



DOI:10.14188/j.ajsh.20250807001

植物细胞器 RNA 编辑研究进展

胡 骏[†], 王嘉轩[†], 谢 斌

(武汉大学生命科学院 杂交水稻全国重点实验室, 湖北 武汉 430072)

摘要: RNA 编辑是一种重要的转录后修饰机制, 广泛发生于动植物中, 发挥重要的生物学功能。尤其在植物线粒体和叶绿体中更为常见, 对调控细胞器基因表达、维持其功能完整性以及植物发育与逆境适应具有重要意义。近年来, 随着高通量测序技术与生物信息学工具的不断进步以及功能基因组研究深入, 植物 RNA 编辑的研究取得了显著进展。论文系统总结了植物 RNA 编辑的研究方法, 重点梳理了植物线粒体与叶绿体中 RNA 编辑的最新研究成果, 涵盖关键编辑因子 (如 PPR、MORF 与 DYW 蛋白) 的识别机制与作用模式, 进一步探讨了 RNA 编辑在植物应对非生物胁迫中的潜在功能。通过汇总近年来的研究进展, 旨在为深入解析 RNA 编辑的分子机制及其在作物改良中的应用潜力提供理论依据与研究参考。

关键词: RNA 编辑; PPR 蛋白; 线粒体; 叶绿体

中图分类号: Q78

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2026)01-0001-12

Research progress on RNA editing of plant organelles

HU Jun[†], WANG Jiaxuan[†], XIE Bin

(State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Science, Wuhan University, Wuhan 430072, Hubei, China)

Abstract: RNA editing is a crucial post-transcriptional modification widely occurred in plants and animals, playing essential biological functions. It is especially common in plant mitochondria and chloroplasts, and is of great significance for regulating organelle gene expression, functional maintenance, and plant development and stress adaptation. In recent years, significant progress has been made in plant RNA editing research due to advances in high-throughput sequencing, bioinformatics tools and functional genomics. In this review, we first summarize the current research methodologies for RNA editing, then focus on the recent findings related to mitochondrial and chloroplast RNA editing, emphasizing the roles and mechanisms of key editing factors such as PPR, MORF, and DYW proteins. Moreover, we explore the potential functions of RNA editing in plant responses to abiotic stresses. This review aims to provide theoretical insight and references for further elucidating the molecular mechanism of RNA editing and its applications in crop improvement.

Key words: RNA editing; pentatricopeptide repeat protein; mitochondrion; chloroplast

0 引言

RNA 编辑 (RNA editing) 是一种在转录后对 RNA 分子的碱基序列进行精确修饰的机制, 主要通过碱基的插入、删除或替换, 导致其与基因组 DNA

序列产生差异, 从而调控基因表达并增加转录组和蛋白质组的复杂性^[1]。这一现象最早于 1986 年在锥虫线粒体中发现, 研究人员观察到其 *cox II* 基因转录本中含有 DNA 未编码的尿苷酸残基, 首次提出了

收稿日期: 2025-08-07 修回日期: 2025-10-20 接受日期: 2025-10-25

作者简介: 胡骏 (1978-), 男, 博士, 教授, 主要从事水稻功能基因组研究、分子遗传与基因工程, E-mail: junhu@whu.edu.cn; 王嘉轩, 研究方向为生物科学, E-mail: 2022302041101@whu.edu.cn; [†] 为共同第一作者, 对本文有相同贡献

基金项目: 国家自然科学基金: 水稻线粒体 RNA 编辑与雄性不育的研究 (31670310); 湖北省创新群体: 红莲型杂交水稻种质挖掘与利用 (2020CFA009); 红莲型杂交水稻育性调控机制研究及平台建设 (2024CSA059); 江汉大米专用水稻新品种培育 (2024BBA005)

引用格式: 胡 骏, 王嘉轩, 谢斌. 植物细胞器 RNA 编辑研究进展 [J]. 生物资源, 2026, 48(1): 1-12.

Hu J, Wang J X, Xie B. Research progress on RNA editing of plant organelles [J]. Biotic Resources, 2026, 48(1): 1-12.

“RNA编辑”的概念^[2]。此后,1989年在月见草线粒体中检测到C-to-U的碱基替换^[3],1991年又在玉米叶绿体中得到了进一步验证^[4],证实了RNA编辑在高等植物中普遍存在。

RNA编辑广泛存在于动植物体内,在植物中主要发生于线粒体和叶绿体基因的转录本,表现为C-to-U、U-to-C或A-to-I的碱基替换^[5-6]。编辑过程不仅参与细胞器功能维持,还与植物的生长发育、育性调控、胚发育、光合作用及环境胁迫响应等密切相关^[7]。在动物中,RNA编辑以APOBEC酶家族催化的C-to-U和ADAR酶家族催化的A-to-I为主,广泛调控神经系统功能、免疫反应及多种疾病过程^[8-9]。

近年来,随着测序技术的进步和生物信息学工具的完善,大量RNA编辑事件被鉴定,推动了对其分子机制的深入探索。在植物中,RNA编辑依赖于多种蛋白因子的协同作用,尤其是由PPR(pentatricopeptide repeat)蛋白主导的编辑复合体^[10]。而在动物及微生物领域,CRISPR/Cas系统的兴起为RNA靶向编辑提供了全新的工具,Cas13及其工程化变体(如REPAIR和RESCUE系统)已实现对特定位点RNA的编程编辑,具备较大的生物技术应用潜力^[11-12]。

本文梳理了植物RNA编辑领域的最新进展,总结关键因子及其调控网络,以帮助后续基础研究与农业应用。本文概述了植物RNA编辑研究的方法与技术手段,涵盖传统检测方式、高通量测序、计算分析工具及相关数据库资源;分别从分子机制、功能研究及环境适应性等角度,详细综述了植物线粒体和叶绿体RNA编辑的最新研究进展,重点介绍了相关编辑因子如MORF(multiple organellar RNA editing factor)、PPR与DYW家族蛋白的作用模式及其调控网络;同样探讨了RNA编辑在植物应对非生物胁迫中的潜在功能,为后续深入揭示其生物学意义与应用价值提供理论基础。

1 RNA编辑的研究方法

植物RNA编辑研究的发展依赖于多维度技术体系的进步,主要涵盖编辑位点的鉴定、编辑效率的定量分析及编辑机制的解析。

1.1 早期经典方法

在高通量技术尚不普及的阶段,RNA编辑研究主要依赖RT-PCR结合Sanger测序的方法。研究人员针对目标基因RNA进行逆转录扩增,并与其基因组DNA序列比对,通过分析测序峰图中双峰或碱

基错配来判断编辑事件的发生^[6]。此外,RACE(rapid amplification of cDNA ends)技术也可以用作检测RNA编辑的方法,通过结合基因特异引物与接头/加尾策略,分别获得mRNA的5'或3'端cDNA序列;在植物线粒体或叶绿体中,常与环化RT-PCR共同使用,精准绘制转录起始位点与终止位点及其两侧的UTR区域,若编辑位点落在这些边界附近(如启动子邻近区域或末端poly(A)加尾前),就能被捕获并测序验证^[13-14]。

1.2 高通量测序技术

随着Illumina平台的广泛应用,高通量测序技术成为RNA编辑研究的主流技术。通过去除核糖体RNA或富集mRNA,可以构建富集于细胞器RNA的文库,从而在全转录组范围内识别RNA与DNA之间的碱基差异^[15]。然而,该方法仍面临rRNA比例高、低丰度mRNA覆盖度不足等挑战。

DSN-seq(duplex-specific nuclease sequencing)是一种新兴的、适用于高等植物的转录组测序策略,利用双链特异性核酸酶(duplex-specific nuclease, DSN)在高温下选择性降解高丰度rRNA来源的cDNA,进而显著提升低丰度器官RNA的检测灵敏度^[16]。该方法无需商业rRNA去除试剂盒,具有较低成本和更广泛的物种适用性。在拟南芥和水稻的研究中,DSN-seq不仅显著减少了rRNA读数比例,同时提升了线粒体和叶绿体转录本的覆盖度,检测到更多RNA编辑位点,且准确性已通过Sanger测序验证。因此,DSN-seq有望成为未来RNA编辑研究中重要且实用的技术手段之一。

1.3 RNA结合蛋白交联富集方法

为研究RNA编辑因子与其靶RNA之间的相互作用,CLIP-seq(cross-linking immunoprecipitation sequencing)和RIP-seq(RNA immunoprecipitation sequencing)被广泛应用。该类方法通过紫外交联或免疫共沉淀手段分离特定RNA结合蛋白及其相互作用的RNA,再进行高通量测序。通过RIP-seq技术对玉米非PPR类编辑因子OZ1、ORRM1与RIP9的结合谱进行分析,发现OZ1与ORRM1主要富集于低翻译效率的RNA上,而RIP9则呈广谱结合模式,揭示了不同编辑因子的靶RNA选择偏好^[17]。该类方法适用于编辑因子的靶标确认及功能机制解析,但实验流程较为复杂,依赖高特异性的抗体资源。

1.4 生物信息学分析方法

高通量数据的产生促进了RNA编辑事件的计算识别。常用工具如REDIttools可通过比对

RNA-seq 与基因组序列,识别碱基替换事件^[18]; ChloroSeq 和 RES-Scanner 等专用于分析植物器官 RNA 编辑,适用于 C-to-U 和 U-to-C 转换的识别^[19]。此外,基于机器学习的预测工具如 PlantC2U 和 iPReditor-CMG 可通过深度学习模型或支持向量机算法,根据序列特征预测编辑位点,在无转录组数据时亦可辅助分析^[20-21]。

数据库方面,REDIdb 3.0 是专门用于植物细胞器 RNA 编辑事件的数据库,目前已收录超过 26 000 条编辑记录,覆盖线粒体和叶绿体转录本^[22]; PED(plant editosome database)则整合编辑位点与编辑因子信息,提供跨物种的功能注释和实验验证数据^[23],为后续编辑因子筛选与功能研究提供了重要资源。

2 植物线粒体 RNA 编辑

植物线粒体 RNA 编辑主要表现为 C 到 U 的转化,其在调控线粒体功能、植物生长发育以及非生物胁迫应答中发挥重要作用。该过程主要由 3 类核编码蛋白协同执行:PPR 蛋白可以识别特定的靶标 RNA 序列^[24],MORF 蛋白可以稳定编辑复合体结构,DYW 结构域蛋白则执行脱氨酶催化反应^[25-26]。PPR 蛋白家族在陆生植物中极为庞大,是 RNA 编辑特异性的主要决定因素^[27]。根据其 C 端结构域的差异,PPR 蛋白主要分为 P 和 PLS 亚家族,PLS 亚家族可进一步细分为 PPR-E、PPR-E+ 和 PPR-DYW 3 个亚类^[24]。

在系统分析水稻胚乳发育过程的线粒体编辑组时,研究者发现,大多数编辑位点位于线粒体重要基因的 CDS 区,且大多为 C-to-U,编辑发生后大多情况下导致疏水氨基酸增加而改变线粒体蛋白的结构,并呈高度保守性,表明 RNA 编辑在维持线粒体蛋白结构与功能中具有关键作用^[28]。近年来,多项研究从分子机制、结构基础及生理功能等角度对这一过程进行了深入探索。

MORF 蛋白是编辑复合体中关键的调控组分,其不仅作为 PPR 蛋白与脱氨酶之间的桥梁因子,还可以直接影响编辑体的稳定性与特异性。研究发现拟南芥 AtRIP2、ZmRIP9、AtRIP9 等 MORF 蛋白可以抑制 rAtDYW1 蛋白的 RNA 水解活性;进一步研究发现,MORF 蛋白是通过构象变化的方式抑制 DYW 蛋白的非特异性水解活性,从而提高编辑反应的精准性^[26]。此外,MORF 蛋白可以通过蛋白质-蛋白质相互作用辅助 PPR-E 蛋白募集脱氨酶,ZmMORF1 和 ZmMORF8 可增强 EMP7 与 PCW1 的结合,从而辅助编辑过程,如 *ccmFN*-1553 位点编

辑需要 EMP7、bCCP1 和 PCW1 以提高编辑效率^[29]。

GEND2 是拟南芥线粒体 PLS 型 PPR 蛋白,*gend2-1* 突变体中该基因的表达受损,导致根系发育异常,并显著降低 *CcmFn-1*、*RPSL2* 和 *ORFX* 等 6 个位点的 RNA 编辑效率^[30]。这些基因分别涉及细胞色素成熟、线粒体核糖体组装及 TAT 转运通道功能。*gend2-1* 还可以激活 ANAC017 依赖的线粒体功能失调应答通路以及 ANAC017 非依赖的根生长抑制通路,提示 PPR 蛋白可以通过调控电子传递链相关基因的编辑,影响线粒体能量代谢和器官发育。

水稻中 RNA 编辑因子 PPS1(pollen partial sterility 1)参与调控线粒体 *nad3* 转录本上 5 个连续的 C-to-U 编辑位点的 RNA 编辑。*nad3* 基因转录本上 5 个连续位点(*nad3*-155、172、173、190、191)的 C-to-U 编辑效率相较于野生型在突变体中严重下降,导致所编码的 3 个氨基酸均不能由丝氨酸变为亮氨酸,最终导致植物出现矮化、花粉部分不育等表型^[31]。水稻中的 PPR 蛋白 OsPPR674 参与线粒体 *ccmC* 基因转录本第 299 位点的编辑,*ppr674* 突变体中该位点的编辑完全缺失,导致 *ccmC* 编码蛋白功能受损,从而引发株高降低、结实率下降及耐旱性减弱等多重表型^[32]。FLO22 也是一类典型的 PPR 蛋白,它不仅参与水稻 *nad1* 基因的内含子剪接,还与其他蛋白协同介导多个位点的 C-to-U 编辑,包括 *nad2*-152、*nad3*-275 和 *nad4L*-55 等。*flo22* 突变体中上述位点的编辑效率下降,导致复合体 I 组装效率受损,进而影响胚乳发育^[33]。

在玉米中,PPR-E 类蛋白 bCCP1 与 PPR-E+ 蛋白 EMP7 通过协同招募非典型 PPR-DYW 蛋白 PCW1,共同完成多个基因的编辑,其中包括 *ccmFn*-1553、*nad7*-548 和 *rps3*-109 等位点。双突变体 *bccp1 emp7* 表现出严重的种子发育障碍,表明该编辑模块对于胚乳形成具有不可替代的作用。进一步的分析表明,PCW1 调控 102 个位点的编辑,bCCP1 作为桥接因子连接靶位点与 PCW1,MORF 蛋白则进一步稳定该复合体的构建^[29]。玉米 *DEK56* 基因编码的线粒体定位 PPR-E 蛋白通过特异性调控 *matR*-1124 位点的 C-to-U 编辑和 *nad4* 内含子剪接,维持线粒体呼吸链复合体 I 的功能完整性。*DEK56* 突变导致 *matR* 蛋白异常、NAD4 表达下降及 ATP 合成受阻,导致缺乏茎尖分生组织,引发胚胎发育停滞、胚乳淀粉含量降低及线粒体结构塌陷;互作实验进一步揭

示, DEK56 通过招募 ZmMORF8/ZmGRP23-PCW1 形成编辑复合体, 为解析 PPR 蛋白调控种子发育的分子机制提供了新证据^[34]。报告了 PPR 蛋白 EMP80 在玉米线粒体中 *nad7*-769 和 *atp4*-118 位点的 RNA 编辑中的功能。EMP80 功能的丧失会破坏这些位点的编辑, 导致 NAD7 和 ATP4 蛋白中氨基酸的改变, 影响线粒体复合物 I 和 V 的组装和活性, 最终导致玉米胚胎发生和胚乳发育的停滞^[35]。

DYW 结构域的主要功能是执行脱氨酶催化反应。DYW1 缺乏许多 PPR 型 RNA 编辑因子中发现的完整 DYW 脱氨酶结构域, 通过分析拟南芥 DYW1 的 N 端截短的 DYW 结构域的晶体结构, 揭示了一个胞嘧啶脱氨酶折叠和一个含有锌离子的 C 端 DYW 基序。由于 DYW1 缺乏与 PG 盒相对应的两个结构保守的 β 链, 这表明它可能无法形成完整的目标核苷酸结合口袋, 推测需要从 PPR 蛋白 (如 CRR4) 招募 PG 盒及其周围区域, 才能赋予 DYW1 催化活性^[36]。蛋白质 GRP23 在拟南芥线粒体的 E 型编辑体中起核心作用。研究发现^[37], GRP23 可以与多种 MORF 蛋白和 PPR-DYW 蛋白相互作用, 增强 PPR-E 蛋白与转脱氨酶 MEF8/MEF8S 的相互作用, 并且还可以协助 PPR-DYW

蛋白招募第 2 个脱氨酶, 进一步加深对植物细胞器中 RNA 编辑网络的理解。

线粒体 RNA 编辑在植物非生物胁迫响应中也具有重要功能。干旱胁迫条件下, 小麦 *nad9* 转录本的 RNA 编辑模式发生显著变化, 耐旱型品种 Giza168 的 *nad9* 基因有 22 个编辑位点, 而敏感型品种 Gemmiza10 仅有 19 个, 并且干旱可显著提高 Giza168 中部分位点的编辑效率, 从而优化 NAD9 蛋白结构, 增强线粒体功能, 提高抗旱性, 强调了 RNA 编辑在植物抗旱性方面的作用^[38]。此外, SOP10 是一种定位于线粒体的 PPR 蛋白, 调控 *nad6*、*nad7* 和 *nad9* 等基因的编辑和剪接。SOP10 的突变会损害 *nad4* 和 *nad5* 转录本的内含子剪接, 并降低 *nad2*、*nad6* 和 *rps4* 转录本的 RNA 编辑效率, 导致线粒体复合物 I 缺陷, 超氧阴离子积累升高, 对冷胁迫敏感性增加, 揭示了 RNA 编辑在水稻抗冷胁迫过程中的重要作用^[39]。

为全面梳理植物线粒体 RNA 编辑中 PPR 蛋白的研究进展, 本文汇总了近年来在模式植物中已明确参与 RNA 编辑并影响生长发育的重要 PPR 蛋白 (表 1)。这些因子的缺失常常导致能量代谢紊乱、胚胎致死或雄性不育, 显示其在细胞器功能维持中的关键作用。

表 1 线粒体中参与 RNA 编辑的 PPR 蛋白及其对植物生长发育的调控

Table 1 Mitochondria-localized PPR proteins in RNA editing and their regulation of growth and development of plants

蛋白	靶标基因	物种	基因表达受阻后的表型	文献
MEF11	<i>cox3</i> -422, <i>ccb</i> 203-344, <i>nad4</i> -124	拟南芥	对洛伐他汀不敏感, 影响异戊二烯的生物合成	[40]
AHG11	<i>nad4</i> -376	拟南芥	影响 ABA 信号传递及细胞响应	[41]
COD1	<i>cox2</i> , <i>nad4</i>	拟南芥	胚胎致死, 但可被拯救为生长缓慢、无根的植株	[42]
CWM1	<i>nad5</i> , <i>ccmC</i> , <i>ccmB</i>	拟南芥	突变体对纤维素合成抑制剂表现出耐受性	[43]
GEND2	<i>CcmFn-1</i> , <i>RPSL2</i> , <i>ORFX</i>	拟南芥	根系发育缺陷	[30]
MEF10	<i>nad2</i> -842	拟南芥	生长延迟, 没有明显的表型差异	[44]
MEF100	<i>nad1</i> -493, <i>nad4</i> -403, <i>nad7</i> -698, <i>ccmFN2</i> -356	拟南芥	复合物 I 组装减少, 线粒体呼吸活性下降, 植株生长迟缓、叶片卷曲	[45]
MEF13	<i>nad7</i> -213, <i>ccmFc</i> -50, <i>ccmFc</i> -415, <i>cox3</i> -314, <i>nad2</i> -59, <i>nad4</i> -158, <i>nad5</i> -1665, <i>nad5</i> -1916	拟南芥	生长发育缓慢, 莲座叶叶茎缩短	[46]
MEF9	<i>nad7</i> -200	拟南芥	生长稍慢, 抽薹和花座延迟	[47]
OTP87	<i>nad7</i> -24, <i>atp1</i> -1178	拟南芥	生长缓慢, 发育迟缓, 株型较小	[48]
SLG1	<i>nad3</i> -250	拟南芥	生长缓慢和发育迟缓, 对 ABA 的响应增强, H ₂ O ₂ 积累增加, 耐旱性增强	[49]
SLO1	<i>nad4</i> -449, <i>nad9</i> -328	拟南芥	生长缓慢, 发育延迟	[50]
SLO2	<i>nad4L</i> -110, <i>nad1</i> -2, -40, <i>nad7</i> -739, <i>mttB</i> -144, -145, -666	拟南芥	叶片出芽迟缓, 根生长受限, 开花晚; 电子传递链复合物 I、III 和 VI 丰度和活性降低, 碳能量失衡	[51]
SLO4	<i>nad4</i>	拟南芥	根生长受限, 开花晚, 整体生长迟缓	[52]
bCCP1	<i>ccmFN</i> -1553 等	玉米	种子发育停滞	[29]

续表

蛋白	靶标基因	物种	基因表达受阻后的表型	文献
DEK40	<i>cox3</i> -314, <i>nad2</i> -26, <i>nad5</i> -1916	玉米	籽粒发育异常, 胚乳细胞程序性死亡	[53]
DEK56	<i>matR</i> -1124 等	玉米	籽粒败育(胚和胚乳发育停滞)	[34]
EMP18	<i>atp6</i> -635, <i>cox2</i> -449	玉米	胚胎和胚乳发育在早期停滞, 导致胚胎致死	[54]
EMP21	81 个位点, 包括 <i>nad7</i> , <i>atp1</i> , <i>atp8</i> , <i>nad3</i> , <i>rps4</i>	玉米	严重抑制胚胎发生和胚乳发育	[55]
Emp7	<i>ccmFN</i> -1553	玉米	胚和胚乳的发育受阻, 胚胎致死	[56]
EMP80	<i>nad7</i> -769, <i>atp4</i> -118	玉米	胚胎发生和胚乳发育停滞	[35]
Emp9	<i>ccmB</i> -43, <i>rps4</i> -335	玉米	果皮塌陷, 胚和胚乳发育受阻, 胚胎致死	[57]
PPR2263	<i>nad5</i> -1550, <i>cob</i> -908	玉米	籽粒和幼苗生长缺陷, 开花延迟, 通常不育	[58]
PPR27	<i>ccmFN</i> -1357, <i>rps3</i> -707 等	玉米	胚胎发生和胚乳发育停滞	[59]
PpPPR56	<i>nad3</i> -230, <i>nad4</i> -272	小立碗藓	生长发育轻微阻滞	[60]
PpPPR65	<i>ccmFc</i> -103, <i>ccmFc</i> -122	小立碗藓	生长发育严重阻滞	[61]
PpPPR71	<i>ccmFc</i> -122	小立碗藓	生长发育明显阻滞	[62]
PpPPR77	<i>cox2</i> -370, <i>cox3</i> -733	小立碗藓	生长发育严重阻滞	[60]
PpPPR78	<i>cox1</i> -755, <i>rps14</i> -137	小立碗藓	生长发育轻微阻滞	[63]
PpPPR79	<i>nad5</i> -598	小立碗藓	生长发育严重阻滞	[63]
PpPPR91	<i>nad5</i> -244	小立碗藓	生长发育严重阻滞	[64]
PpPPR98	<i>atp9</i> -92	小立碗藓	生长发育无明显差异, 转录水平较野生型低 35%	[61]
FLO22	<i>nad1</i>	水稻	粉状胚乳, 淀粉体发育延迟, 影响线粒体复合体 I 的组装和活性	[33]
MPR25	<i>nad5</i> -1580	水稻	植株发育早期生长迟缓, 叶片呈淡绿色	[65]
OGR1	<i>cox2</i> -167, <i>cox3</i> -572, <i>ccmC</i> -458, <i>nad2</i> -1457, <i>nad4</i> -401, -416, -433	水稻	生长迟缓、分蘖少、种子萌发延迟、胚乳不透明、矮化、部分不育	[66]
OsPPR674	<i>ccmC</i> -299	水稻	株高降低、结实率下降、耐旱性差	[32]
PPR756	<i>atp6</i> -368, <i>ccmC</i> -236, <i>nad7</i> -83	水稻	营养生长期发育迟缓, 生殖生长期花粉干瘪, 产生雄性不育现象	[67]
PPS1	<i>nad3</i> -155, -172, -173, -190, -191	水稻	生长缓慢、矮化和发育迟缓、花药短小、花粉不育、柱头发芽率和结实率低; 电子传递链复合体丰度及活性降低, 线粒体嵴坍塌, 导致其形态结构异常	[68]
RF1a/RF1b	<i>atp6</i> , <i>B-atp6/orf79</i>	水稻	基因缺失导致雄性不育; 其存在恢复育性	[69]
SOP10	<i>nad4</i> , <i>nad5</i> , <i>nad2</i> , <i>nad6</i> , <i>rps4</i>	水稻	功能缺失突变可增强水稻耐冷性	[39]
SMK1	<i>nad7</i> -836	水稻/玉米	种子的胚和胚乳发育异常, 苗期致死	[70]

3 植物叶绿体 RNA 编辑研究进展

叶绿体是植物进行光合作用的核心细胞器, 其基因表达的精确调控同样对植物生长发育和环境适应性至关重要。作为关键的转录后修饰机制, RNA 编辑通过校正基因编码信息, 确保了众多关键蛋白质的结构与功能得以恢复, 从而维持光合系统的稳定运行。近年来, 围绕叶绿体编辑体的组成、调控网络及其在响应内外源信号中的作用也取得了显著进展。

与线粒体类似, 叶绿体 RNA 编辑也依赖一系列特异性 PPR 蛋白的协同作用。表 2 列出了部分已知叶绿体定位的 PPR 蛋白、其靶标基因及相应的突变

体表型, 以便全面了解 RNA 编辑在光合作用与叶绿体发育中的功能机制。

多重细胞器 RNA 编辑因子(MORF, 或称 RIP) 家族是植物 RNA 编辑体不可或缺的核心组分, 它们不仅作为支架蛋白稳定编辑复合物, 还在位点识别和催化过程中扮演着关键的调控角色^[93]。全基因组分析已在多种植物中鉴定出 MORF 家族成员, 例如在甘蓝型油菜 (*Brassica napus*) 中鉴定出 43 个 BnMORF 基因^[94]; 在猕猴桃 (*Actinidia chinensis*) 中鉴定出 10 个 AcMORF 基因^[95]。在玉米中, 质体 PPR-E+ 编辑体由 PPR-E+ 蛋白、脱氨酶 ZmDYW2A/B、衔接蛋白 ZmNUWA 以及

表2 叶绿体参与RNA编辑的PPR蛋白及其对植物生长发育的调控

Table 2 Chloroplast-localized PPR proteins in RNA editing and their regulation of growth and development of plants

蛋白	靶标基因	物种	基因表达受阻后的表型	文献
AtECB2	<i>accD-794</i>	拟南芥	白化致死,叶绿体缺乏有组织的类囊体膜,光合蛋白水平下降	[71]
CLB19	<i>rpoA-200, clpP-559</i>	拟南芥	叶色淡黄,叶绿体发育受损,发育迟缓,幼苗早死	[72]
CRR21	<i>ndhD-2</i> 等	拟南芥	NDH复合体活性特异性受损	[73-74]
CRR4	<i>ndhD-1</i>	拟南芥	NDH复合体功能受损	[75]
DG1/ TSL1	<i>accD-1568, ndhD-2, petL-5</i>	拟南芥	高温下,叶绿体发育受损,表现出热敏性	[76]
EMB2261	<i>rps14-2</i>	拟南芥	胚胎致死	[77]
LPA66	<i>psbF-77</i>	拟南芥	生长缓慢,叶色淡绿,光系统II功能受损	[78]
PDM1/ SEL1	<i>accD-1</i>	拟南芥	色素缺陷和幼苗致死	[79-80]
QED1	<i>accD-794, matK-640, ndhB-872, rpoB-2432</i>	拟南芥	生长缓慢,生长5周后叶片出现黄色区域	[81]
RARE1	<i>accD-794</i>	拟南芥	热胁迫下呈现黄色和矮小表型,叶绿体基因表达下降	[82]
VAC1	<i>accD-794, ndhF-290</i>	拟南芥	纯合突变体白化致死,杂合突变体叶色呈浅黄绿,叶绿体发育受损	[83]
YS1	<i>rpoB-338</i>	拟南芥	光合能力下降,光合色素复合物减少,叶绿体结构异常	[84]
PPR647	<i>rpoC2-926, ycf3-63</i> 等	玉米	白化幼苗,叶绿体发育受损	[85]
ZmPPR26	<i>atpA-1148</i>	玉米	白化幼苗致死	[86]
OsASL	<i>ndhA-C473, rps14-C80, ndhB-C737</i>	水稻	白化致死幼苗,叶绿体发育异常	[87]
OsPPR16	<i>rpoB-545</i>	水稻	早期发育阶段表现出白化表型,植株矮小	[88]
OsPPR6	<i>ndhB</i>	水稻	白化叶片和幼苗死亡	[89]
OsPPR9	<i>rps8-C182, rpoC2-C4106, rps14-C80, ndhB-C611</i>	水稻	叶片变黄,表型致死,叶绿体发育和光合作用相关基因表达受到抑制。	[90]
SSA1	<i>ndhB-737, atpF, ycf3-2</i>	水稻	白化和幼苗致死	[91]
ATP4	<i>rps8-182</i>	水稻/玉米	低温白化,生长发育缺陷,雄性不育	[92]

ZmMORF2/8/9共同组成,凸显了MORF蛋白在构建功能性编辑复合体中的基础作用^[96]。

MORF蛋白的功能对于叶绿体的正常发育至关重要。例如,在水稻中,通过CRISPR/Cas9技术敲除*OsMORF9*基因,可以导致植株表现出白化和幼苗致死表型,深入分析发现,*osmorf9*突变体中,与光合作用、叶绿体核糖体生物合成以及特定质体RNA的编辑和剪接相关的基因表达均受到严重影响。进一步的酵母双杂交实验证明,*OsMORF9*蛋白能够与PPR蛋白家族的成员*OsSLA4*和*DUA1*相互作用,共同参与叶绿体发育的精密调控^[97]。MORF蛋白不仅是编辑体的静态组分,其本身也受到复杂的动态调控,并介导植物对环境信号的响应。在高温胁迫下,拟南芥中的MORF8蛋白会在叶绿体内发生可逆的类固态凝聚,这种相变过程会捕获包括多种PPR蛋白在内的大量的编辑因子,从而全

局性地抑制RNA编辑活性,特别是影响编码NADH脱氢酶样(NDH)复合物相关基因转录本的编辑,最终导致NDH复合物活性受损和光合效率下降^[98]。这项研究将MORF8定位为一个潜在的叶绿体温度感应器,揭示了生物大分子相变在调控RNA编辑以应对环境胁迫中的关键作用。

PPR蛋白以其高度的序列特异性,负责识别靶标RNA转录本,其功能的正常发挥是叶绿体功能完整性的前提^[19,93]。许多PPR蛋白的功能缺失会导致严重的生长发育缺陷;在水稻中,PPR蛋白SSA1被证实对早期叶绿体发育至关重要。*ssa1*突变体表现出白化致死,其叶绿体*ndhB*基因转录本上第737位点的编辑效率以及*atpF*和*ycf3-2*内含子的剪接均受到严重破坏。互作实验表明,SSA1蛋白能与RNA编辑辅助因子*OsMORF8*和硫氧还蛋白*OsTRXz*相互作用,协同调控叶绿体基因的转录后加工^[91]。

除了MORF和PPR蛋白,叶绿体RNA编辑的顺利进行还依赖于催化脱氨反应的酶以及其他多种调控蛋白的协同作用,形成一个复杂的调控网络。

DYW结构域被认为是C-to-U编辑的催化中心,对DYW结构域的晶体结构解析揭示了一种精巧的门控锌快门(gated zinc shutter)调控机制。该结构域通过一个保守的门控模块在空间和机理上调控催化活性中心的开放与关闭。研究表明,DYW结构域在非活性状态下处于一种自抑制的构象,在编辑体组装等特定的生理条件下被激活,从而确保脱氨反应的精准发生^[99]。

在玉米中,*ZmPPR26*基因编码一个DYW型PPR蛋白,其突变体*zmppr26*呈现白化幼苗致死表型。研究证实,该突变体完全丧失了对叶绿体*atpA*基因转录本上第1148位点的C-to-U编辑能力,该位点的正常编辑会使编码的氨基酸由丝氨酸(Ser)变为疏水性更强的亮氨酸(Leu)。RNA编辑的缺失导致错误氨基酸无法修正,进而使得叶绿体ATP合酶的积累量显著下降,最终影响光合复合物的稳定性和叶绿体的正常建成^[86]。玉米中的Dek570-1是一种PPR-DYW蛋白,其突变不仅影响线粒体中多个位点的编辑,导致种子和植株发育缺陷,同时该蛋白也被证实可以定位于叶绿体。在*dek570-1*突变体的叶绿体中,*rpl20*基因转录本上308位点的C-to-U编辑效率显著降低,影响了部分rRNA和质体基因的表达,最终导致叶绿素积累减少和光合速率下降,表明该蛋白在协调线粒体和叶绿体功能中发挥双重作用^[100]。

此外,叶绿体RNA编辑还受到其他非经典编辑因子的调控,这些发现将RNA编辑与叶绿体的核心生理过程更紧密地联系在一起。最新研究发现,拟南芥中核编码的叶绿体RNA聚合酶RPOTp,除了其经典的转录功能外,也参与了RNA编辑的调控。RPOTp蛋白能够与MORF2、MORF8、MORF9以及ORRM1等多个已知的RNA编辑因子直接相互作用,并通过影响MORFs蛋白的二聚化来调节RNA编辑的效率。这一发现首次将叶绿体的转录机制与转录后修饰过程直接联系起来,揭示了两之间可能存在协同调控机制^[101]。此外,叶绿体ATP合酶的 γ 亚基ATPC1也被发现能调节多个质体RNA的编辑,*atpc1*突变体不仅光合作用严重受损,其多个RNA编辑位点的效率也发生了显著改变。进一步的互作分析表明,ATPC1是通过与MORF、ORRM1和OZ1等核心编辑因子相互作用来发挥其调控功能的,这表明叶绿体的能量状态和代谢水平

能够通过ATP合酶这一关键节点直接反馈基因表达的转录后调控过程^[102]。在冷胁迫条件下,拟南芥中的RNA结合蛋白HPE1则通过与MORF2和MORF9互作,特异性地提高了*rpoC-488*、*ndhB-149*等基因的编辑效率,以此促进低温下的光合作用,揭示了一条由RNA编辑介导的、响应环境温度变化的信号通路^[103]。

4 总结与展望

RNA编辑作为一种在转录后水平上改变遗传信息的机制,使得mRNA产物不再严格对应于DNA模板序列,从而打破了中心法则的传统框架,极大地丰富了蛋白质产物的多样性和调控的灵活性。植物RNA编辑作为细胞器基因表达调控的重要环节,近年来在机制解析与功能研究方面取得了显著进展。然而,随着研究的深入,仍有诸多关键科学问题亟待解决。

RNA编辑位点识别与调控机制仍不完全清晰。虽然已有大量PPR、MORF与DYW蛋白被鉴定为核心编辑因子,但其间的协同关系、复合体组装顺序及时空动态变化仍缺乏系统性解释。尤其是在某些孤立位点或非典型编辑因子的识别上,现有模型难以完全覆盖,未来可结合蛋白质互作组学、单分子成像等手段进一步解析。

RNA编辑与植物发育及胁迫响应的关联尚需深化。越来越多的证据表明,RNA编辑不仅参与基础代谢过程,还与抗旱、抗寒、胚发育及育性调控密切相关。然而,在这些复杂表型背后,不同编辑因子是如何通过靶RNA的编辑精确调节细胞器功能,从而引发生理变化,目前仍缺乏机制层面的贯通研究。因此,结合突变体表型、代谢组及线粒体、叶绿体功能分析将成为未来研究的重点方向。

值得注意的是,部分PPR蛋白可在叶绿体与线粒体中双定位或调控双重靶标,这提示RNA编辑网络存在功能耦合与空间协同(表3)。未来针对此类编辑因子的研究将有助于揭示细胞器之间信号传导与功能调控的潜在联系。

在RNA编辑领域的研究中,多组学与智能预测手段的整合应用仍具巨大潜力。RNA编辑位点的精准识别和因子功能预测仍依赖大规模生物信息学分析。未来的研究方向可以侧重于机器学习、深度神经网络等算法在编辑因子预测、靶位点识别及调控网络构建中的应用,并结合实验验证实现闭环。此外,跨物种编辑事件的比较分析也有助于揭示编辑机制的演化规律与功能保守性。

综上所述,随着研究工具的不断完善和理论体

表3 部分参与RNA编辑双定位的PPR蛋白及其对植物生长发育的调控

Table 3 Dual-localized PPR proteins in RNA editing and their regulation of growth and development of plants				
蛋白	靶标基因	物种	基因表达受阻后的表型	文献
AEF1/MPR25	<i>atpF</i> -92, <i>nad5</i> -1580	拟南芥/水稻	苗期生长缓慢,光合作用速率降低,叶色黄绿	[104]
Dek570-1	<i>nad2</i> -677, <i>ccmFC</i> -799, <i>rpl20</i> -308	玉米	种子小但可活,植株矮小发黄	[100]
PGL1	<i>ndhD</i> -878, <i>ccmFc</i> -543	水稻	叶色淡绿,叶绿素含量显著降低,类囊体结构排列松散	[105]

系的逐步构建,植物RNA编辑领域正迈入机制与功能并重、基础研究与应用开发并进的新阶段。对RNA编辑系统的深入解析,不仅有助于理解植物基因表达调控的复杂性,也将为提升作物性状和适应性提供新的分子策略。

参考文献

[1] Gott J M, Emeson R B. Functions and mechanisms of RNA editing [J]. Annual Review of Genetics, 2000, 34: 499-531.

[2] Benne R, Van Den Burg J, Brakenhoff J P J, et al. Major transcript of the frameshifted *coxII* gene from trypanosome mitochondria contains four nucleotides that are not encoded in the DNA [J]. Cell, 1986, 46(6): 819-826.

[3] Rudolf Hiesel B W. RNA editing in plant mitochondria [J]. Science, 1989, 246(4937): 1632-1634.

[4] Hoch B, Maier R M, Appel K, et al. Editing of a chloroplast mRNA by creation of an initiation codon [J]. Nature, 1991, 353(6340): 178-180.

[5] Chateigner-Boutin A L, Small I. Plant RNA editing [J]. RNA Biol, 2010, 7(2): 213-219.

[6] Ichinose M, Sugita M. RNA editing and its molecular mechanism in plant organelles [J]. Genes, 2017, 8(1): 5.

[7] Hao W, Liu G X, Wang W P, et al. RNA editing and its roles in plant organelles [J]. Frontiers in Genetics, 2021, 12: 757109.

[8] Melcher T, Maas S, Herb A, et al. A mammalian RNA editing enzyme [J]. Nature, 1996, 379(6564): 460-464.

[9] Mehta A, Driscoll D M. Identification of domains in apobec-1 complementation factor required for RNA binding and apolipoprotein-B mRNA editing [J]. RNA, 2002, 8(1): 69-82.

[10] Gray M W. RNA editing in plant organelles: a fertile field [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 93(16): 8157-8159.

[11] Abudayyeh O O, Gootenberg J S, Konermann S, et al. C2c2 is a single-component programmable RNA-

guided RNA-targeting CRISPR effector [J]. Science, 2016, 353(6299): aaf5573.

[12] Cox D B T, Gootenberg J S, Abudayyeh O O, et al. RNA editing with CRISPR-Cas13 [J]. Science, 2017, 358(6366): 1019-1027.

[13] Kuhn J, Binder S. RT-PCR analysis of 5' to 3'-end-ligated mRNAs identifies the extremities of *cox2* transcripts in pea mitochondria [J]. Nucleic Acids Research, 2002, 30(2): 439-446.

[14] Holec S, Lange H, Kühn K, et al. Relaxed transcription in *Arabidopsis* mitochondria is counterbalanced by RNA stability control mediated by polyadenylation and polynucleotide phosphorylase [J]. Molecular and Cellular Biology, 2006, 26(7): 2869-2876.

[15] Gao C W, Li T, Zhao X, et al. Comparative analysis of the chloroplast genomes of *Rosa* species and RNA editing analysis [J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 318.

[16] Liu K J, Xie B, Peng L L, et al. Profiling of RNA editing events in plant organellar transcriptomes with high-throughput sequencing [J]. The Plant Journal, 2024, 118(2): 345-357.

[17] Hua H Y, Santibanez P I, Ngo V T, et al. RIP-Seq analysis of non-PPR chloroplast editing factors reveals broad RNA interactions and enrichment of less efficiently translated RNAs by OZ1 and ORRM1 complexes [J]. The Plant Journal, 2024, 117(5): 1528-1542.

[18] Edera A A, Small I, Milone D H, et al. Deepred-Mt: deep representation learning for predicting C-to-U RNA editing in plant mitochondria [J]. Computers in Biology and Medicine, 2021, 136: 104682.

[19] Mohammed T, Firoz A, Ramadan A M. RNA editing in chloroplast: advancements and opportunities [J]. Current Issues in Molecular Biology, 2022, 44(11): 5593-5604.

[20] Xu C Q, Li J, Song L Y, et al. PlantC2U: deep learning of cross-species sequence landscapes predicts plastid C-to-U RNA editing in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(8): 2266-2279.

[21] Qin S D, Fan Y J, Hu S N, et al. iPReditor-CMG: improving a predictive RNA editor for crop mitochondria

- drial genomes using genomic sequence features and an optimal support vector machine [J]. *Phytochemistry*, 2022, 200: 113222.
- [22] Lo Giudice C, Pesole G, Picardi E. REDIdb 3.0: a comprehensive collection of RNA editing events in plant organellar genomes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 482.
- [23] Li M, Xia L, Zhang Y S, et al. Plant editosome database: a curated database of RNA editosome in plants [J]. *Nucleic Acids Research*, 2019, 47 (D1): D170-D174.
- [24] Wang Y, Tan B C. Pentatricopeptide repeat proteins in plants: cellular functions, action mechanisms, and potential applications [J]. *Plant Communications*, 2025, 6 (2): 101203.
- [25] Shi X W, Bentolila S, Hanson M R. Organelle RNA recognition motif-containing (ORRM) proteins are plastid and mitochondrial editing factors in *Arabidopsis* [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2016, 11(5): e1167299.
- [26] Boyd R D, Hayes M L. A ribonuclease activity linked to DYW1 *in vitro* is inhibited by RIP/MORF proteins [J]. *Scientific Reports*, 2023, 13: 10723.
- [27] Li X L, Sun M D, Liu S J, et al. Functions of PPR proteins in plant growth and development [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (20): 11274.
- [28] Chen M, Xia L, Tan X Y, et al. Seeing the unseen in characterizing RNA editome during rice endosperm development [J]. *Communications Biology*, 2024, 7: 1314.
- [29] Wang Y, Li H, Huang Z Q, et al. Maize PPR-E proteins mediate RNA C-to-U editing in mitochondria by recruiting the trans deaminase PCW1 [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(1): 529-551.
- [30] Nie Y Q, Li Y, Yuan P L, et al. *Arabidopsis* Pentatricopeptide repeat protein GEND2 participates in mitochondrial RNA editing [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2024, 65(11): 1849-1861.
- [31] Xiao H J, Liu Z J, Zou X, et al. Silencing of rice PPR gene *PPS1* exhibited enhanced sensibility to abiotic stress and remarkable accumulation of ROS [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 258/259: 153361.
- [32] Li J L, Zhang L H, Li C Y, et al. The pentatricopeptide repeat protein OsPPR674 regulates rice growth and drought sensitivity by modulating RNA editing of the mitochondrial transcript *ccmC* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, 26(6): 2646.
- [33] Yang H, Wang Y L, Tian Y L, et al. Rice *FLOURY ENDOSPERM22*, encoding a pentatricopeptide repeat protein, is involved in both mitochondrial RNA splicing and editing and is crucial for endosperm development [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65 (3): 755-771.
- [34] Zang J, Zhang T F, Zhang Z G, et al. DEFECTIVE KERNEL 56 functions in mitochondrial RNA editing and maize seed development [J]. *Plant Physiology*, 2024, 194(3): 1593-1610.
- [35] Zhao J, Cao S K, Li X L, et al. EMP80 mediates the C-to-U editing of *nad7* and *atp4* and interacts with Zm-DYW2 in maize mitochondria [J]. *New Phytologist*, 2022, 234(4): 1237-1248.
- [36] Toma-Fukai S, Sawada Y, Maeda A, et al. Structural insight into the activation of an *Arabidopsis* organellar C-to-U RNA editing enzyme by active site complementation [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(6): 1888-1900.
- [37] Yang Y Z, Liu X Y, Tang J J, et al. GRP23 plays a core role in E-type editosomes via interacting with MORFs and atypical PPR-DYWs in *Arabidopsis* mitochondria [J]. *PNAS* 2022, 119(39): e2210978119.
- [38] Mohamed N G, Ramadan A M, Amer M, et al. RNA editing-induced structural and functional adaptations of NAD9 in *Triticum aestivum* under drought stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1490288.
- [39] Zu X F, Luo L L, Wang Z, et al. A mitochondrial pentatricopeptide repeat protein enhances cold tolerance by modulating mitochondrial superoxide in rice [J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 6789.
- [40] Tang J W, Kobayashi K, Suzuki M, et al. The mitochondrial PPR protein LOVASTATIN INSENSITIVE 1 plays regulatory roles in cytosolic and plastidial isoprenoid biosynthesis through RNA editing [J]. *The Plant Journal*, 2010, 61(3): 456-466.
- [41] Murayama M, Hayashi S, Nishimura N, et al. Isolation of *Arabidopsis* ahg11, a weak ABA hypersensitive mutant defective in nad4 RNA editing [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(14): 5301-5310.
- [42] Jennifer Dahan G T. Disruption of the *CYTOCHROME C OXIDASE DEFICIENT1* gene leads to cytochrome c oxidase depletion and reorchestrated respiratory metabolism in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(4): 1788-1802.
- [43] Hu Z B, Vanderhaeghen R, Cools T, et al. Mitochondrial defects confer tolerance against cellulose deficiency [J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(9): 2276-2290.
- [44] Härtel B, Zehrmann A, Verbitskiy D, et al. MEF10 is required for RNA editing at *nad2-842* in mitochondria of *Arabidopsis thaliana* and interacts with MORF8 [J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 81(4): 337-346.

- [45] Gutmann B, Millman M, Vincis Pereira Sanglard L, et al. The pentatricopeptide repeat protein MEF100 is required for the editing of four mitochondrial editing sites in *Arabidopsis* [J]. *Cells*, 2021, 10(2): 468.
- [46] Glass F, Hartel B, Zehrmann A, et al. MEF13 requires MORF3 and MORF8 for RNA editing at eight targets in mitochondrial mRNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(10): 1466-1477.
- [47] Takenaka M. MEF9, an E-subclass pentatricopeptide repeat protein, is required for an RNA editing event in the *nad7* transcript in mitochondria of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(2): 939-947.
- [48] Hammani K, Colas Des Francs-Small C, Takenaka M, et al. The pentatricopeptide repeat protein OTP87 is essential for RNA editing of *nad7* and *atp1* transcripts in *Arabidopsis* mitochondria [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286(24): 21361-21371.
- [49] Yuan H, Liu D. Functional disruption of the pentatricopeptide protein SLG1 affects mitochondrial RNA editing, plant development, and responses to abiotic stresses in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2012, 70(3): 432-444.
- [50] Sung T Y, Tseng C C, Hsieh M H. The SLO1 PPR protein is required for RNA editing at multiple sites with similar upstream sequences in *Arabidopsis* mitochondria [J]. *The Plant Journal*, 2010, 63(3): 499-511.
- [51] Zhu Q, Dugardeyn J, Zhang C Y, et al. SLO2, a mitochondrial pentatricopeptide repeat protein affecting several RNA editing sites, is required for energy metabolism [J]. *The Plant Journal*, 2012, 71(5): 836-849.
- [52] WeiEnberger 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 [J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, 93(4/5): 355-368.
- [53] Ren R C, Lu X D, Zhao Y J, et al. Pentatricopeptide repeat protein DEK40 is required for mitochondrial function and kernel development in maize [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(21): 6163-6179.
- [54] Li X L, Huang W L, Yang H H, et al. EMP18 functions in mitochondrial *atp6* and *cox2* transcript editing and is essential to seed development in maize [J]. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 896-907.
- [55] Wang Y, Liu X Y, Yang Y Z, et al. 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 [J]. *PLoS Genetics*, 2019, 15(8): e1008305.
- [56] Sun F, Wang X M, Bonnard G, et al. Empty pericarp7 encodes a mitochondrial E-subgroup pentatricopeptide repeat protein that is required for *ccmFN* editing, mitochondrial function and seed development in maize [J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(2): 283-295.
- [57] Yang Y Z, Ding S, Wang H C, et al. The pentatricopeptide repeat protein EMP9 is required for mitochondrial *ccmB* and *rps4* transcript editing, mitochondrial complex biogenesis and seed development in maize [J]. *New Phytologist*, 2017, 214(2): 782-795.
- [58] Sosso D, Mbello S, Vernoud V, et al. PPR2263, a DYW-subgroup pentatricopeptide repeat protein, is required for mitochondrial *nad5* and *cob* transcript editing, mitochondrion biogenesis, and maize growth [J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(2): 676-691.
- [59] Liu R, Cao S K, Sayyed A, et al. The DYW-subgroup pentatricopeptide repeat protein PPR27 interacts with ZmMORF1 to facilitate mitochondrial RNA editing and seed development in maize [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(18): 5495-5505.
- [60] Ohtani S, Ichinose M, Tasaki E, et al. Targeted gene disruption identifies three PPR-DYW proteins involved in RNA editing for five editing sites of the moss mitochondrial transcripts [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2010, 51(11): 1942-1949.
- [61] Ichinose M, Sugita C, Yagi Y, et al. Two DYW subclass PPR proteins are involved in RNA editing of *ccmFc* and *atp9* transcripts in the moss *Physcomitrella patens*: first complete set of PPR editing factors in plant mitochondria [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2013, 54(11): 1907-1916.
- [62] Tasaki E, Hattori M, Sugita M. The moss pentatricopeptide repeat protein with a DYW domain is responsible for RNA editing of mitochondrial *ccmFc* transcript [J]. *The Plant Journal*, 2010, 62(4): 560-570.
- [63] Uchida M, Ohtani S, Ichinose M, et al. The PPR-DYW proteins are required for RNA editing of *rps14*, *cox1* and *nad5* transcripts in *Physcomitrella patens* mitochondria [J]. *FEBS Letters*, 2011, 585(14): 2367-2371.
- [64] Ichinose M, Uchida M, Sugita M. Identification of a pentatricopeptide repeat RNA editing factor in *Physcomitrella patens* chloroplasts [J]. *FEBS Letters*, 2014, 588(21): 4060-4064.
- [65] Toda T, Fujii S, Noguchi K, et al. Rice MPR25 encodes a pentatricopeptide repeat protein and is essential for RNA editing of *nad5* transcripts in mitochondria [J]. *The Plant Journal*, 2012, 72(3): 450-460.
- [66] Kim S R, Yang J I, Moon S, et al. Rice OGR1 encodes a pentatricopeptide repeat-DYW protein and is es-

- sential for RNA editing in mitochondria [J]. *The Plant Journal*, 2009, 59(5): 738-749.
- [67] Zhang Q N, Xu Y H, Huang J S, et al. The rice pentatricopeptide repeat protein PPR756 is involved in pollen development by affecting multiple RNA editing in mitochondria [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 749.
- [68] Xiao H J, Zhang Q N, Qin X J, et al. Rice PPS1 encodes a DYW motif-containing pentatricopeptide repeat protein required for five consecutive RNA-editing sites of *nad3* in mitochondria [J]. *New Phytologist*, 2018, 220(3): 878-892.
- [69] Wang Z H, Zou Y J, Li X Y, et al. 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 [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(3): 676-687.
- [70] Li X J, Zhang Y F, Hou M M, et al. 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*) [J]. *The Plant Journal*, 2014, 79(5): 797-809.
- [71] Yu Q B, Jiang Y, Chong K, et al. AtECB2, a pentatricopeptide repeat protein, is required for chloroplast transcript *accD* RNA editing and early chloroplast biogenesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, 2009, 59(6): 1011-1023.
- [72] Chateigner-Boutin A L, Ramos-Vega M, Guevara-García A, et al. CLB19, a pentatricopeptide repeat protein required for editing of *rpoA* and *clpP* chloroplast transcripts [J]. *The Plant Journal*, 2008, 56(4): 590-602.
- [73] Okuda K, Chateigner-Boutin A L, Nakamura T, et al. Pentatricopeptide repeat proteins with the DYW motif have distinct molecular functions in RNA editing and RNA cleavage in *Arabidopsis* chloroplasts [J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(1): 146-156.
- [74] Okuda K, Shikanai T. A pentatricopeptide repeat protein acts as a site-specificity factor at multiple RNA editing sites with unrelated cis-acting elements in plastids [J]. *Nucleic Acids Research*, 2012, 40(11): 5052-5064.
- [75] Okuda K, Myouga F, Motohashi R, et al. Conserved domain structure of pentatricopeptide repeat proteins involved in chloroplast RNA editing [J]. *PNAS* 2007, 104(19): 8178-8183.
- [76] Sun J L, Tian Y Y, Lian Q C, et al. Mutation of *DE-LAYED GREENING1* impairs chloroplast RNA editing at elevated ambient temperature in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2020, 47(4): 201-212.
- [77] Sun Y K, Gutmann B, Yap A, et al. Editing of chloroplast *rps14* by PPR editing factor EMB2261 is essential for *Arabidopsis* development [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 841.
- [78] Cai W H, Ji D L, Peng L W, et al. LPA66 is required for editing *psbF* chloroplast transcripts in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(3): 1260-1271.
- [79] Pyo Y J, Kwon K C, Kim A, et al. Seedling Lethal1, a pentatricopeptide repeat protein lacking an E/E+ or DYW domain in *Arabidopsis*, is involved in plastid gene expression and early chloroplast development [J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(4): 1844-1858.
- [80] Zhang H D, Cui Y L, Huang C, et al. PPR protein PDM1/SEL1 is involved in RNA editing and splicing of plastid genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Photosynthesis Research*, 2015, 126(2): 311-321.
- [81] Wagoner J A, Sun T, Lin L, et al. Cytidine deaminase motifs within the DYW domain of two pentatricopeptide repeat-containing proteins are required for site-specific chloroplast RNA editing [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2015, 290(5): 2957-2968.
- [82] Huang C, Liu D, Li Z A, et al. The PPR protein RARE1-mediated editing of chloroplast *accD* transcripts is required for fatty acid biosynthesis and heat tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(1): 100461.
- [83] Tseng C C, Sung T Y, Li Y C, et al. Editing of *accD* and *ndhF* chloroplast transcripts is partially affected in the *Arabidopsis* vanilla cream1 mutant [J]. *Plant Molecular Biology*, 2010, 73(3): 309-323.
- [84] Zhou W B, Cheng Y X, Yap A, et al. The *Arabidopsis* gene *YS1* encoding a DYW protein is required for editing of *rpoB* transcripts and the rapid development of chloroplasts during early growth [J]. *The Plant Journal*, 2009, 58(1): 82-96.
- [85] Zhao Y, Xu W, Zhang Y Z, et al. PPR647 protein is required for chloroplast RNA editing, splicing and chloroplast development in maize [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(20): 11162.
- [86] Liu X Y, Jiang R C, Wang Y, et al. ZmPPR26, a DYW-type pentatricopeptide repeat protein, is required for C-to-U RNA editing at *atpA-1148* in maize chloroplasts [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(13): 4809-4821.
- [87] Li J, Chen S F, Zhang Y, et al. A novel PLS-DYW type PPR protein OsASL is essential for chloroplast development in rice [J]. *Plant Science*, 2024, 345:

- 112134.
- [88] Huang W F, Zhang Y, Shen L Q, et al. Accumulation of the RNA polymerase subunit RpoB depends on RNA editing by OsPPR16 and affects chloroplast development during early leaf development in rice [J]. *New Phytologist*, 2020, 228(4): 1401-1416.
- [89] Tang J P, Zhang W W, Wen K, et al. OsPPR6, a pentatricopeptide repeat protein involved in editing and splicing chloroplast RNA, is required for chloroplast biogenesis in rice [J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, 95(4): 345-357.
- [90] Chen C Z, Wang Y L, He M X, et al. OsPPR9 encodes a DYW-type PPR protein that affects editing efficiency of multiple RNA editing sites and is essential for chloroplast development [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2023, 22(4): 972-980.
- [91] Wang Y W, Yang Z M, Zhang M, et al. A chloroplast-localized pentatricopeptide repeat protein involved in RNA editing and splicing and its effects on chloroplast development in rice [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 437.
- [92] Zhang J H, Guo Y P, Fang Q, et al. The PPR-SMR protein atp4 is required for editing the chloroplast *rps8* mRNA in rice and maize [J]. *Plant Physiology*, 2020, 184(4): 2011-2021.
- [93] Ali N A, Song W J, Huang J Y, et al. Recent advances and biotechnological applications of RNA metabolism in plant chloroplasts and mitochondria [J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2024, 44(8): 1552-1573.
- [94] Xing J N, Zhang Y Y, Song W J, et al. Comprehensive identification, characterization, and expression analysis of the *MORF* gene family in *Brassica napus* [J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 475.
- [95] Xiong Y H, Fang J, Jiang X H, et al. Genome-wide analysis of multiple organellar RNA editing factor (*MORF*) family in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) reveals its roles in chloroplast RNA editing and pathogens stress [J]. *Plants*, 2022, 11(2): 146.
- [96] Wang Y, Huang Z Q, Tian K D, et al. Multiple factors interact in editing of PPR-E+-targeted sites in maize mitochondria and plastids [J]. *Plant Communications*, 2024, 5(5): 100836.
- [97] Zhang Q, Wang Y L, Xie W, et al. OsMORF9 is necessary for chloroplast development and seedling survival in rice [J]. *Plant Science*, 2021, 307: 110907.
- [98] Wu J, Wang Y, Chen H D, et al. Solid-like condensation of MORF8 inhibits RNA editing under heat stress in *Arabidopsis* [J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 2789.
- [99] Takenaka M, Takenaka S, Barthel T, et al. DYW domain structures imply an unusual regulation principle in plant organellar RNA editing catalysis [J]. *Nature Catalysis*, 2021, 4(6): 510-522.
- [100] Li W J, Zhao M S, Liu B Y, et al. Dek570-1, a PPR-DYW protein, is required for maize seed and plant development via modulation of C-to-U RNA editing in mitochondria and chloroplasts [J]. *Planta*, 2025, 261(4): 64.
- [101] Ali N A, Song W J, Zhang Y Y, et al. RNA polymerase RPOTp is involved in C-to-U RNA editing at multiple sites in *Arabidopsis* chloroplasts [J]. *Advanced Science*, 2025, 12(4): 2405131.
- [102] Ni J, Song W J, Ali N A, et al. The ATP synthase γ subunit ATPC1 regulates RNA editing in chloroplasts [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(11): 9203.
- [103] Zeng Y J, Dong J, Fu D N, et al. The HPE1 RNA-binding protein modulates chloroplast RNA editing to promote photosynthesis under cold stress in *Arabidopsis* [J]. *FEBS Letters*, 2024, 598(15): 1888-1898.
- [104] Yap A, Kindgren P, Colas Des Francs-Small C, et al. AEF1/MPR25 is implicated in RNA editing of plastid *atpF* and mitochondrial *nad5*, and also promotes *atpF* splicing in *Arabidopsis* and rice [J]. *The Plant Journal*, 2015, 81(5): 661-669.
- [105] Xiao H J, Xu Y H, Ni C Z, et al. A rice dual-localized pentatricopeptide repeat protein is involved in organellar RNA editing together with OsMORFs [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(12): 2923-2936.