, Bao YQ, Wang YH, Wan JM. Rice *FLOURY ENDOSPERM10* encodes a pentatricopeptide repeat protein that is essential for the *trans*-splicing of mitochondrial *nad1* intron 1 and endosperm development. *New Phytol*, 2019, 223(2): 736–750. [DOI]
- [9] Ren XM, Pan ZY, Zhao HL, Zhao JL, Cai MJ, Li J, Zhang ZX, Qiu FZ. EMPTY PERICARP11 serves as a factor for splicing of mitochondrial *nad1* intron and is required to ensure proper seed development in maize. *J Exp Bot*, 2017, 68(16): 4571–4581. [DOI]
- [10] Qi WW, Yang Y, Feng XZ, Zhang ML, Song RT. Mitochondrial function and maize kernel development requires Dek2, a pentatricopeptide repeat protein involved in *nad1* mRNA splicing. *Genetics*, 2017, 205(1): 239–249. [DOI]
- [11] Sun Y, Huang JY, Zhong S, Gu HY, He S, Qu LJ. Novel DYW-type pentatricopeptide repeat (PPR) protein BLX controls mitochondrial RNA editing and splicing essential for early seed development of *Arabidopsis*. *J Genet Genomics*, 2018, 45(3): 155–168. [DOI]
- [12] Sun F, Zhang XY, Shen Y, Wang HC, Liu R, Wang XM, Gao DH, Yang YZ, Liu YW, Tan BC. The pentatricopeptide repeat protein EMPTY PERICARP8 is required for the splicing of three mitochondrial introns and seed development in maize. *Plant J*, 2018, 95(5): 919–932. [DOI]
- [13] Sun F, Xiu ZH, Jiang RC, Liu YW, Zhang XY, Yang YZ, Li XJ, Zhang X, Wang Y, Tan BC. The mitochondrial pentatricopeptide repeat protein EMP12 is involved in the splicing of three *nad2* introns and seed development in maize. *J Exp Bot*, 2019, 70(3): 963–972. [DOI]
- [14] Dai DW, Luan SC, Chen XZ, Wang Q, Feng Y, Zhu CG, Qi WW, Song RT. Maize Dek37 encodes a P-type PPR protein that affects *cis*-splicing of mitochondrial *nad2* intron 1 and seed development. *Genetics*, 2018, 208(3): 1069–1082. [DOI]
- [15] Cai MJ, Li SZ, Sun F, Sun Q, Zhao HL, Ren XM, Zhao YX, Tan BC, Zhang ZX, Qiu FZ. *Emp10* encodes a mitochondrial PPR protein that affects the *cis*-splicing of *nad2* intron 1 and seed development in maize. *Plant J*, 2017, 91(1): 132–144. [DOI]
- [16] Zhao P, Wang F, Li N, Shi DQ, Yang WC. Pentatricopeptide repeat protein MID1 modulates *nad2* intron 1 splicing and *Arabidopsis* development. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 2008. [DOI]
- [17] Weissenberger S, Soll J, Carrie C. The PPR protein SLOW GROWTH 4 is involved in editing of *nad4* and affects the splicing of *nad2* intron 1. *Plant Mol Biol*, 2017, 93(4–5): 355–368. [DOI]
- [18] Liu Y, He JN, Chen ZZ, Ren XZ, Hong XH, Gong ZZ. *ABA overly-sensitive 5 (ABO5)*, encoding a pentatricopeptide repeat protein required for *cis*-splicing of mitochondrial *nad2* intron 3, is involved in the abscisic acid response in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2010, 63(5): 749–765. [DOI]
- [19] Yang YZ, Ding S, Wang Y, Wang HC, Liu XY, Sun F, Xu CH, Liu BH, Tan BC. PPR20 is required for the *cis*-splicing of mitochondrial *nad2* intron 3 and seed

- development in maize. *Plant Cell Physiol*, 2020, 61(2): 370–380. [DOI]
- [20] Wang CD, Aubé F, Quadrado M, Dargel-Graffin C, Mireau H. Three new pentatricopeptide repeat proteins facilitate the splicing of mitochondrial transcripts and complex I biogenesis in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2018, 69(21): 5131–5140. [DOI]
- [21] Xiu ZH, Sun F, Shen Y, Zhang XY, Jiang RC, Bonnard G, Zhang JH, Tan BC. EMPTY PERICARP16 is required for mitochondrial *nad2* intron 4 *cis*-splicing, complex I assembly and seed development in maize. *Plant J*, 2016, 85(4): 507–519. [DOI]
- [22] Ren ZJ, Fan KJ, Fang T, Zhang JJ, Yang L, Wang JH, Wang GY, Liu YJ. Maize *empty pericarp602* encodes a P-type PPR protein that is essential for seed development. *Plant Cell Physiol*, 2019, 60(8): 1734–1746. [DOI]
- [23] Ren RC, Wang LL, Zhang L, Zhao YJ, Wu JW, Wei YM, Zhang XS, Zhao XY. DEK43 is a P-type pentatricopeptide repeat (PPR) protein responsible for the *cis*-splicing of *nad4* in maize mitochondria. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62(3): 299–313. [DOI]
- [24] Chen XZ, Feng F, Qi WW, Xu LM, Yao DS, Wang Q, Song RT. Dek35 encodes a PPR protein that affects *cis*-splicing of mitochondrial *nad4* intron 1 and seed development in maize. *Mol Plant*, 2017, 10(3): 427–441. [DOI]
- [25] Pan ZY, Liu M, Xiao ZY, Ren XM, Zhao HL, Gong DM, Liang K, Tan ZD, Shao YQ, Qiu FZ. ZmSMK9, a pentatricopeptide repeat protein, is involved in the *cis*-splicing of *nad5*, kernel development and plant architecture in maize. *Plant Sci*, 2019, 288: 110205. [DOI]
- [26] Des Francs-Small CC, De Longevialle AF, Li YH, Lowe E, Tanz SK, Smith C, Bevan MW, Small I. The pentatricopeptide repeat proteins TANG2 and ORGANELLE TRANSCRIPT PROCESSING439 are involved in the splicing of the multipartite *nad5* transcript encoding a subunit of mitochondrial complex I. *Plant Physiol*, 2014, 165(4): 1409–1416. [DOI]
- [27] Koprivova A, Des Francs-Small CC, Calder G, Mugford ST, Tanz S, Lee BR, Zechmann B, Small I, Kopriva S. Identification of a pentatricopeptide repeat protein implicated in splicing of intron 1 of mitochondrial *nad7* transcripts. *J Biol Chem*, 2010, 285(42): 32192–32199. [DOI]
- [28] Haili N, Planchard N, Arnal N, Quadrado M, Vrielynck N, Dahan J, Des Francs-Small CC, Mireau H. The MTL1 pentatricopeptide repeat protein is required for both translation and splicing of the mitochondrial *NADH DEHYDROGENASE SUBUNIT7* mRNA in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2016, 170(1): 354–366. [DOI]
- [29] De Longevialle AF, Small ID, Lurin C. Nuclearly encoded splicing factors implicated in RNA splicing in higher plant organelles. *Mol Plant*, 2010, 3(4): 691–705. [DOI]
- [30] PYLE AM. Group II Intron Self-Splicing. *Annu Rev Biophys*, 2016, 45(1): 183–205. [DOI]
- [31] MICHEL F, UMESONO K, OZEKI H. Comparative and functional anatomy of group II catalytic introns—a review. *Gene*, 1989, 82(1): 5–30. [DOI]
- [32] Wang Y, Ren YL, Zhou KN, Liu LL, Wang JJ, Xu Y, Zhang H, Zhang L, Feng ZM, Wang LW, Ma WW, Wang YL, Guo XP, Zhang X, Lei CL, Cheng ZJ, Wan JM. *WHITE STRIPE LEAF4* encodes a novel P-type PPR protein required for chloroplast biogenesis during early leaf development. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1116. [DOI]
- [33] Beick S, Schmitz-Linneweber C, Williams-Carrier R, Jensen B, Barkan A. The pentatricopeptide repeat protein PPR5 stabilizes a specific tRNA precursor in maize chloroplasts. *Mol Cell Biol*, 2008, 28(17): 5337–5347. [DOI]
- [34] Wang XM, Yang ZP, Zhang Y, Zhou W, Zhang AH, Lu CM. Pentatricopeptide repeat protein PHOTOSYSTEM I BIOGENESIS FACTOR2 is required for splicing of *ycf3*. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62(11): 1741–1761. [DOI]
- [35] Khrouchtchova A, Monde RA, Barkan A. A short PPR protein required for the splicing of specific group II introns in angiosperm chloroplasts. *RNA*, 2012, 18(6): 1197–1209. [DOI]
- [36] de Longevialle AF, Hendrickson L, Taylor NL, Delannoy E, Lurin C, Badger M, Millar AH, Small I. The pentatricopeptide repeat gene OTP51 with two LAGLIDADG motifs is required for the *cis*-splicing of plastid *ycf3* intron 2 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2008, 56(1): 157–168. [DOI]
- [37] Chateigner-Boutin AL, Des Francs-Small CC, Delannoy E, Kahlau S, Tanz SK, De Longevialle AF, Fujii S, Small I. OTP70 is a pentatricopeptide repeat protein of the E subgroup involved in splicing of the plastid transcript *rpoC1*. *Plant J*, 2011, 65(4): 532–542. [DOI]
- [38] Schmitz-Linneweber C, Williams-Carrier RE, Williams-Voelker PM, Kroeger TS, Vichas A, Barkan A. A pentatricopeptide repeat protein facilitates the *trans*-splicing of the maize chloroplast *rps12* pre-mRNA. *Plant Cell*, 2006, 18(10): 2650–2663. [DOI]
- [39] Aryamanesh N, Ruwe H, Sanglard LVP, Eshraghi L, Bussell JD, Howell KA, Small I, Des Francs-Small CC. The pentatricopeptide repeat protein EMB2654 is essential for *trans*-splicing of a chloroplast small ribosomal subunit transcript. *Plant Physiol*, 2017, 173(2): 1164–1176. [DOI]

- [40] Lee K, Park SJ, des Francs-Small CC, Whitby M, Small I, Kang H. The coordinated action of PPR4 and EMB2654 on each intron half mediates *trans*-splicing of *rps12* transcripts in plant chloroplasts. *Plant J*, 2019, 100(6): 1193–1207. [DOI]
- [41] Liu X, Lan J, Huang YS, Cao PH, Zhou CL, Ren YK, He NQ, Liu SJ, Tian YL, Nguyen T, Jiang L, Wan JM. Corrigendum: WSL5, a pentatricopeptide repeat protein, is essential for chloroplast biogenesis in rice under cold stress. *J Exp Bot*, 2018, 69(18): 4495. [DOI]
- [42] Tan JJ, Tan ZH, Wu FQ, Sheng PK, Heng YQ, Wang XH, Ren YL, Wang JL, Guo XP, Zhang X, Cheng ZJ, Jiang L, Liu XM, Wang HY, Wan JM. A novel chloroplast-localized pentatricopeptide repeat protein involved in splicing affects chloroplast development and abiotic stress response in rice. *Mol Plant*, 2014, 7(8): 1329–1349. [DOI]
- [43] Barkan A, Small I. Pentatricopeptide repeat proteins in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 415–442. [DOI]
- [44] Pfalz J, Bayraktar OA, Prikrýl J, Barkan A. Site-specific binding of a PPR protein defines and stabilizes 5' and 3' mRNA termini in chloroplasts. *EMBO J*, 2009, 28(14): 2042–2052. [DOI]
- [45] Barkan A, Walker M, Nolasco M, Johnson D. A nuclear mutation in maize blocks the processing and translation of several chloroplast mRNAs and provides evidence for the differential translation of alternative mRNA forms. *EMBO J*, 1994, 13(13): 3170–3181. [DOI]
- [46] Meierhoff K, Felder S, Nakamura T, Bechtold N, Schuster G. HCF152, an *Arabidopsis* RNA binding pentatricopeptide repeat protein involved in the processing of chloroplast *psbB-psbT-psbH-petB-petD* RNAs. *Plant Cell*, 2003, 15(6): 1480–1495. [DOI]
- [47] Zoschke R, Kroeger T, Belcher S, Schöttler MA, Barkan A, Schmitz-Linneweber C. The pentatricopeptide repeat-SMR protein ATP4 promotes translation of the chloroplast *atpB/E* mRNA. *Plant J*, 2012, 72(4): 547–558. [DOI]
- [48] Johnson X, Wostrikoff K, Finazzi G, Kuras R, Schwarz C, Bujaldon S, Nickelsen J, Stern DB, Wollman FA, Vallon O. MRL1, a conserved pentatricopeptide repeat protein, is required for stabilization of *rbcL* mRNA in *Chlamydomonas* and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22(1): 234–248. [DOI]
- [49] Cai WH, Okuda K, Peng LW, Shikanai T. PROTON GRADIENT REGULATION 3 recognizes multiple targets with limited similarity and mediates translation and RNA stabilization in plastids. *Plant J*, 2011, 67(2): 318–327. [DOI]
- [50] Hammani K, Takenaka M, Miranda R, Barkan A. A PPR protein in the PLS subfamily stabilizes the 5'-end of processed *rpl16* mRNAs in maize chloroplasts. *Nucleic Acids Res*, 2016, 44(9): 4278–4288. [DOI]
- [51] Ruwe H, Wang GW, Gusewski S, Schmitz-Linneweber C. Systematic analysis of plant mitochondrial and chloroplast small RNAs suggests organelle-specific mRNA stabilization mechanisms. *Nucleic Acids Res*, 2016, 44(15): 7406–7417. [DOI]
- [52] Lee K, Han JH, Park YI, des Francs-Small CC, Small I, Kang H. The mitochondrial pentatricopeptide repeat protein PPR19 is involved in the stabilization of *NADH dehydrogenase 1* transcripts and is crucial for mitochondrial function and *Arabidopsis thaliana* development. *New Phytol*, 2017, 215(1): 202–216. [DOI]
- [53] Wang CD, Aubé F, Planchard N, Quadrado M, Dargel-Graffin C, Nogué F, Mireau H. The pentatricopeptide repeat protein MTSF2 stabilizes a *nad1* precursor transcript and defines the 3' end of its 5' -half intron. *Nucleic Acids Res*, 2017, 45(10): 6119–6134. [DOI]
- [54] Haïli N, Arnal N, Quadrado M, Amiar S, Tcherkez G, Dahan J, Briozzo P, des Francs-Small CC, Vrielynck N, Mireau H. The pentatricopeptide repeat MTSF1 protein stabilizes the *nad4* mRNA in *Arabidopsis* mitochondria. *Nucleic Acids Res*, 2013, 41(13): 6650–6663. [DOI]
- [55] Zhang YF, Suzuki M, Sun F, Tan BC. The Mitochondrion-Targeted PENTATRICOPEPTIDE REPEAT78 protein is required for *nad5* mature mRNA stability and seed development in maize. *Mol Plant*, 2017, 10(10): 1321–1333. [DOI]
- [56] Zhang L, Zhou W, Che LP, Rochaix JD, Lu CM, Li WJ, Peng LW. PPR Protein BFA2 is essential for the accumulation of the *atpH/F* transcript in chloroplasts. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 446. [DOI]
- [57] Hanson MR, Bentolila S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development. *Plant Cell*, 2004, 16 Suppl(Suppl): S154–S169. [DOI]
- [58] Dahan J, Mireau H. The Rf and Rf-like PPR in higher plants, a fast-evolving subclass of PPR genes. *RNA Biol*, 2013, 10(9): 1469–1476. [DOI]
- [59] Bentolila S, Alfonso AA, Hanson MR. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(16): 10887–10892. [DOI]
- [60] Brown GG, Formanová N, Jin H, Wargachuk R, Dendy C, Patil P, Laforest M, Zhang JF, Cheung WY, Landry BS. The radish Rfo restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats. *Plant J*, 2003, 35(2): 262–272. [DOI]
- [61] Klein RR, Klein PE, Mullet JE, Minx P, Rooney WL,

- Schertz KF. Fertility restorer locus *Rf1* of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) encodes a pentatricopeptide repeat protein not present in the colinear region of rice chromosome 12. *Theor Appl Genet*, 2005, 111(6): 994–1012. [DOI]
- [62] Komori T, Ohta S, Murai N, Takakura Y, Kuraya Y, Suzuki S, Hiei Y, Imaseki H, Nitta N. Map-based cloning of a fertility restorer gene, *Rf-1*, in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant J*, 2004, 37(3): 315–325. [DOI]
- [63] Wang ZH, Zou YJ, Li XY, Zhang QY, Chen LT, Wu H, Su DH, Chen YL, Guo JX, Luo D, Long YM, Zhong Y, Liu YG. Cytoplasmic male sterility of rice with boro II cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 676–687. [DOI]
- [64] Hölzle A, Jonietz C, Törjek O, Altmann T, Binder S, Forner J. A RESTORER OF FERTILITY-like PPR gene is required for 5'-end processing of the *nad4* mRNA in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2011, 65(5): 737–744. [DOI]
- [65] Jonietz C, Forner J, Hölzle A, Thuss S, Binder S. RNA PROCESSING FACTOR2 is required for 5' end processing of *nad9* and *cox3* mRNAs in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2010, 22(2): 443–453. [DOI]
- [66] Jonietz C, Forner J, Hildebrandt T, Binder S. RNA PROCESSING FACTOR3 is crucial for the accumulation of mature *ccmC* transcripts in mitochondria of *Arabidopsis* accession Columbia. *Plant Physiol*, 2011, 157(3): 1430–1439. [DOI]
- [67] Hauler A, Jonietz C, Stoll B, Stoll K, Braun HP, Binder S. RNA processing factor 5 is required for efficient 5' cleavage at a processing site conserved in RNAs of three different mitochondrial genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2013, 74(4): 593–604. [DOI]
- [68] Hashimoto M, Endo T, Peltier G, Tasaka M, Shikanai T. A nucleus-encoded factor, CRR2, is essential for the expression of chloroplast *ndhB* in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2003, 36(4): 541–549. [DOI]
- [69] Okuda K, Chateigner-Boutin AL, Nakamura T, Delannoy E, Sugita M, Myouga F, Motohashi R, Shinozaki K, Small I, Shikanai T. Pentatricopeptide repeat proteins with the DYW motif have distinct molecular functions in RNA editing and RNA cleavage in *Arabidopsis* chloroplasts. *Plant Cell*, 2009, 21(1): 146–156. [DOI]
- [70] Liu S, Melonek J, Boykin L M, Small I, Howell KA. PPR-SMRs: ancient proteins with enigmatic functions. *RNA Biol*, 2013, 10(9): 1501–1510. [DOI]
- [71] Zhou W, Lu QT, Li QW, Wang L, Ding SH, Zhang AH, Wen XG, Zhang LX, Lu CM. PPR-SMR protein SOT1 has RNA endonuclease activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114(8): E1554–E1563. [DOI]
- [72] Zoschke R, Watkins KP, Miranda RG, Barkan A. The PPR-SMR protein PPR53 enhances the stability and translation of specific chloroplast RNAs in maize. *Plant J*, 2016, 85(5): 594–606. [DOI]
- [73] Hazle T, Bonen L. Comparative analysis of sequences preceding protein-coding mitochondrial genes in flowering plants. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(5): 1101–1112. [DOI]
- [74] Manavski N, Guyon V, Meurer J, Wienand U, Brettschneider R. An essential pentatricopeptide repeat protein facilitates 5' maturation and translation initiation of *rps3* mRNA in maize mitochondria. *Plant Cell*, 2012, 24(7): 3087–3105. [DOI]
- [75] Yan JJ, Zhang QX, Yin P. RNA editing machinery in plant organelles. *Sci China Life Sci*, 2018, 61(2): 162–169. [DOI]
- [76] Walbot V. RNA editing fixes problems in plant mitochondrial transcripts. *Trends Genet*, 1991, 7(2): 37–39. [DOI]
- [77] Small ID, Schallenberg-Rudinger M, Takenaka M, Mireau H, Ostersetzer-Biran O. Plant organellar RNA editing: what 30 years of research has revealed. *Plant J*, 2020, 101(5): 1040–1056. [DOI]
- [78] Corneille S, Lutz K, Maliga P. Conservation of RNA editing between rice and maize plastids: are most editing events dispensable? *Mol Gen Genet*, 2000, 264(4): 419–424. [DOI]
- [79] Li XJ, Zhang YF, Hou MM, Sun F, Shen Y, Xiu ZH, Wang XM, Chen ZL, Sun SSM, Small I, Tan BC. *Small kernel 1* encodes a pentatricopeptide repeat protein required for mitochondrial *nad7* transcript editing and seed development in maize (*Zea mays*) and rice (*Oryza sativa*). *Plant J*, 2014, 79(5): 797–809. [DOI]
- [80] Wang HC, Sayyed A, Liu XY, Yang YZ, Sun F, Wang Y, Wang MD, Tan BC. SMALL KERNEL4 is required for mitochondrial *cox1* transcript editing and seed development in maize. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62(6): 777–792. [DOI]
- [81] Liu YJ, Xiu ZH, Meeley R, Tan BC. *Empty pericarp5* encodes a pentatricopeptide repeat protein that is required for mitochondrial RNA editing and seed development in maize. *Plant Cell*, 2013, 25(3): 868–883. [DOI]
- [82] Sun F, Wang XM, Bonnard G, Shen Y, Xiu ZH, Li XJ, Gao DH, Zhang ZH, Tan BC. *Empty pericarp7* encodes a mitochondrial E-subgroup pentatricopeptide repeat protein that is required for *ccmFn* editing, mitochondrial function and seed development in maize. *Plant J*, 2015, 84(2): 283–295. [DOI]
- [83] Yang YZ, Ding S, Wang HC, Sun F, Huang WL, Song S,

- Xu CH, Tan BC. The pentatricopeptide repeat protein EMP9 is required for mitochondrial *ccmB* and *rps4* transcript editing, mitochondrial complex biogenesis and seed development in maize. *New Phytol*, 2017, 214(2): 782–795. [DOI]
- [84] Li XL, Huang WL, Yang HH, Jiang RC, Sun F, Wang HC, Zhao J, Xu CH, Tan BC. EMP18 functions in mitochondrial *atp6* and *cox2* transcript editing and is essential to seed development in maize. *New Phytol*, 2019, 221(2): 896–907. [DOI]
- [85] Qi WW, Tian ZR, Lu L, Chen XZ, Chen XZ, Zhang W, Song RT. Editing of mitochondrial transcripts *nad3* and *cox2* by Dek10 is essential for mitochondrial function and maize plant development. *Genetics*, 2017, 205(4): 1489–1501. [DOI]
- [86] Li XJ, Gu W, Sun SL, Chen ZL, Chen J, Song WB, Zhao HM, Lai JS. *Defective kernel 39* encodes a PPR protein required for seed development in maize. *J Integr Plant Biol*, 2018, 60(1): 45–64. [DOI]
- [87] Ding S, Liu XY, Wang HC, Wang Y, Tang JJ, Yang YZ, Tan BC. SMK6 mediates the C-to-U editing at multiple sites in maize mitochondria. *J Plant Physiol*, 2019, 240: 152992. [DOI]
- [88] Wang Y, Liu XY, Yang YZ, Huang J, Sun F, Lin JS, Gu ZQ, Sayyed A, Xu CH, Tan BC. *Empty Pericarp21* encodes a novel PPR-DYW protein that is required for mitochondrial RNA editing at multiple sites, complexes I and V biogenesis, and seed development in maize. *PLoS Genet*, 2019, 15(8): e1008305. [DOI]
- [89] Doniwa Y, Ueda M, Ueta M, Wada A, Kadowaki KI, Tsutsumi N. The involvement of a PPR protein of the P subfamily in partial RNA editing of an *Arabidopsis* mitochondrial transcript. *Gene*, 2010, 454(1–2): 39–46. [DOI]
- [90] Boussardon C, Salone V, Avon A, Berthomé R, Hammani K, Okuda K, Shikanai T, Small I, Lurin C. Two interacting proteins are necessary for the editing of the *NdhD-1* site in *Arabidopsis* plastids. *Plant Cell*, 2012, 24(9): 3684–3694. [DOI]
- [91] Okuda K, Myouga F, Motohashi R, Shinozaki K, Shikanai T. Conserved domain structure of pentatricopeptide repeat proteins involved in chloroplast RNA editing. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(19): 8178–8183. [DOI]
- [92] Sung TY, Tseng CC, Hsieh MH. The SLO1 PPR protein is required for RNA editing at multiple sites with similar upstream sequences in *Arabidopsis* mitochondria. *Plant J*, 2010, 63(3): 499–511. [DOI]
- [93] Verbitskiy D, van der Merwe JA, Zehrmann A, Härtel B, Takenaka M. The E-class PPR protein MEF3 of *Arabidopsis thaliana* can also function in mitochondrial RNA editing with an additional DYW domain. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(2): 358–367. [DOI]
- [94] Okuda K, Chateigner-Boutin AL, Nakamura T, Delannoy E, Sugita M, Myouga F, Motohashi R, Shinozaki K, Small I, Shikanai T. Pentatricopeptide repeat proteins with the DYW motif have distinct molecular functions in RNA editing and RNA cleavage in *Arabidopsis* chloroplasts. *Plant Cell*, 2009, 21(1): 146–156. [DOI]
- [95] Okuda K, Hammani K, Tanz SK, Peng LW, Fukao Y, Myouga F, Motohashi R, Shinozaki K, Small I, Shikanai T. The pentatricopeptide repeat protein OTP82 is required for RNA editing of plastid *ndhB* and *ndhG* transcripts. *Plant J*, 2010, 61(2): 339–349. [DOI]
- [96] Hammani K, Okuda K, Tanz SK, Chateigner-Boutin AL, Shikanai T, Small I. A study of new *Arabidopsis* chloroplast RNA editing mutants reveals general features of editing factors and their target sites. *Plant Cell*, 2009, 21(11): 3686–3699. [DOI]
- [97] Zehrmann A, Van Der Merwe J, Verbitskiy D, Härtel B, Brennicke A, Takenaka M. The DYW-class PPR protein MEF7 is required for RNA editing at four sites in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *RNA Biol*, 2012, 9(2): 155–161. [DOI]
- [98] Takenaka M. MEF9, an E-subclass pentatricopeptide repeat protein, is required for an RNA editing event in the *nad7* transcript in mitochondria of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2010, 152(2): 939–947. [DOI]
- [99] Verbitskiy D, Härtel B, Zehrmann A, Brennicke A, Takenaka M. The DYW-E-PPR protein MEF14 is required for RNA editing at site *matR*-1895 in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 2011, 585(4): 700–704. [DOI]
- [100] Kim SR, Yang JI, Moon S, Ryu CH, An K, Kim KM, Yim J, An G. Rice OGR1 encodes a pentatricopeptide repeat-DYW protein and is essential for RNA editing in mitochondria. *Plant J*, 2009, 59(5): 738–749. [DOI]
- [101] Toda T, Fujii S, Noguchi K, Kazama T, Toriyama K. Rice MPR25 encodes a pentatricopeptide repeat protein and is essential for RNA editing of *nad5* transcripts in mitochondria. *Plant J*, 2012, 72(3): 450–460. [DOI]
- [102] Zhang ZG, Cui XA, Wang YW, Wu JX, Gu XF, Lu TG. The RNA editing factor WSP1 is essential for chloroplast development in rice. *Mol Plant*, 2017, 10(1): 86–98. [DOI]
- [103] Rugen N, Straube H, Franken LE, Braun HP, Eubel H. Complexome profiling reveals association of PPR proteins with ribosomes in the mitochondria of plants. *Mol Cell Proteomics*, 2019, 18(7): 1345–1362. [DOI]
- [104] Chateigner-Boutin AL, Hanson MR. Developmental co-variation of RNA editing extent of plastid editing sites exhibiting similar *cis*-elements. *Nucleic Acids Res*,

- 2003, 31(10): 2586–2594. [DOI]
- [105] Yan JJ, Zhang QX, Guan ZY, Wang Q, Li L, Ruan FY, Lin RC, Zou TT, Yin P. MORF9 increases the RNA-binding activity of PLS-type pentatricopeptide repeat protein in plastid RNA editing. *Nat Plants*, 2017, 3: 17037. [DOI]
- [106] Cheng SF, Gutmann B, Zhong X, Ye YT, Fisher MF, Bai FQ, Castleden I, Song Y, Song B, Huang JY, Liu X, Xu X, Lim BL, Bond CS, Yiu SM, Small I. Redefining the structural motifs that determine RNA binding and RNA editing by pentatricopeptide repeat proteins in land plants. *Plant J*, 2016, 85(4): 532–547. [DOI]
- [107] Barkan A, Rojas M, Fujii S, Yap A, Chong YS, Bond CS, Small I. A combinatorial amino acid code for RNA recognition by pentatricopeptide repeat proteins. *PLoS Genet*, 2012, 8(8): e1002910. [DOI]
- [108] Petricka JJ, Clay NK, Nelson TM. Vein patterning screens and the defectively organized tributaries mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2008, 56(2): 251–263. [DOI]
- [109] Chateigner-Boutin AL, Ramos-Vega M, Guevara-García A, Andrés C, De La Luz Gutiérrez-Nava M, Cantero A, Delannoy E, Jiménez LF, Lurin C, Small I, León P. CLB19, a pentatricopeptide repeat protein required for editing of *rpoA* and *clpP* chloroplast transcripts. *Plant J*, 2008, 56(4): 590–602. [DOI]
- [110] Zhou WB, Cheng YX, Yap A, Chateigner-Boutin AL, Delannoy E, Hammani K, Small I, Huang JR. The *Arabidopsis* gene *YS1* encoding a DYW protein is required for editing of *rpoB* transcripts and the rapid development of chloroplasts during early growth. *Plant J*, 2009, 58(1): 82–96. [DOI]
- [111] Mei C, Jiang SC, Lu YF, Wu FQ, Yu YT, Liang S, Feng XJ, Comeras SP, Lu K, Wu Z, Wang XF, Zhang DP. *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat protein SOAR1 plays a critical role in abscisic acid signalling. *J Exp Bot*, 2014, 65(18): 5317–5330. [DOI]
- [112] Millar AH, Whelan J, Soole KL, Day DA. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2011, 62: 79–104. [DOI]
- [113] Lee CP, Taylor NL, Millar AH. Recent advances in the composition and heterogeneity of the *Arabidopsis* mitochondrial proteome. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 4. [DOI]
- [114] Zhu CG, Jin GP, Fang P, Zhang Y, Feng XZ, Tang YP, Qi WW, Song RT. Maize pentatricopeptide repeat protein DEK41 affects *cis*-splicing of mitochondrial *nad4* intron 3 and is required for normal seed development. *J Exp Bot*, 2019, 70(15): 3795–3808. [DOI]
- [115] Ren RC, Lu XD, Zhao YJ, Wei YM, Wang LL, Zhang L, Zhang WT, Zhang CY, Zhang XS, Zhao XY. Pentatricopeptide repeat protein DEK40 is required for mitochondrial function and kernel development in maize. *J Exp Bot*, 2019, 70(21): 6163–6179. [DOI]
- [116] Hirst J. Mitochondrial complex I. *Annu Rev Biochem*, 2013, 82: 551–575. [DOI]
- [117] Noctor G, De Paepe R, Foyer CH. Mitochondrial redox biology and homeostasis in plants. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(3): 125–134. [DOI]
- [118] Hao YY, Wang YL, Wu MM, Zhu XP, Teng X, Sun YL, Zhu JP, Zhang YY, Jing RN, Lei J, Li JF, Bao XH, Wang CM, Wang YH, Wan JM. The nuclear-localized PPR protein OsNPPR1 is important for mitochondrial function and endosperm development in rice. *J Exp Bot*, 2019, 70(18): 4705–4720. [DOI]
- [119] Wu J, Sun YF, Zhao YN, Zhang J, Luo L, Li M, Wang JL, Yu H, Liu GF, Yang LS, Xiong GS, Zhou JM, Zuo JR, Wang YH, Li JY. Deficient plastidic fatty acid synthesis triggers cell death by modulating mitochondrial reactive oxygen species. *Cell Res*, 2015, 25(5): 621–633. [DOI]
- [120] Young TE, Gallie DR. Regulation of programmed cell death in maize endosperm by abscisic acid. *Plant Mol Biol*, 2000, 42(2): 397–414. [DOI]
- [121] Young TE, Gallie DR, Demason DA. Ethylene-mediated programmed cell death during maize endosperm development of wild-type and *shrunk2* genotypes. *Plant Physiol*, 1997, 115(2): 737–751. [DOI]
- [122] Hahn A, Vonck J, Mills DJ, Meier T, Kühlbrandt W. Structure, mechanism, and regulation of the chloroplast ATP synthase. *Science*, 2018, 360(6389): eaat4318. [DOI]
- [123] Ding YH, Liu NY, Tang ZS, Liu J, Yang WC. *Arabidopsis* GLUTAMINE-RICH PROTEIN23 is essential for early embryogenesis and encodes a novel nuclear PPR motif protein that interacts with RNA polymerase II subunit III. *Plant Cell*, 2006, 18(4): 815–830. [DOI]
- [124] Hammani K, Gobert A, Hleibieh K, Choulier L, Small I, Giegé P. An *Arabidopsis* dual-localized pentatricopeptide repeat protein interacts with nuclear proteins involved in gene expression regulation. *Plant Cell*, 2011, 23(2): 730–740. [DOI]
- [125] Martín-Trillo M, Cubas P. TCP genes: a family snapshot ten years later. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(1): 31–39. [DOI]
- [126] Mei C, Jiang SC, Lu YF, Wu FQ, Yu YT, Liang S, Feng XJ, Comeras SP, Lu K, Wu Z, Wang XF, Zhang DP. *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat protein SOAR1 plays a critical role in abscisic acid signalling. *J Exp Bot*, 2014, 65(18): 5317–5330. [DOI]