

PPR蛋白影响植物生长发育的研究进展

陆萍, 俞嘉宁*

陕西师范大学生命科学院, 西安710062

摘要: 植物生长发育是一个极其复杂的生理生化过程, 受内外因素共同作用。PPR蛋白是核基因编码的具有重复PPR基序的蛋白, 分布广泛, 在高等植物中数量巨大。PPR蛋白的靶标一般是线粒体和叶绿体中转录的RNA前体, 多数可与MORF互作, 参与线粒体和叶绿体基因的RNA编辑。PPR蛋白缺失的突变体植株多数呈现异常表型, 影响植物的正常生长发育。本文就近年来发现的PPR蛋白结构、分布, 与RNA编辑的关系, 及其对植物生长发育的影响进行了综述。

关键词: PPR蛋白; RNA编辑; 胚胎致死; 生长发育; 高等植物

The Affection of Pentatricopeptide Repeat Proteins in Plant Growth and Development

LU Ping, YU Jia-Ning*

College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract: Plant growth and development is an extremely complex physiological and biochemical process, which have been effected by internal and external factors. PPR proteins with repeat PPR motifs are encoded by nuclear genes. These proteins distribute widely and have enormous quantity in high land plants. PPR proteins always target to the transcribed RNA precursor of mitochondria and chloroplasts, and most of them can interact with MORF proteins. The function of PPR proteins usually involve in RNA editing of some organelle genes. PPR protein mutant plants represent some abnormal phenotypes; even affect plants growth and development. In this paper, we summarized that the structure, distribution of PPR proteins according to recent years' research. We also described the relationship between PPR proteins and RNA editing. At the last, the PPR proteins might have an important role in plant growth and development was reviewed.

Key words: PPR protein; RNA editing; embryogenesis; growth and development; higher plants

植物生长发育是一系列极其复杂的生理生化过程, 包括种子萌发、幼穗形成、花的产生、花粉受精、结实、衰老等阶段, 每一阶段都要发生不同的代谢变化。一方面, 这些不同的代谢变化受环境条件的影响, 另一方面, 环境因素的改变诱发了植株体内不同基因在时空上的顺序表达, 促进了植株的生长发育。遗传与生理学的研究表明植物叶片生长发育与RNA转录本的丰度有关(Jiang等1993; Clouse 1996)。近年来, 已发现了大量与植物生长发育相关的基因, 如拟南芥*ICE1*基因通过调节赤霉素(GA)合成调控植株生长、开花、育性形成等(陶园2009); *URO*基因参与生长素与乙烯途径调控植物生长发育(周薇2007); *ASD*是一个叶绿体发生和种子发育必需基因(尹团章2011); 玉米*ABP9*基因在正常生长条件下过量表达即诱导转基因植株产生耐逆反应, 抑制植株的生长发育(孟慧等2007)。此外, 还有大量的衰老相关

基因(senescence-associated genes, Sags)也陆续被发现, 如*petB*、*psbA*、*SAG12* (Lohman等1994)、*LSC54* (Buchanan-Wollaston 1994)等。除此而外, 随着大量物种测序工作的完成, 人们发现了一类由核基因编码的作为反式作用因子起作用的PPR (pentatricopeptide repeat protein)家族基因(Tillich等2006)。PPR家族成员数量庞大, 集中分布于陆生植物中, 其编码的蛋白质不仅参与CMS的育性恢复, 还可通过参与RNA加工修饰调节植物的正常生长发育, 如拟南芥PPR基因*CLB19*突变体中, 叶绿体受损、子叶黄化、幼苗生长死亡(Chateigner-Boutin等2008); *OTP43*基因突变影响*nad1*转录本

收稿 2013-05-17 修定 2013-07-11

资助 国家重点基础研究发展计划(2010CB126006)和中央高校基本科研业务费专项资金(GK201305005)。

* 通讯作者(E-mail: jnyu@snnu.edu.cn; Tel: 029-85310288)。

内含子1的顺式拼接,导致突变体植株明显的发育延缓、花期延迟、植株变小且叶子卷曲(de Longevialle等2007);玉米PPR基因*EMP5*突变,导致成熟种子体积减小、种皮白色皱缩、胚或胚乳缺失(Liu等2013)。因此,PPR蛋白与植株生长发育的研究已引起人们的普遍关注。本文针对PPR蛋白的研究现状,介绍PPR蛋白结构、分布,该蛋白参与RNA编辑的可能机制,以及PPR蛋白的缺失对植物生长发育产生的影响。

1 PPR蛋白的发现、分类及分布

模式植物拟南芥基因组测序完成后,进行大规模序列筛选并预测与线粒体和叶绿体功能相关的蛋白质时,发现了一个与TPR家族相似的新的大型基因家族,共有466个家族成员,Small和Peeters(2000)将其命名为PPR蛋白(pentatricopeptide repeat protein)。PPR蛋白是由核基因编码的35个简并氨基酸作为重复单位串联排列组成的蛋白质,这些由35个简并氨基酸组成的重复单位称为PPR基序(motif)。在蛋白质分子中包含的PPR基序的数目从2~26个不等,平均是12个,由于其串连重复排列,约占蛋白质序列的2/3左右(Small和Peeters 2000)。Lurin等(2004)研究发现了2个新的PPR相似(PPR-like)基序:PPR短基序(S-motif)和PPR长基序(L-motif)分别含有31和35或36个氨基酸残基。这两种新基序发现于已鉴定的PPR蛋白中,与经典的PPR基序(P-motif)按照P-L-S方式排列在蛋白质的一级序列上。因此将这种PPR蛋白归为PLS亚家

族,其他的PPR蛋白被归为P亚家族(图1)。大多数PPR蛋白C末端具有高度的保守性,在C末端序列通常有3个保守的结构域,分别为E、E⁺和DYW结构域,这3种PPR基序在拟南芥中的数目分别为191、145和87。这些C末端结构域的发现将PLS亚家族分为4个亚群:PLS亚群、E亚群、E⁺亚群和DYW亚群。

虽然已报道的PPR蛋白都出现在真核生物中,然而与其他真核生物相比,PPR蛋白在植物中的数目非常大。Lurin等(2004)对PPR基因在不同的物种中的分布情况进行统计分析发现,在原核生物和原生物基因组中几乎没有PPR基因的存在,但在所有真核生物的基因组序列中都发现了PPR基因。植物中,PPR基因数目庞大,在2种藻类中分别为10个和12个(Small和Peeters 2000),在苔藓植物的小立碗藓中有103个(O'Toole等2008),拟南芥中PPR基因约为480个(Lurin等2004; Rivals等2006),水稻中PPR家族基因将近650个(Lurin等2004; Wang等2006),在葡萄和杨树中PPR家族基因也多达600个。而动物中PPR基因数目却很少,例如在果蝇中只有2个PPR基因,在人类基因组中PPR基因的数目可能是6个。表明PPR基因的数量在植物界和非植物界之间存在着很大的差异;此外,PPR基因可能起源于某种古老的陆生植物,在植物由低级到高级的进化过程中其PPR基因大致呈增加趋势且逐渐发生分化。Okuda等(2006)推测陆生植物中的RNA编辑过程与PPR基因家族的形成具有

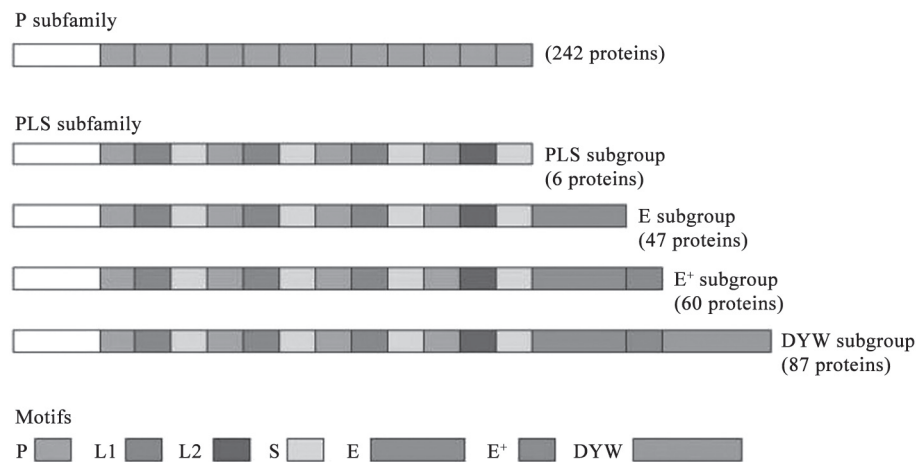


图1 PPR蛋白分类及基序结构(引自Lurin等2004)

Fig.1 Classification of PPR proteins and sequence structure of the PPR motifs (cited from Lurin et al 2004)

协同进化的关系。

大多数的PPR蛋白N端有定位信号序列, 这些PPR蛋白的亚细胞定位可通过软件预测识别氨基酸序列上可能的定位信号, 并通过连接报告基因后, 观测其表达来确定PPR蛋白的亚细胞定位。如绿色荧光蛋白(GFP)或其他细胞器特异性标记与PPR蛋白的ORF融合, 并转染细胞使PPR蛋白与GFP报告基因一起瞬时表达(Gothandam等2005; Okuda等2006)。目前发现, 除了拟南芥PNM1蛋白(Hammani等2011a)和拟南芥GRP23 (GLUTAMINE-RICH PRO-TEIN23) (Ding等2006)定位于细胞核, 大多数PPR蛋白主要定位于质体和线粒体, 还有个别PPR蛋白属于双定位, 如拟南芥PNM1既定位于线粒体, 也定位于细胞核(Hammani等2011a); 玉米PPR2263 (Sosso等2012a)、拟南芥RIP1 (Bentolila等2012)和OTP87 (Hammani等2011b)双定位于线粒体和叶绿体(表1)。

2 PPR蛋白的结构特征及保守结构域

Lurin等(2004)对PPR蛋白的N末端和C末端的氨基酸序列进行研究, 发现大多数PPR蛋白的N末端含有细胞器定位的信号肽序列, 如定位于叶绿体的转运肽和定位于线粒体的导肽。C末端序列的3个保守结构域: E、E⁺和DYW, 一般在一个PPR蛋白中一种基序只出现一次, 且在C末端依照E-E⁺-DYW的顺序排列; 具有DYW基序的蛋白质一般都有E和E⁺基序, 含有E⁺基序的蛋白也大都含有E基序; 且这3种基序只存在于PLS亚家族和PCMPs (plant combinatorial and modular protein)家族中。目前, 绝大多数报道的RNA编辑反式作用因子都属于E亚家族和DYW亚家族成员, 表明E结构域和DYW结构域在RNA编辑过程中可能具有重要的功能。一般认为E结构域是蛋白互作结构域, 能够招募未知的编辑酶(Shikanai 2006; Schmitz-Linneweber和Small 2008); DYW结构域可能具有核酸内切酶活性(Nakamura和Sugita 2008; Okuda等2009); 也有人认为在DYW基序中含有激活位点H_xE...C_{xx}CH, 其中氨基酸残基C_{xx}CH参与RNA拼接, 推测H_xE...C_{xx}CH对形成胞嘧啶脱氨酶活性、并引起C-U的编辑是必需的(Salone等2007)。E和E⁺结构域容易退化, 而DYW结构域有较高的稳定性, 尤其是半胱氨酸和组氨酸残基存

在时。

一些PPR蛋白还包含额外的结构域: RNA识别结构域(RNA recognition motifs, RRM)、LAGLIDADG结构域(His-Cys box and GIY-YIG, H-N-H)和与细菌小MutS同源的相关结构域(homology to bacterial small MutS-related domains, SMR)。RRM由非常保守的 α - β (β_1 - α_1 - β_2 - β_3 - α_2 - β_4)折叠形成, 可以识别大量不同的RNA序列和形状, 是参与RNA结合的基序中最广泛的(Daubner等2013)。如PPR4, 核基因编码的定位于叶绿体的PPR蛋白, 含有一个RRM结构域(Schmitz-Linneweber等2006)。在绿藻中, LAGLIDADG结构域由内含子编码, 并且在其他真核细胞器、原核生物和古细菌中有多种分布(Lucas等2001)。LAGLIDADG蛋白可以作为RNA拼接因子, 如拟南芥PPR蛋白OTP51中有2个LAGLIDADG基序, 参与质体基因*ycf3*内含子2的顺式拼接(de Longevialle等2008)。SMR结构域最初是在细菌MutS2蛋白质中发现的, 在DNA重组和修复过程中具有DNA结合和核酸内切酶活性(Fukui和Kuramitsu 2011)。拟南芥中已鉴定出8个PPR-SMR蛋白, 到目前为止只有4个PPR-SMR蛋白实验数据被公布。其中pTAC2发现于叶绿体转录活性提取物中, 在PEP转录和RNA程序中发挥功能(Pfalz等2006)。GUN1, 筛选自质粒到细胞核信号缺陷突变体中, 在逆行信号中发挥调控功能(Koussevitzky等2007)。ATP4, 玉米中的一个PPR蛋白, 实验证明该基因突变会使*atpB/E*和*atpA*转录本特异性减少, 引起叶绿体ATP合成酶缺失(Zoschke等2012)。SVR7 (SUPPRESSOR OF VARIATION 7), 一个拟南芥PPR蛋白, 突变后导致叶绿体合成受损使ATP合成酶水平特异性降低, 而且降低了*atpB/E*和*rbcL*的转录(Liu等2010; Zoschke等2013)。相对于SVR7在玉米中的同源蛋白ATP4来说, SVR7在翻译方面的功能有所扩展, 这为PPR-SMR蛋白在双子叶植物和单子叶植物中的功能都是保守的提供了证据。

PPR的基因结构还有一个显著特点, 基因序列中几乎不含内含子。生物信息学方法分析显示, 约有大于80%的PPR基因没有内含子, 7%的PPR基因含有1个以上的内含子, 如小立碗藓PPR蛋白PpPPR_77只有1个内含子(Ohtani等2010)、拟南芥

表1 参与RNA编辑且影响植物生长发育的PPR蛋白

Table 1 Pentatricopeptide repeat proteins involved in RNA editing and affected plant growth and development

基因	来源	亚家族	定位*	编辑基因	突变体影响植物生长发育表现	胁迫因子	参考文献
PpPPR_43	<i>Physcomitrella patens</i>	DYW	M	<i>cox1</i>	藓原丝体生长差		Ichinose等2012
PpPPR_56	<i>Physcomitrella patens</i>	DYW	M	<i>nad3, nad4</i>	原丝质体不发育		Ohtani等2010
PpPPR_77	<i>Physcomitrella patens</i>	DYW	M	<i>cox2, cox3</i>	原丝质体不发育		Ohtani等2010
PpPPR_78	<i>Physcomitrella patens</i>	DYW		<i>cox1, rps14</i>	原丝体生长略微减弱		Uchida等2011
PpPPR_79	<i>Physcomitrella patens</i>	DYW	M	<i>nad5</i>	原丝体严重缓慢生长		Uchida等2011
PpPPR_91	<i>Physcomitrella patens</i>	DYW	M	<i>nad5</i>	原丝质体不发育		Ohtani等2010
PPR531-11	<i>Physcomitrella patens</i>	P	P	<i>clpP</i>	原丝体显著减少		Hattori等2007
ATP4	<i>Zay mays</i>	SMR	C	<i>atpB, atpE, atpA, atpF, psaJ</i>	叶片淡绿色		Zoschke等2012
CRP1	<i>Zay mays</i>	P	C	<i>petA, psaC</i>	细胞色素b ₆ f复合体丢失, 光合系统I蛋白减少		Schmitz-Linne-weber等2005
EMP5	<i>Zay mays</i>	DYW	M	<i>rpl16, nad9, cox3, rps12, atp6, cob, nad1</i>	成熟种子小, 有白色皱缩表皮, 无胚或胚乳		Liu等2013
MPPR6	<i>Zay mays</i>	P	M	<i>rps3</i>	1/4内核变小, 变形, 颜色变白, 胚胎发育延迟, 淀粉层减少		Manavski等2012
PPR4	<i>Zay mays</i>		C	<i>rps12 trans-拼接</i>	幼苗白化, 或幼苗轻微淡绿色但发芽后3周死亡		Schmitz-Linne-weber等2006
PPR5	<i>Zay mays</i>	P	C	<i>trnG-UCC</i>	幼苗白化致死或淡绿色幼苗黄化, 生长3周后死亡		Beick等2008
PPR10	<i>Zay mays</i>		C	<i>atpH, psaJ</i>			Pfalz等2009
PPR2263	<i>Zay mays</i>	DYW	C,M	<i>cob, nad</i>	颖果小, 叶片窄、短, 花期严重延迟		Sosso等2012a
PPR8522	<i>Zay mays</i>	P	C	<i>psa, psb, atp, ndh, pet, ycf, rpl, rpo, orf</i>	颖果缺少印记盾牌和胚胎轴, 近轴侧有点半透明和倒塌		Sosso等2012b
THA8	<i>Zay mays</i>	P	C	<i>ycf3, trnA类内含子拼接</i>	种子白化不能发芽, 中间莲座叶生长和绿化延迟		Khrouchtchova等2012
CISC(t)	<i>Oryza sativa</i>	DYW	C	<i>rpoB</i>	低温时苗白化		吴加旺2012
MPR25	<i>Oryza sativa</i>	E		<i>nad5</i>	生长迟缓, 叶片呈淡绿色		Toda等2012
OGR1	<i>Oryza sativa</i>	DYW	M	<i>nad2, cox2</i>	种子发芽延迟, 生长缓慢, 植株矮小分蘖少, 不育		Kim等2009
OsPPR3	<i>Oryza sativa</i>	P	C	<i>psaA, rbcL, cab2R</i>	前三片叶会出现白色条纹叶表型且不转绿		谭振华2012
Rf1	<i>Oryza sativa</i>	P	M	<i>atp6</i>	改变CMS相关基因的表达, 育性恢复		Kazama和Toriyama 2003
ABO5	<i>Arbidposis thaliana</i>	P	M	<i>nad2前体RNA拼接,</i>	生长停滞	ABA	Liu等2010
AHG11	<i>Arbidposis thaliana</i>	PLS	M	<i>nad4</i>	氧化还原失衡, 种子萌发受影响		Murayama等2012
CRR2	<i>Arbidposis thaliana</i>	PLS-PCMP	C	<i>rps7, ndhB</i>	叶绿素荧光流失		Hashimoto等2003
CRR4	<i>Arbidposis thaliana</i>	PLS-PCMP	P	<i>ndhD</i>	叶片黄化		Boussardon等2012
CLB19	<i>Arbidposis thaliana</i>	E ⁺	P	<i>rpoA, clpP</i>	叶绿体受损, 子叶黄化, 温室幼苗早期致死; 培养基上生长淡黄色的叶、角果和花		Chateigner等2008
DG1	<i>Arbidposis thaliana</i>	P	C	<i>psbA, psbD, rbcL, rpoB</i>	叶片迟绿		Chi等2008
ECB2	<i>Arbidposis thaliana</i>	DYW	C	<i>accD, ndhF</i>	子叶白化, 幼苗致死; 迟绿	光	Yu等2009; Cao等2011

续表

基因	来源	亚家族	定位*	编辑基因	突变体影响植物生长发育表现	胁迫因子	参考文献
EMS15	<i>Arabidopsis thaliana</i>	PLS	C	<i>trnK, petD, rps12, petB</i>	植株白化, 幼苗致死		张国瑞(2011)
LOI1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	M	<i>nad4, ccb203, cox3</i>	幼苗根短	Lovastatin	Kobayashi等2007
LPA66	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	C	<i>psbF</i>	光合系统II蛋白减少		Cai等2009
MEF7	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	C	<i>nad4L</i>	胚胎致死, 生长缓慢		Zehrmann等2012
MEF8	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	M	<i>nad5, nad6</i>	胚胎致死		Verbitskiy等2012
MEF9	<i>Arabidopsis thaliana</i>	E	M	<i>nad7</i>	生长缓慢, 开花时间晚 2周		Takenaka 2010a
MEF10	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	M	<i>nad2</i>	生长缓慢, 延迟抽薹		Härtel等2013
MEF11	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	C	<i>cox3, nad4, ccb203</i>	根生长滞后	Lovastatin	Verbitskiy等2010
OTP43	<i>Arabidopsis thaliana</i>		M	<i>nad1</i> 内含子1的顺式拼接	1/4种子更小更黑, 明显的延迟发育、延迟花期, 植株更小且叶子卷曲		de Longevialle等2007
OTP51	<i>Arabidopsis thaliana</i>	P	P	<i>ycf3</i> 内含子2	幼苗浅黄色, 正常光下莲座叶淡黄色, 低光下嫩叶浅绿色		de Longevialle等2008
OTP70	<i>Arabidopsis thaliana</i>	E	P	<i>proC1</i>	幼苗浅黄色		Chateigner-Boutin等2011
OTP87	<i>Arabidopsis thaliana</i>	E	C, M	<i>nad7, atp1</i>	生长发育延迟		Hammani等2011
PPR2	<i>Arabidopsis thaliana</i>		C	<i>23S rRNA</i>	胚胎延迟发育, 导致胚胎致死		Lu等2011
PPR40	<i>Arabidopsis thaliana</i>	P	M	电子传递链复合体III	生长缓慢	ABA, 盐	Zsigmond等2008
PPR596	<i>Arabidopsis thaliana</i>	P	M	<i>rps3</i>	生长和花期延迟, 叶片卷曲		Doniwa等2010
RARE1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	C	<i>accD</i>	无明显不同		Robbins等2009
RIP1	<i>Arabidopsis thaliana</i>		C, M	<i>Nad7, nad9, ccmFn-2, mtbB</i> 等	矮化		Bentolila等2012
SLO1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	E	M	<i>nad4, nad9</i>	生长缓慢, 发育延迟		Sung等2010
SLO2	<i>Arabidopsis thaliana</i>	E ⁺	M	<i>nad1, nad4L, nad9, mtbB</i>	根生长受限, 叶生成延迟, 开花晚	葡萄糖, 光	Zhu 等2012
SLG1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	E ⁺	M	<i>nad3</i>	根生长缓慢, 植株发育延迟	ABA, 干旱	Yuan和Liu 2012
SVR7	<i>Arabidopsis thaliana</i>	SMR	C	<i>atpF, atpH, atpB/E, psaJ, rbcL</i>	叶片小, 轻微淡绿色, 发育延迟, 植物组织漂白	低温	Liu等2010; Zoschke等2012
YS1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DYW	C	<i>rpoB</i>	子叶和/或叶片绿化缓慢	光	Zhou等2009

*: 亚细胞定位结果来自突变体实验或是软件预测; 其中M: 线粒体; C: 叶绿体; P: 细胞质; N: 细胞核。

PPR蛋白AtPPR2含有1个内含子(Lu等2011)、而小立碗藓PPR蛋白PpPPR_78含有3个内含子(Uchida等2011)。

3 PPR蛋白的功能

近年来的研究表明, PPR基因在植物中大量存在, 但目前为止, 仅对少数不同生物的PPR基因进行了功能分析。研究发现PPR基因在植物的生长

发育和细胞器的形成过程中具有不可或缺的作用, 能够参与细胞质雄性不育的育性恢复、RNA的转录后加工(包括RNA编辑、顺式及反式拼接、转录产物的稳定化和去稳定化等)、细胞核与细胞器之间的反向信号传递、逆境防御等。本文将重点介绍PPR蛋白参与RNA编辑的可能机制, 以及PPR蛋白的缺失对植物生长发育的影响。

3.1 PPR蛋白作为反式作用因子参与RNA编辑

自RNA编辑现象发现以来,对其编辑机制的研究一直是人们感兴趣的话题。目前对RNA编辑机制研究比较详细的有锥虫、阿米巴虫、哺乳动物载脂蛋白B和谷氨酸受体离子通道。近年来,在叶绿体RNA编辑机制方面的研究取得了较大进展。许多数据表明具有基因专一性的反式作用因子负责编辑中的识别作用,已有实验间接证明一个或几个编辑位点可由一些核基因编码的反式作用因子识别,而这些反式作用因子可能是一种RNA结合蛋白,即PPR蛋白。当这些PPR蛋白家族的基因在突变体中被破坏时,突变体中会有一个或多个编辑位点缺失或编辑效率受损。如小立碗藓PpPPR_79 (Uchida等2011)蛋白和PpPPR_91 (Ohtani等2010)蛋白都是定位于线粒体的DYW亚家族蛋白,它们分别参与*nad5*转录本C598位点和C730位点的RNA编辑,当它们突变时,藓原质体的生长严重减慢,甚至不发育;玉米PPR4蛋白是叶绿体定位的PPR蛋白,*ppr4*基因突变造成转录本*rps12*的顺式拼接受损,导致玉米幼苗呈现白化或淡绿色,种子发芽后3周死亡(Schmitz-Linneweber等2006);水稻*OGR1*编码一个DYW亚家族的PPR蛋白,在其纯合突变体中,*nad2*、*nad4*、*ccmC*、*cox2*和*cox3* 5个转录本中有7个特异性RNA编辑位点受影响,导致种子发芽延迟、植株生长受限、矮化和不育等多种表型的出现(Kim等2009)。SLO2是拟南芥线粒体PPR蛋白,*slo2*突变导致*nad4L*、*nad7*和*mttB*转录本的多个位点的编辑缺失,影响线粒体复合体I、复合体III和复合体IV的合成,使突

变体植株生长发育延迟(Zhu等2012)。PPR蛋白作为反式作用因子参与RNA编辑,在线粒体和叶绿体RNA转录后调控过程中是十分必要的,而特定编辑位点的缺失或是编辑效率的改变,会影响植物的正常生长,包括影响光合作用、花粉发育、胚胎发育(Yu等2012)和植物胁迫耐受性(Yuan和Liu 2012)等,造成植物叶片生长延迟、形状改变、呈现白化或黄化等多种不正常表型的发生(表1)。

Takenaka等(2012)发现了一类细胞器RNA编辑因子(multiple organellar RNA editing factor, MORF),这些基因编码形成一个蛋白家族,家族成员具有100个氨基酸组成的保守中心结构域——MORF box。目前共发现了9个MORF蛋白(表2),大多数的MORF蛋白之间可以发生互作,形成异源或同源的二聚体。MORF家族蛋白不仅可以参与植物线粒体和质体的RNA编辑,还可以选择性地与PPR蛋白互作,形成一个更复杂的编辑体,共同参与特异性位点的RNA编辑(Takenaka等2012)。这种现象分别存在MORF1和MEF21 (*cox3-257*)、MORF1和MEF19 (*ccmB-566*) (Takenaka 2010b, 2012)、MORF3和SLO2 (*mttB-144*、*mttB-145*、*nad7-739*和*nad4L-110*) (Zhu等2012)、MORF8和MEF10 (*nad2-842*) (Härtel等2013)中都有发现(表2)。

3.2 PPR蛋白参与CMS植株育性恢复

雄性不育恢复系能抑制CMS的性状,使雄蕊恢复正常,育性恢复,并能自交结实。CMS已经在150多种植物中发现,目前通过对育性恢复机制的研究确认了一些育性恢复基因,玉米*Rf2* (Cui等1996)、牵牛花*Rf* (Bentolila等2002)、萝卜*Rfk1*

表2 已发现的MORF蛋白及作用

Table 2 A list of found MORF proteins and their function

蛋白	蛋白定位	影响的编辑位点数目	互作的MORF蛋白	互作的PPR蛋白及RNA编辑位点
MORF1 (At4g20020)	M	56	MORF1、MORF2、MORF3、MORF9	MEF21 (<i>cox3-257</i>), MEF19 (<i>ccmB-566</i>)
MORF2 (At2g33430)	CP	33	MORF1、MORF2、MORF9	
MORF3 (At1g06790)	M	46	MORF1	SLO2 (<i>mttB-144</i> , <i>mttB-145</i> , <i>nad7-739</i> , <i>nad4L-110</i>)
MORF4 (At1g44780)	M	1	—	
MORF5 (At1g32580)	M	—	—	
MORF6 (At2g35240)	M	1	MORF9	
MORF7 (At1g72530)	M	—	—	
MORF8 (At3g15000)	M/CP	—	—	MEF10 (<i>nad2-842</i>)
MORF9 (At1g11430)	CP	32	MORF1、MORF2、MORF6	

(Rfo) (Bentolila等2002; Brown等2003; Desloire等2003; Koizuka等2003)、高粱*Rf1* (PPR13) (Klein等2005)和水稻*Rf-1* (Akagi等2004; Komori等2004; Wang等2006)。到目前为止除了玉米中育性恢复基因*Rf2*外, 在不同植物中发现的其他育性恢复基因都编码PPR蛋白, 牵牛花*Rf*、萝卜*Rfk1* (Rfo)、高粱*Rf1* (PPR13)和水稻*Rf-1*基因编码的蛋白分别含有14、16、14和18个串连的PPR重复序列。PPR蛋白与其他育性恢复蛋白的育性恢复机制不同, 它们改变CMS相关基因的表达(Bentolila等2002; Wang等2006), 与线粒体转录程序呈线性相关。在牵牛花*Rf*、萝卜*Rfo*和水稻*Rf-1*植株中分别有CMS相关PCF (petunia fused gene)蛋白(Nivision和Hanson 1989)、ORF152蛋白(Koizuka等2003)和*atp6* RNA转录本(Kazama和Toriyama 2003)的积累。所有的PPR蛋白在N末端都含有一个线粒体定位预测序列, 这些定位序列之间没有相似性, 推测育性恢复基因编码的PPR蛋白依赖于物种进化程度, 而不是相似的育性恢复机制(Saha等2007)。

3.3 PPR基因突变导致胚胎致死

通过反向遗传和发育的方法, 发现一些PPR基因在植物发育过程中是不可缺少的, 否则将影响胚胎的形态发生。在植物中, 许多PPR蛋白在早期胚胎发育的相关过程中是必须的。PPR蛋白*EMB175* (*Arabidopsis embryo-defective 175*, At5g03800) (Cushing等2005)发现于拟南芥胚胎缺陷型175突变体株系中, 是第一个被证实的发育相关基因, 对早期胚胎发育是必须的。*EMB175*编码具有14个PPR基序且定位于叶绿体, *emb175*突变体中胚胎的发育在球形期转变为心形期的早起阶段被抑制。PPR8522 (Sosso等2012b)来自玉米胚胎特异性(*emb*)表型突变体, 它包含10个PPR重复序列和一个叶绿体信号肽。缺失PPR8522的突变体, 授粉后3 d (3DAF)的胚胎与正常发育的胚胎开始发生偏离, 与野生型相比, 9DAF前突变体胚细胞数量较少, 尺寸也较小, 在9DAF后突变体胚胎的发育几乎停滞, 但在24DAF细胞壁开始降解且细胞开始坏死。拟南芥AtPPR2 (At3g06430) (Lu等2011)与玉米PPR2具有高度的序列相似性, 编码含有10个PPR基序的叶绿体蛋白, *Atppr2*突变损害雌雄配子的发育, 导致胚胎发育延迟和胚胎形态异常, 其纯

合突变体造成胚胎致死, 杂合突变体表现为部分胚胎致死, 长角果变短。

3.4 PPR蛋白影响细胞器生物合成及发育

一些PPR蛋白缺失突变体, 会导致植株出现白化、黄化、生长缓慢或植株的早期死亡等不正常表型, 其中大多数是由于线粒体和叶绿体等细胞器早期合成受阻或缺损造成的。于庆波等(Yu等2009)克隆了拟南芥PPR基因*AtECB2*, 它编码含有11个PPR基序的蛋白质, 参与叶绿体转录本*accD*和*ndhF*的RNA编辑, 曹志林等(Cao等2011)发现了该基因等位突变体*ecb2-2*, 他们的研究结果都表明在*ecb2*突变体中*accD*和*ndhF*的编辑效率降低, 导致叶绿体在早期形成时就停滞, 突变体表现出子叶白化、幼苗致死或植株迟绿。玉米PPR2263基因编码一个即缺少3个PPR基序又缺少E、E⁺和DYW结构域的PPR-DYW蛋白。在PPR2263突变体中*nad5-1550*的编辑缺失, 导致复合体III活性极度降低且这些改变强烈诱导AOX2的产生, 最终造成线粒体内膜严重减少, 甚至消失, 推测线粒体结构的改变使其无功能或功能降低, 所以突变体表现出幼苗黄化, 颖果小, 叶片窄、短且花期严重延迟的表型。累积的数据表明PPR蛋白在调节植物细胞器基因表达方面发挥着重要和广泛的作用(Sosso等2012a)。水稻突变体*ysa* (Su等2012)在三叶期前发育为白化叶片, 但是突变体逐渐变绿至六叶期恢复正常绿色, 进一步研究显示, 在*ysa*突变体中叶片颜色的改变与叶绿素含量和叶绿体发育有关。图位克隆显示YSA编码一个由16个PPR基序的PPR蛋白并且YSA的表达受光调节。

3.5 PPR蛋白的其他生物学作用

众多证据表明, PPR作为反式作用因子参与RNA编辑, 特定编辑位点的缺失或是编辑效率的改变, 会影响植物的正常生长。但目前已有证据表明, PPR蛋白除了参与RNA编辑外, 可能参与植物细胞器RNA加工修饰的所有阶段, 包括成熟、稳定性和翻译等。如玉米MPPR6 (Manavski等2012)可以促进*rps3*转录本5'成熟和翻译起始, 其突变导致胚胎发育延迟, 淀粉层减少; PPR5 (Beick等2008)蛋白通过直接结合和保护核酸内切酶敏感位点trnG-UCC使其处于稳定状态, 当PPR5发生插入突变会导致叶绿体核糖体不足, 幼苗白化致死或

呈现淡绿色; SMR蛋白ATP4 (Zoschke等2012)促进叶绿体*atpB*和*atpE*转录本的翻译, 其突变将使叶片呈现淡绿色; 拟南芥SVR7 (Liu等2010; Zoschke等2012)可以调控植物叶绿体和线粒体核酸代谢, 在其突变体植株中叶绿体ATP合成酶亚基的翻译被破坏, 造成植株发育延迟, 植物组织白化。

PPR蛋白是一种RNA结合蛋白, 在拟南芥中发现有多于200个蛋白含有RNA结合基序, 大多数对应于RRM和KH (K-homology)类, 其他包括RNA螺旋、PABP (poly A-binding proteins)、GRP (glycine-rich proteins)和拟南芥花期调控基因FAC (flowering time control gene in *Arabidopsis*)。已知PPR4蛋白中同时存在RRM和PPR基序, 而在拟南芥PPR596 (Doniwa等2010)、OTP43 (de Longevialle等2007)、MEF9 (Takenaka 2010a)等*ppr*基因突变体中, 花期严重延迟, 这些*PPR*基因是否属于花期调控基因有待于进一步的研究。此外, 一些PPR蛋白还能参与逆境防御, 如拟南芥中的PPR蛋白SLO2 (Zhu 等2012)、SLG1 (Yuan和Liu 2012)、YS1 (Zhou等2009)等分别使植株具有葡萄糖、ABA及干旱和光的胁迫耐受性。

4 展望

*PPR*基因是近年来发现的一大类新的基因家族。*PPR*基因在原核生物、藻类以及原生生物基因组中几乎不存在, 但在所有真核生物的基因组序列中都发现了*PPR*基因(Lurin等2004), 尤其在高等植物中, *PPR*基因数目庞大。O'Tool等(2008)推测高等植物中的*PPR*基因家族可能是通过逆转座介导的基因重复来增加其数量, 这些基因在进化中功能逐渐发生分化, 表明*PPR*基因可能起源于藻类分化之后, 维管束植物和苔藓植物分化之前。同时, 由于C→U的RNA编辑方式是陆生植物所特有的, 推测陆生植物中的RNA编辑过程与*PPR*基因家族的形成协同进化。目前, 关于*PPR*基因家族的起源与进化问题尚不明确且有争议, 有待进一步研究。此外, 相比高等植物中已知的*PPR*蛋白的数量, 目前研究了功能的只是很少一部分, 且目前对*PPR*基因的功能分析还只停留在初级阶段, 与这些基因相互作用的底物, 以及相互作用模式还不十分清楚。因此, 大部分*PPR*蛋白的作用还有待深入研究。相信随着对*PPR*蛋白家族成员功能的深入

解析, 将会更好的揭示植物生长发育的奥秘。

参考文献

- 孟慧, 张霞, 曾日中, 范云六, 赵军(2007). 转录因子*ABP9*基因过表达对植物生长发育的影响分析. 中国农学通报, 25 (6): 94-98
- 谭振华(2012). 水稻白条纹叶基因*OsPPR3*的图位克隆及功能分析[学位论文]. 长沙: 湖南大学
- 陶园(2009). 拟南芥*ICE1*通过调节赤霉素合成调控植物生长发育[学位论文]. 山东泰安: 山东农业大学
- 吴加旺(2012). 水稻苗期低温失绿基因*cisc(t)*功能和机理的初步分析[学位论文]. 福州: 福建农林大学
- 尹团章(2011). 细胞周期基因过表达对油菜生长发育的影响和拟南芥种子发育必需基因*ASD*的功能分析[学位论文]. 武汉: 华中农业大学
- 张国瑞(2011). 拟南芥PPR蛋白EMS15功能的初步研究[学位论文]. 上海: 上海师范大学
- 周薇(2007). 拟南芥*URO*基因参与生长素与乙烯途径调控植物生长发育[学位论文]. 上海: 华东师范大学
- Akagi H, Nakamura A, Yokozeki-Misono Y, Inagaki A, Takahashi H, Mori K, Fujimura T (2004). Positional cloning of the rice *Rf-1* gene, a restorer of BT-type cytoplasmic male sterility that encodes a mitochondria-targeting PPR protein. Theor Appl Genet, 108 (8): 1449-1457
- Beick S, Schmitz-Linneweber C, Williams-Carrier R, Jensen B, Barkan A (2008). The pentatricopeptide repeat protein PPR5 stabilizes a specific tRNA precursor in maize chloroplasts. Mol Cell Biol, 28 (17): 5337-5347
- Bentolila S, Alfonso AA, Hanson MR (2002). A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants. Proc Natl Acad Sci USA, 99 (16): 10887-10892
- Bentolila S, Heller WP, Sun T, Babina AM, Friso G, van Wijk KJ, Hanson MR (2012). RIP1, a member of an *Arabidopsis* protein family, interacts with the protein RARE1 and broadly affects RNA editing. Proc Natl Acad Sci USA, 109 (22): E1453-E1461
- Boussard C, Salone V, Avon A, Berthomé R, Hammani K, Okuda K, Shikanai T, Small I, Lurin C (2012). Two interacting proteins are necessary for the editing of the NdhD-1 site in *Arabidopsis* plastids. Plant Cell, 24 (9): 3684-3694
- Brown GG, Formanová N, Jin H, Wargachuk R, Dendy C, Patil P, Laforest M, Zhang J, Cheung WY, Landry BS (2003). The *radish Rfo* restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats. Plant J, 35 (2): 262-272
- Buchanan-Wollaston V (1994). Isolation of cDNA clones for genes that are expressed during leaf senescence in *Brassica napus*: Identification of a gene encoding a senescence-specific metallothionein-like protein. Plant Physiol, 105 (3): 839-846
- Cai W, Ji D, Peng L, Guo J, Ma J, Zou M, Lu C, Zhang L (2009). LPA66 is required for editing *psbF* chloroplast transcripts in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 150 (3): 1260-1271
- Cao ZL, Yu QB, Sun Y, Lu Y, Cui YL, Yang ZN (2011). A point mutation in the pentatricopeptide repeat motif of the AtECB2 protein causes delayed chloroplast development. J Integr Plant Biol, 53 (4): 258-269

- Chateigner-Boutin AL, des Francs-Small CC, Delannoy E, Kahlau S, Tanz SK, de Longevialle AF, Fujii S, Small I (2011). OTP70 is a pentatricopeptide repeat protein of the E subgroup involved in splicing of the plastid transcript *rpoC1*. *Plant J*, 65 (4): 532~542
- 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 et al (2008). CLB19, a pentatricopeptide repeat protein required for editing of *rpoA* and *clpP* chloroplast transcripts. *Plant J*, 56 (4): 590~602
- Chi W, Ma J, Zhang D, Guo J, Chen F, Lu C, Zhang L (2008). The pentatricopeptide repeat protein DELAYED GREENING1 is involved in the regulation of early chloroplast development and chloroplast gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 147 (2): 573~584
- Clouse SD (1996). Molecular genetic studies confirm the role of brassinosteroids in plant growth and development. *Plant J*, 10 (1): 1~8
- Cui X, Wise RP, Schnable PS (1996). The *Rf2* nuclear restorer gene of male-sterile T-cytoplasm maize. *Science*, 272 (5266): 1334~1336
- Cushing DA, Forsthoefel NR, Gestaut DR, Vernon DM (2005). *Arabidopsis emb175* and other *ppr* knockout mutants reveal essential roles for pentatricopeptide repeat (PPR) proteins in plant embryogenesis. *Planta*, 221 (3): 424~436
- Daubner GM, Cléry A, Allain FH (2013). RRM-RNA recognition: NMR or crystallography...and new findings. *Curr Opin Struct Biol*, 23 (1): 100~108
- de Longevialle AF, Hendrickson L, Taylor NL, Delannoy E, Lurin C, Badger M, Millar AH, Small I (2008). 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*, 56 (1): 157~168
- de Longevialle AF, Meyer EH, Andrés C, Taylor NL, Lurin C, Millar AH, Small ID (2007). The pentatricopeptide repeat gene *OTP43* is required for trans-splicing of the mitochondrial *nad1* Intron 1 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 19 (10): 3256~3265
- Desloire S, Gherbi H, Laloui W, Marhadour S, Clouet V, Cattolico L, Falentin C, Giancola S, Renard M, Budar F et al (2003). Identification of the fertility restoration locus, *Rfo*, in *radish*, as a member of the pentatricopeptide-repeat protein family. *EMBO Rep*, 4 (6): 588~594
- Ding YH, Liu NY, Tang ZS, Liu J, Yang WC (2006). *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*, 18 (4): 815~830
- Doniwa Y, Ueda M, Ueta M, Wada A, Kadowaki K, Tsutsumi N (2010). The involvement of a PPR protein of the P subfamily in partial RNA editing of an *Arabidopsis mitochondrial* transcript. *Gene*, 454 (1-2): 39~46
- Fukui K, Kuramitsu S (2011). Structure and function of the small MutS-related domain. *Mol Biol Int*, 2011: 691735
- Gothandam KM, Kim ES, Cho H, Chung YY (2005). OsPPR1, a pentatricopeptide repeat protein of rice is essential for the chloroplast biogenesis. *Plant Mol Biol*, 58 (3): 421~433
- Hammani K, des Francs-Small CC, Takenaka M, Tanz SK, Okuda K, Shikanai T, Brennicke A, Small I (2011b). The pentatricopeptide repeat protein OTP87 is essential for RNA editing of *nad7* and *atp1* transcripts in *Arabidopsis* mitochondria. *J Biol Chem*, 286 (24): 21361~21371
- Hammani K, Gobert A, Hleibieh K, Choulier L, Small I, Giegé P (2011a). An *Arabidopsis* dual-localized pentatricopeptide repeat protein interacts with nuclear proteins involved in gene expression regulation. *Plant Cell*, 23 (2): 730~740
- Härtel B, Zehrmann A, Verbitskiy D, van der Merwe JA, Brennicke A, Takenaka M (2013). MEF10 is required for RNA editing at *nad2-842* in mitochondria of *Arabidopsis thaliana* and interacts with MORF8. *Plant Mol Biol*, 81 (4-5): 337~346
- Hashimoto M, Endo T, Peltier G, Tasaka M, Shikanai T (2003). A nucleus-encoded factor, CRR2, is essential for the expression of chloroplast *ndhB* in *Arabidopsis*. *Plant J*, 36 (4): 541~549
- Hattori M, Miyake H, Sugita M (2007). A pentatricopeptide repeat protein is required for RNA processing of *clpP* Pre-mRNA in moss chloroplasts. *J Biol Chem*, 282 (14): 10773~10782
- Ichinose M, Tasaki E, Sugita C, Sugita M (2012). A PPR-DYW protein is required for splicing of a group II intron of *cox1* pre-mRNA in *Physcomitrella patens*. *Plant J*, 70 (2): 271~278
- Jiang CZ, Rodermeil SR, Shibles RM (1993). Photosynthesis, rubisco activity and amount, and their regulation by transcription in senescencing soybean leaves. *Plant Physiol*, 101 (1): 105~112
- Kazama T, Toriyama K (2003). A pentatricopeptide repeat-containing gene that promotes the processing of aberrant *atp6* RNA of cytoplasmic male-sterile rice. *FEBS Lett*, 544 (1-3): 99~102
- Khrouchtchova A, Monde RA, Barkan A (2012). A short PPR protein required for the splicing of specific group II introns in angiosperm chloroplasts. *RNA*, 18 (6): 1197~1209
- Kim SR, Yang JI, Moon S, Ryu CH, An K, Kim KM, Yim J, An G (2009). Rice *OGR1* encodes a penta-tricopeptide repeat-DYW protein and is essential for RNA editing in mitochondria. *Plant J*, 59 (5): 738~749
- Klein RR, Klein PE, Mullet JE, Minx P, Rooney WL, Schertz KF (2005). 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*, 111 (6): 994~1012
- Kobayashi K, Suzuki M, Tang J, Nagata N, Ohshima K, Seki H, Kiuchi R, Kaneko Y, Nakazawa M, Matsui M et al (2007). Lovastatin insensitive 1, a novel pentatricopeptide repeat protein, is a potential regulatory factor of isoprenoid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 48 (2): 322~331
- Koizuka N, Imai R, Fujimoto H, Hayakawa T, Kimura Y, Kohno-Murase J, Sakai T, Kawasaki S, Imamura J (2003). Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, *orf687*, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile *Kosena radish*. *Plant J*, 34 (4): 407~415
- Komori T, Ohta S, Murai N, Takakura Y, Kuraya Y, Suzuki S, Hiei Y, Imaseki H, Nitta N (2004). Map-based cloning of a fertility

- restorer gene, *Rf-1*, in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant J*, 37 (3): 315~325
- Koussevitzky S, Nott A, Mockler TC, Hong F, Sachetto-Martins G, Surpin M, Lim J, Mittle R, Chory J (2007). Signals from chloroplasts converge to regulate nuclear gene expression. *Science*, 316 (5825): 715~719
- Liu X, Yu F, Rodermeil S (2010). An *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat protein, SUPPRESSOR OF VARIEGATION7, is required for FtsH-mediated chloroplast biogenesis. *Plant Physiol*, 154 (4): 1588~1601
- Liu Y, He J, Chen Z, Ren X, Hong X, Gong Z (2010). ABA over-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*, 63 (5): 749~765
- Liu YJ, Xiu ZH, Meeley R, Tan BC (2013). Empty pericarp5 encodes a pentatricopeptide repeat protein that is required for mitochondrial RNA editing and seed development in maize. *Plant Cell*, 25 (3): 868~883
- Lohman KN, Gan S, John MC, Amasino RM (1994). Molecular analysis of natural leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*, 92: 322~328
- Lu Y, Li C, Wang H, Chen H, Berg H, Xia Y (2011). AtPPR2, an *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat protein, binds to plastid 23S rRNA and plays an important role in the first mitotic division during gametogenesis and in cell proliferation during embryogenesis. *Plant J*, 67 (1): 13~25
- Lucas P, Otis C, Mercie JP, Turmel M, Lemieux C (2001). Rapid evolution of the DNA-binding site in LAGLIDADG homing endonucleases. *Nucleic Acids Res*, 29 (4): 960~969
- Lurin C, Andrés C, Aubourg S, Bellaoui M, Bitton F, Bruyère C, Caboche M, Debast C, Gualberto J, Hoffmann B et al (2004). Genome-wide analysis of *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis. *Plant Cell*, 16 (8): 2089~2103
- Manavski N, Guyon V, Meurer J, Wienand U, Brettschneider R (2012). An essential pentatricopeptide repeat protein facilitates 5' maturation and translation initiation of rps3 mRNA in maize mitochondria. *Plant Cell*, 24 (7): 3087~3105
- Murayama M, Hayashi S, Nishimura N, Ishide M, Kobayashi K, Yagi Y, Asami T, Nakamura T, Shinozaki K, Hirayama T (2012). Isolation of *Arabidopsis ahg11*, a weak ABA hypersensitive mutant defective in *nad4* RNA editing. *J Exp Bot*, 63 (14): 5301~5310
- Nakamura T, Sugita M (2008). A conserved DYW domain of the pentatricopeptide repeat protein possesses a novel endoribonuclease activity. *FEBS Lett*, 582 (30): 4163~4168
- Nivison HT, Hanson MR (1989). Identification of a mitochondrial protein associated with cytoplasmic male sterility in petunia. *Plant Cell*, 1 (11): 1121~1130
- Ohtani S, Ichinose M, Tasaki E, Aoki Y, Komura Y, Sugita M (2010). Targeted gene disruption identifies three PPR-DYW proteins involved in RNA editing for five editing sites of the moss mitochondrial transcripts. *Plant Cell Physiol*, 51 (11): 1942~1949
- Okuda K, Chateigner-Boutin AL, Nakamura T, Delannoy E, Sugita M, Myouga F, Motohashi R, Shinozaki K, Small I, Shikanai T (2009). Pentatricopeptide repeat proteins with the DYW motif have distinct molecular functions in RNA editing and RNA cleavage in *Arabidopsis* chloroplasts. *Plant Cell*, 21 (1): 146~156
- Okuda K, Nakamura T, Sugita M, Shimizu T, Shikanai T (2006). A pentatricopeptide repeat protein is a site recognition factor in chloroplast RNA editing. *J Biol Chem*, 281 (49): 37661~37667
- O'Toole N, Hattori M, Andrés C, Iida K, Lurin C, Schmitz-Linneweber C, Sugita M, Small I (2008). On the expansion of the pentatricopeptide repeat gene family in plants. *Mol Biol Evol*, 25 (6): 1120~1128
- Pfalz J, Bayraktar OA, Prikryl J, Barkan A (2009). Site-specific binding of a PPR protein defines and stabilizes 5' and 3' mRNA termini in chloroplasts. *EMBO J*, 28 (14): 2042~2052
- Pfalz J, Liere K, Kandlbinder A, Dietz KJ and Oelmüller R (2006). pTAC2, -6, and -12 are components of the transcriptionally active plastid chromosome that are required for plastid gene expression. *Plant Cell*, 18 (1): 176~197
- Rivals E, Bruyère C, Toffano-Nioche C, Lecharny A (2006). Formation of the *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat family. *Plant Physiol*, 141 (3): 825~839
- Robbins JC, Heller WP, Hanson MR (2009). A comparative genomics approach identifies a PPR-DYW protein that is essential for C to U editing of the *Arabidopsis* chloroplast *accD* transcript. *RNA*, 15 (6): 1142~1153
- Saha D, Prasad AM, Srinivasan R (2007). Pentatricopeptide repeat proteins and their emerging roles in plants. *Plant Physiol Biochem*, 45 (8): 521~534
- Salone V, Rudinger M, Polsakiewicz M, Hoffmann B, Groth-Maloney M, Szurek B, Small I, Knoop V, Lurin C (2007). A hypothesis on the identification of the editing enzyme in plant organelles. *FEBS Lett*, 581 (22): 4132~4138
- Schmitz-Linneweber C, Small I (2008). Pentatricopeptide repeat proteins: a socket set for organelle gene expression. *Trends Plant Sci*, 13 (12): 663~670
- Schmitz-Linneweber C, Williams-Carrier R, Barkan A (2005). RNA immunoprecipitation and microarray analysis show a chloroplast pentatricopeptide repeat protein to be associated with the 5' region of mRNAs whose translation it activates. *Plant Cell*, 17 (10): 2791~2804
- Schmitz-Linneweber C, Williams-Carrier RE, Williams-Voelker PM, Kroeger TS, Vichas A, Barkan A (2006). A pentatricopeptide repeat protein facilitates the trans-splicing of the maize chloroplast *rps12* pre-mRNA. *Plant Cell*, 18 (10): 2650~2663
- Shikanai T (2006). RNA editing in plant organelles: machinery, physiological function and evolution. *Cell Mol Life Sci*, 63 (6): 698~708
- Small ID, Peeters N (2000). The PPR motif a TPR-related motif prevalent in plant organellar proteins. *Trends Biochem Sci*, 25 (2): 45~47
- Sosso D, Canut M, Gendrot G, Dedieu A, Chambrier P, Barkan A, Consonni G, Rogowsky PM (2012b). *PPR8522* encodes a chloroplast-targeted pentatricopeptide repeat protein necessary

- for maize embryogenesis and vegetative development. *J Exp Bot*, 63 (16): 5843~5857
- Sosso D, Mbello S, Vernoud V, Gendrot G, Dedieu A, Chambrier P, Dauzat M, Heurtevin L, Guyon V, Takenaka M et al (2012a). PPR2263, a DYW-subgroup pentatricopeptide repeat protein, is required for mitochondrial *nad5* and *cob* transcript editing, mitochondrion biogenesis, and maize growth. *Plant Cell*, 24 (2): 676~691
- Su N, Hu ML, Wu DX, Wu FQ, Fei GL, Lan Y, Chen XL, Shu XL, Zhang X, Guo XP et al (2012). Disruption of a rice pentatricopeptide repeat protein causes a seedling-specific albino phenotype and its utilization to enhance seed purity in hybrid rice production. *Plant Physiol*, 159 (1): 227~238
- Sung TY, Tseng CC, Hsieh MH (2010). The SLO1 PPR protein is required for RNA editing at multiple sites with similar upstream sequences in *Arabidopsis* mitochondria. *Plant J*, 63: 499~511
- Takenaka M (2010a). MEF9, an E-subclass pentatricopeptide repeat protein, is required for an RNA editing event in the *nad7* transcript in mitochondria of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 152 (2): 939~947
- Takenaka M, Verbitskiy D, Zehrmann A, Brennicke A (2010b). Reverse genetic screening identifies five E-class PPR proteins involved in RNA editing in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem*, 285 (35): 27122~27129
- Takenaka M, Zehrmann A, Verbitskiy D, Kugelmann M, Härtel B, Brennicke A (2012). Multiple organellar RNA editing factor (MORF) family proteins are required for RNA editing in mitochondria and plastids of plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (13): 5104~5109
- Tillich M, Lehwark P, Morton BR, Maier UG (2006). The evolution of chloroplast RNA editing. *Mol Biol Evol*, 23 (10): 1912~1921
- Toda T, Fujii S, Noguchi K, Kazama T, Toriyama K (2012). Rice MPR25 encodes a pentatricopeptide repeat protein and is essential for RNA editing of *nad5* transcripts in mitochondria. *Plant J*, 72 (3): 450~460
- Uchida M, Ohtani S, Ichinose M, Sugita C, Sugita M (2011). The PPR-DYW proteins are required for RNA editing of *rps14*, *cox1* and *nad5* transcripts in *Physcomitrella patens* mitochondria. *FEBS Lett*, 585 (14): 2367~2371
- Verbitskiy D, Zehrmann A, Härtel B, Brennicke A, Takenaka M (2012). Two related RNA editing proteins target the same sites in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem*, 287 (45): 38064~38072
- Verbitskiy D, Zehrmann A, van der Merwe JA, Brennicke A, Takenaka M (2010). The PPR protein encoded by the *LOVASTATIN INSENSITIVE 1* gene is involved in RNA editing at three sites in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 61 (3): 446~455
- Wang Z, Zou Y, Li X, Zhang Q, Chen L, Wu H, Su D, Chen Y, Guo J, Luo D et al (2006). 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*, 18 (3): 676~687
- Yu D, Jiang L, Gong H, Liu CM (2012). *EMBRYONIC FACTOR 19* encodes a pentatricopeptide repeat protein that is essential for the initiation of zygotic embryogenesis in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 54 (1): 55~64
- Yu QB, Jiang Y, Chong K, Yang ZN (2009). AtECB2, a pentatricopeptide repeat protein, is required for chloroplast transcript *accD* RNA editing and early chloroplast biogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 59 (6): 1011~1023
- Yuan H, Liu D (2012). Functional disruption of the pentatricopeptide protein SLG1 affects mitochondrial RNA editing, plant development, and responses to abiotic stresses in *Arabidopsis*. *Plant J*, 70 (3): 432~444
- Zehrmann A, van der Merwe J, Verbitskiy D, Härtel B, Brennicke A, Takenaka M (2012). The DYW-class PPR protein MEF7 is required for RNA editing at four sites in mitochondria of *Arabidopsis thaliana*. *RNA Biol*, 9 (2): 155~161
- Zhou W, Cheng Y, Yap A, Chateigner-Boutin AL, Delannoy E, Hammani K, Small I, Huang J (2009). 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*, 58 (1): 82~96
- Zhu Q, Dugardeyn J, Zhang C, Takenaka M, Kühn K, Craddock C, Smalle J, Karampelias M, Denecke J, Peters J et al (2012). SLO2, a mitochondrial pentatricopeptide repeat protein affecting several RNA editing sites, is required for energy metabolism. *Plant J*, 71 (5): 836~849
- Zoschke R, Kroeger T, Belcher S, Schottler MA, Barkan A, Schmitz-Linneweber C (2012). The pentatricopeptide repeat-SMR protein ATP4 promotes translation of the chloroplast *atpB/E* mRNA. *Plant J*, 72 (4): 547~558
- Zoschke R, Qu Y, Zubo YO, Börner T, Schmitz-Linneweber C (2013). Mutation of the pentatricopeptide repeat-SMR protein SVR7 impairs accumulation and translation of chloroplast ATP synthase subunits in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res*, 126 (3): 403~414
- Zsigmond L, Rigó G, Szarka A, Székely G, Otvös K, Darula Z, Medzihradsky KF, Konec C, Konec Z, Szabados L (2008). *Arabidopsis* PPR40 connects abiotic stress responses to mitochondrial electron transport. *Plant Physiol*, 146 (4): 1721~1737