

엽록체로 향하는 단백질

홍 주 봉

한국과학기술연구원 유전공학센터

서론

직경이 약 5 μm 정도인 식물세포 내 소기관인 엽록체는 탄소동화작용을 주관하는 관계로 많은 연구의 대상이 되어 왔다. 엽록체의 작용이 아니면 태양으로부터 지구에 도달하는 엄청나게 많은 양의 광에너지를 수확하여 생물체가 이용 가능한 화학 에너지로의 변환이 불가능하게 되어 지구상의 생태계는 생존이 불가능하다. 엽록체는 탄소동화작용 이외에도 질소의 대사과정과 지질의 합성과정도 일어나는 곳으로서 지구 상의 생태계에 있어서 일차적인 에너지 생산체인 식물체의 중요한 부분이다.

여태까지의 엽록체의 발생 과정에 관한 연구결과는 지구상에 생물체의 발생이 일어난 초기 단계에서 cyanobacteria의 진핵세포체 내로의 함입에 의해 시작된 일종의 공생 관계에서 엽록체의 유래를 찾고 있다. 항생제에 대한 반응 특성(단백질 합성에 관한)과 엽록체의 구조적 특성은 박테리아의 경우와 유사하나 진핵세포의 경우와는 많은 차이를 보이고 있다. 지구상에 생명체의 형성초기 단계에서 cyanobacteria가 진핵세포 내로 함입된 결과로 현재의 탄소동화작용능을 가지고 있는 고등 식물체가 발달되게 되었다는 것이 현재의 엽록체의 유래에 관한 일반적인 견해이다.

현재의 고등식물체 내에 존재하는 엽록체는 독립적으로 생활하는 cyanobacteria의 성질들을 많은 부분 잃어버렸으나 엽록체는 아직도 자신의 유전인자를 가지고 있으며 몇 개의 주요 대사과정이 일어나는 부위이며 또한 엽록체가 존재하는 식물 세포의 증식과는 어느 정도 독립적으로 이분법에 의하여 수를 늘리고 있다. 박테리아의 염색체의 크기는 약 2×10^6 D 전후이며 엽록체의 유전인자의 크기는 약 9×10^6 D 정도이다. 엽록체에서 일어나는 많은 종류의 대사과정과 엽록체 유전인자에 암호화될 수 있는 단백질의 수를 비교시, 엽록체 내에서 작용하는 단백질의 대부분은 엽록체 유전인자에 암호화 되어 있는 것이 아니라 엽록체의 외부에서 합성되어 엽록체내로 이전되어 작용한다는 것을 쉽게 알 수 있다.

대다수의 엽록체의 단백질들은 핵 내의 염색체 상에 암호화되어 있으며 따라서 transcription 과정을 거쳐 만들어진 mRNA의 세포질 내 endoplasmic reticulum에 붙어 있지 않는 리보솜에 의해 해독되어 형성되게 된다. 리보솜 상에서 형성되는 엽록체 단백질은 전구체로서 아미노 말단 부위 쪽으로 수십 개의 아미노산으로 되어 있는 폴리펩타이드를 부수적으로 가지고 있다. Transit peptide라고 불리는 아미노 말단 부위의 이들 폴리펩타이드는 전구체 단백질들이 엽록체의 외부막을 통과하거나 일부의 경우는 thylakoid 막을 통과하는 데에 작용하며 통과하는 과정에서 단백질 분해 효소에 의해서 분리된다. Transit peptide 가 분리된 엽록체 단백질들은 엽록체의 stroma 또는 thylakoid 막 또는 thylakoid lumen 등의 위치에 자리하여 작용하게 된다(Keegstra and Olsen, 1989; Keegstra, 1989; Dean et al., 1989).

본 논고는 핵 내의 염색체 상에 암호화 되어 있어 세포질 내의 free ribosome에서 해독되어 엽록체로 이동하는 단백질들의 유전자 수준에서의 분석 및 이러한 이동 과정에 중요한 요소인 transit peptide에 관한 발표된 연구 결과를 종합하여 정리함을 목적으로 한다.

본 론

Proplastid(Fig. 1a, b)로 부터 분화된 엽록체는 이중의 지질막으로 둘러싸여 있으며 내부에는 역시 다량의 막구조가 존재한다. Thylakoid 막은 역시 이중의 지질막으로서 광합성 과정의 초기 광에너지의 수확을 이루는 chlorophyll a/b binding protein(CAB)과 기타의 광에너지 수확 과정에 필요한 단백질들이 위치하는 곳이다. 엽록체의 대부분을 차지하는 stroma에는 이산화탄소의 고정 과정인 Calvin cycle 등과 질소 대사과정 그리고 지질 합성과정 등이 일어나는 곳으로 많은 수의 단백질들이 위치하는 곳이다. Thylakoid 막 내부의 thylakoid lumen에는 소수의 광합성의 light reaction 에 관여하는 단백질들이 존재함이 확인되었다(Fig. 2). 이와 같이 많은 종류의 단백질들이 엽록체 내에 존재함이 확인되었으며 이들 중 대다수의 단백질들은 핵 내 염색체 상에 암호화 되어 있음이 아울러 확인되었다. 이들 단백질에 관한 분석은 최근에 주로 이루어진 유전자 크로닝과 크론된 유전자의 분석에 의해서 가속화 되었으며 유전자의 분석 과정에서 많은 중요한 정보가 확인되었다. 현재까지 크론되어 분석된 핵 내 염색체에 암호화되어 있는 단백질들의 유전자 크론들은 다음 표에서 보는 바와 같다(Table 1).

Table 1. 엽록체 단백질 중 핵 내 염색체 상에 암호화되어 있는 단백질들로서 유전자의 크로닝이 이루어진 단백질들(Hong, 1990)

| | |
|----------------------------|--|
| Stroma 에 존재하는 단백질 | rbcS, acetolactate synthase, acyl carrier protein, EPSP synthase, ferredoxin, glutamine synthase, glyceraldehyde-3P-dehydrogenase, heat shock protein, nitrate reductase, phosphoribulose kinase, pyruvate Pi kinase, rubisco activase, UDPGlc:starch glucosyl transferase |
| Thylakoid 막에 존재하는 단백질 | chlorophyll a/b binding protein, CF1-delta subunit, ferredoxin/NADP reductase, PS I-subunit II, PS II-10 kD protein, Rieske FeS |
| Thylakoid lumen 에 존재하는 단백질 | a protein of the oxygen evolving complex, plastocyanin |

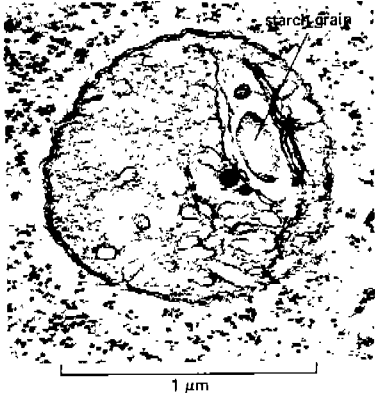


Fig. 1a. Electron micrograph of an etioplast from an oat seedling grown in the dark. The semi-crystalline array of internal membranes contains photochlorophyll. [From Alberts *et al.*, *Molecular Biology of the Cell*. New York: Garland, 1983]



Fig. 1b. Electron micrograph of a typical proplastid from a root-tip cell of a bean plant envelope, which consists of two membranes: the inner membrane gives to the sparse internal membrane system. [From Alberts *et al.*, *Molecular Biology of the Cell*. New York: Garland, 1983]

Table 2. 각종 식물들의 rbcS 유전자들[From Dean et al., 1989]

| Species | Locus | On chromosome | Number of genes | Gene designation (proper name) | Gene designation (trivial name ¹) |
|---------------------|-------|---------------|------------------|--------------------------------|---|
| Petunia | 1 | ND | 1 | | SSU611 |
| | 2 | ND | 1 | | SSU301 |
| | 3 | ND | 5+1 ² | | SSU511 |
| | | | | | SSU231 |
| | | | | | SSU112 |
| | | | | | SSU491 |
| | | | | | SSU211 |
| | | | SSU911 | | |
| Tomato | 1 | 2 | 1 | <i>RbcS1</i> | |
| | 2 | 3 | 1 | <i>RbcS2</i> | |
| | 3 | 2 | 3 | <i>RbcS3A</i> | |
| | | | | <i>RbcS3B</i> | |
| | | | | <i>RbcS3C</i> | |
| Potato ³ | 1 | ND | 1 | <i>RbcS1</i> | RbcS c |
| | 2(1) | ND | 1 | <i>RbcS2</i> | RbcS 1 |
| | 3(2) | ND | 3 | <i>RbcS3A</i> | RbcS 2a |
| | | | | <i>RbcS3B</i> | RbcS 2b |
| | | | | <i>RbcS3C</i> | RbcS 2c |
| Pea | 1 | 5 | 5 | | <i>RbcS-3A</i> |
| | | | | | <i>RbcS-3B</i> |
| | | | | | <i>RbcS-3.6</i> |
| | | | | | <i>RbcS-8.0</i> |
| | | | | | <i>RbcS-E9</i> |
| Soybean | ND | ND | >6 | | <i>SRS1</i> |
| | | | | | <i>SRS4</i> |
| <i>Arabidopsis</i> | 1 | ND | 3 | | <i>ats1B</i> |
| | | | | | <i>ats2B</i> |
| | | | | | <i>ats3B</i> |
| | 2 | ND | 1 | | <i>ats1A</i> |
| | | | | | |
| <i>Lemna gibba</i> | ND | ND | >6 | | 5A |
| | | | | | 5B |
| | | | | | 40A |
| | | | | | 40B |
| Wheat | ND | ND | >12 | | |

¹ Trivial name is often derived from the designation of the phage or plasmid clone from which the gene was isolated, or from the size of the specific restriction fragment on which the gene resides.

² No linkage data for one gene (SSU491) but likely, from sequence homology, to belong to this locus.

³ We have arranged the *RbcS* loci in Solanaceae to indicate orthology (i.e. all loci designated as "locus 1" are orthologous to each other, and similarly for "locus 2" and locus 3"). The authors of the potato report designated the potato *RbcS* genes in a manner similar to the tomato designation (with one exception, *RbcS c*), but without regard to orthology. We therefore chose to rename these loci (original designation in parentheses) and genes (new designations in the "proper name" column, authors' original designations in the "trivial name" column).

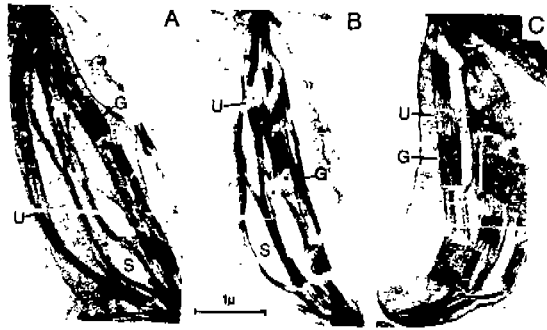


Fig. 2. Ultrastructural changes in thylakoid membrane structure of chloroplasts from spinach plants germinated and grown in different light quality conditions. A) Thin sections of chloroplasts in cotyledons of plants grown in white light for 10 days. B) Thin sections of chloroplasts in cotyledons of plants grown in yellow light for 10 days. C) Thin sections of chloroplasts in cotyledons of plants grown in red light for 10 days. The magnification is indicated in(B). Abbreviation: G, stacked membrane region; U, unstacked membrane region; S, starch granule. [From Deng *et al.*, 1989]

이들 단백질 중 가장 많은 연구가 진행된 *rbcS*의 경우 multigene에 의해 암호화되어 있음이 확인되었으며(Table 2) translation 시작점의 5' 앞쪽으로 광에 의한 유전자 유도 발현에 관여하는 DNA sequence 및 이러한 발현을 억제하는 DNA sequence와 유전자 발현의 강도를 증가시키는 enhancer 역할의 DNA sequence도 분석 확인 되었다(Fig. 3). 토마토로부터 크론된 *rbcS* 유전자의 promoter 부위를 분리하여 chloramphenicol acetyltransferase(CAT)의 5' 앞 쪽에 부착한 후 *Agrobacterium tumefaciens*를 이용한 담배에의 도입에 따라 형성된 transgenic 담배에서의 광 유도 CAT 유전자의 발현에 관한 연구결과(Fig. 4) 등은 *rbcS* 유전자의 promoter 부위의 분석을 가능하게 하였다. 광의 조사에 따라 일어나는 유전자의 발현 유도는 promoter 부위의 짧은 DNA 조각에 의함이 확인되었으며 이들 DNA 조각, 통상 light-responsive element(LRE)라 일컬어짐, 사이의 거리가 광에 의한 유전자 발현 유도의 정도를 결정하는 데 중요함이 확인되었으며 이러한 현상과 LRE에 결합하는 단백질 GT-1의 LRE에의 결합 효율 정도가 아울러 논의 되고 있다(Gilman and Chua, 1990).

```

1099
AAGCTTGC AAGTAATAAACCATATGATTGAGTGAATGGACTTTTGTGCC -1050
AGACAGGATTTAGCTATATAGCTTGTAGAAAAATTTAATA-1009TTTTTATTT -1000
AGTATTTTTCAATGTACTAAAAGAAAAAAAAAAGTATATAGTCGTTTGT -950
AGTAGTGTGCGTTAATTATGATTTTCATTACCACAAAAATGTAATTGT -900
TTGATTTTCGTGTGATTGCTTGGTAAATAAGTTGATTATTTGGAACGTTCT -850
GTTATTATCGTTGATTCTTGGTTTATTACACCAATGTGGATTGCTACGTG -800
ACATAGCGGTA AAACTTTTTCGTACATTTGTAATTCGTATCTAATTAGAC -750
AACATCAATCTTGCTTCTTGGGGTCGCTAAGAGAAAAATTCGAGAAAAAA -700
AATCCATTATACAGGAAACTACGAAAAATTACTTGTCTAATTTATTTGG -650
TCTAAAATAAAGAAATAAACTACCTGATTTTTTAATTGTTTTTAT -600
TGGAATAAAAAGAAAACTTTTTCATATATATAGAACTAGGAGATGTTAT -550
GTTCCACACATACAAAGGATAAGAACATTTCCAAGTTGCAACCAAGGAAC -500
AA+496TTTGATTTTGAAC TTGAAATTACAAAAAAAATAAAATGATTTGCAT -450
GGAAACAAAAGAAAATCTGAATGTGTCTGCC+418CAAAGGAATGGCTCCAAAT -400
GCAAGCAAACCGGCTACAAAGTAGCAGCCAAATATAAATTCAGAATGACAA -350
CAAACAATAAACACTGACCCAAAATG+374AAATTAA-322CCA-312CCATTTTCACTC-258
ATCCTTACCCCTTTTAGGATGAGATAAGACTATTCTCATTCTGACACGTTG-204 -250
GCACCCCTTCTGTGACTTAATTAATATATCAATTATTATTATAGCTCAC -200
CCACCCCTCCACGCCCAAATTAATGTCATTAAGATGGGGTTATAATTCTAC -150
TTAATAGATTCGATAAAAATTCTACTTTTGAAATGTGAACAAGGGCATGAT -100
CC+98AATGGTTACAAATGG+84TTGTTAL-BoxTTTGTGTCGGTTAGATGGGAAAGT 50
TAAAGTGAACCTTATCAT-30TATATATAGAGGGAGAGACTAGAAAGCAATA* +1
ACCCTCTTGAGTTCAAGATAAGCACTTGGTTTTTCAGCAATG+40 -42

```

Fig. 3. Nucleotide sequence of 1.10 kb 5' flanking region of the tomato *rbcS-3A* gene. Nucleotide are numbered with the cap site designated as +1 (arrow). The evolutionarily conserved elements including TATA and CAAT boxes are underlined. The 3' end point of the promoter (+8) and 5' end points of the promoter deletions analyzed are also indicated (filled circles). The ATG codon (underlined) is located at +40. [From Ueda *et al.*, 1989]

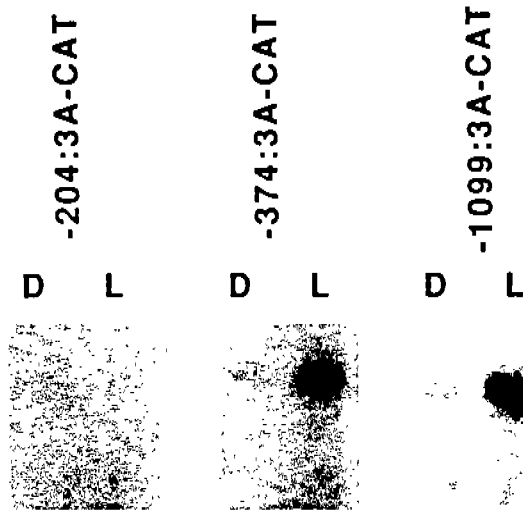


Fig. 4. Light-inducible expression of the chimeric tomato rbcS-3A promoter-CAT genes. Total RNA was isolated from leaves of transgenic plants containing the chimeric rbcS-3A-CAT constructs indicated, after growing in the dark 4 days(D) and at the end of the subsequent growth for 24hr under continuous light(L). RNA(20 μ g) were fractionated on a 1.5% agarose-formaldehyde gel and blotted onto a nitrocellulose filter. The filter was hybridized to a nick-translated probe prepared from the coding sequence of and, subsequently, washed at 62°C in 1 \times SSC and 0.1% SDS. [From Ueda *et al.*, 1989]

엽록체 단백질들의 유전자 발현에서의 공통점은 광이 유전자의 발현을 유도한다는 것이며 따라서 phytochrome에 의한 신호의 전달과정에 관한 간접적인 증거가 확인되고 있다. 이와같은 현상은 rbcS, Cab 등에서 확인된 바 있으나 반면 광에 의한 이들 단백질유전자 발현유도를 설명하는 데에 있어 phytochrome의 작용에 의한 결과만으로 설명 하기에는 불충분한 면들이 많이 발견된다. 식물체의 질소 대사 과정 중의 주요 효소의 하나인 glutamine synthetase 유전자의 광에 의한 발현 유도 현상을 관찰할 시 뚜렷한 phytochrome 에 의한 효과를 관찰할 수 있으나 발현 유도 정도가 백색광을 사용했을 때에 비해 약함에 비추어 phytochrome 이외의 추가적인 광에 의한 유전자 발현 유도 신호가 있음을 알 수

있다. Glutamine synthetase는 엽록체 내에 존재하는 형과 세포질내에 존재하여 작용하는 형의 두 종류가 있다. 이들의 광에 의한 유전자 발현 조절 현상은 특이하여 두 형이 상호 상반되는 광에 의한 조절을 받고 있음을 관찰할 수 있어 (Fig. 5) 이들 유전자의 promoter 부위의 DNA 염기 서열의 분석 및 이들 promoter를 대상으로 한 단백질의 결합 양상 그리고 transgenic 식물을 이용한 분석등의 결과가 기대된다.

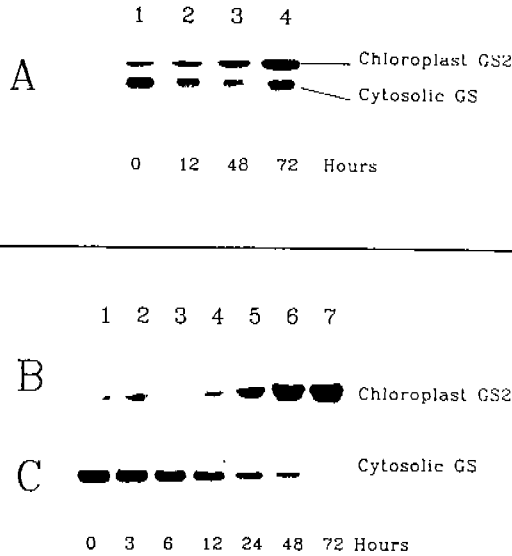


Fig. 5. Time course of the white-light-induced accumulation of GS2 protein and mRNA in etiolated pea seedlings. GS2 expression was monitored in etiolated pea seedlings exposed to continuous white light for 0 to 72 hr. A) GS proteins detected in protein gel blot of 20 µg of leaf-soluble protein probed with antibodies to chloroplast GS2 and cytosolic GSn1. B) and C) RNA gel blots of 20 µg of total RNA probed with cDNA inserts of pGS185(chloroplast GS2) B) and pGS299(cytosolic GS1) C).
[From Edwards and Coruzzi, 1989]

약 10,000 D 정도의 분자량을 가지는 엽록체 단백질들인 ferredoxin은 광합성 과정에 있어서 전자전달체로서 중요한 역할을 하고 있다. 이들 단백질의 유전자들도 대부분의 엽록체 단백질들의 유전자들과 같이 핵내 염색체에 암호화되어 있으며 이들 유전자의 promoter부위의 DNA 염기 서열을 분석시 rbcS와 Cab 등의 유전자들이 가지고 있는 DNA 염기 서열과 매우 유사한 'box'들을 가지고 있으나 이들 유전자의 발현 유도 속도는 rbcS나 Cab의 경우에 비해 빠르며 mRNA의 축적이 세포질 내에서만 관찰되는 등, 다른 유전자의 경우는 핵 내에서의 축적도 관찰됨, 유전자 발현 기작에 있어 독특한 양상을 보이고 있어 ferredoxin의 유전자에 대한 추가적인 분석의 결과가 기대된다(Elliott et al., 1989).

핵내의 염색체에 암호화되어 있는 단백질들은 proplastid로 부터 엽록체(광을 요구하는 발달 과정임)로의 발달 단계에서 유전자의 발현에 따라 단백질로의 발현이 일어나게 된다. 세포질의 free ribosome에서 생성된 엽록체 단백질들은 전구체로서 transit peptide를 아미노 말단 부위 쪽으로 가지고 있으며 대부분의 연구 결과는 transit peptide가 엽록체 단백질을 엽록체 내부의 적당한 위치로 이전시키는 데에 필요하고 충분한 요소임을 입증해 주고 있다(Fig. 6). 따라서

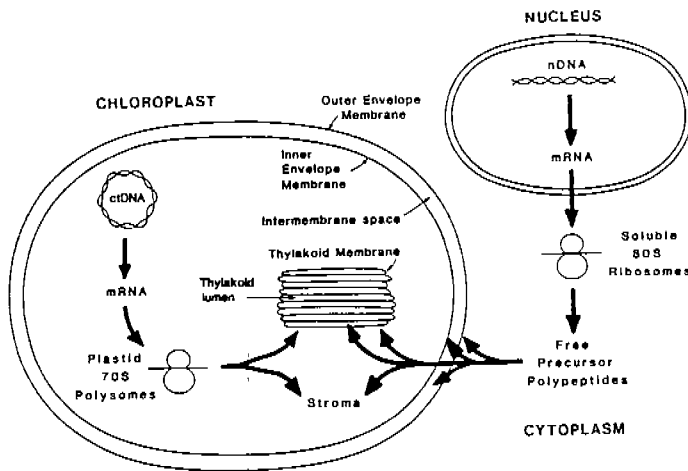


Fig. 6. Proteins heading for the chloroplast. Proteins whose genes are coded on the chromosome in the nucleus are synthesized in cytosol and transported into chloroplast.

이들 transit peptide의 분석에 많은 노력이 기울여 지고 있으며 크론된 엽록체 단백질의 유전자의 분석이 이 분야의 연구에 있어 주요 방향이 되고 있다. 현재로서 확인된 transit peptide의 아미노산의 서열은 *Chlamydomonas reinhardtii*의 경우를 제외하고는 크론된 유전자의 DNA 염기서열의 확인에 따른 것이다.

엽록체의 stroma에 존재하는 단백질 중 transit peptide에 관한 연구가 가장 많이 이루어진 단백질은 역시 rbcS 이다. 여러 종의 식물의 rbcS를 비교시 transit peptide의 아미노산 서열에 있어도 많은 유사점이 있음이 확인되고 아울러 transit peptide가 끝나는 부위 좁에서 약 20 개의 oligopeptide로 이루어진 유사점이 별로 발견되지 않는 부위가 아울러 확인되었다. 또한 단자엽식물의 경우는 이 부분이 제거되어 있음이 관찰되어 이 부위의 역할의 규명이 기대된다 (Lebrun et al., 1986; Xie and Wu, 1988). 기타의 다수의 엽록체 stroma 단백질의 유전자 크론의 분석에 따른 transit peptide에 관한 분석이 이루어졌으며 (Table 1 참조) transit peptide의 아미노산 서열은 rbcS의 경우와는 뚜렷한 차이를 보이고 있으나 아미노산의 조성에 있어서는 유사성이 발견된다. 이들 단백질의 transit peptide의 길이는 32 개의 아미노산으로 부터 76 개의 아미노산 까지이다(Hong, 1990).

Thylakoid 막에 존재하는 단백질의 transit peptide의 경우 길이와 단백질 간의 유사성 그리고 아미노산의 조성등에 있어 stroma 단백질에서 발견되는 특성이 그대로 적용되며 따라서 일단 엽록체의 외부막을 통과한 단백질들의 thylakoid 막에의 삽입은 transit peptide의 성격에 의해 결정되는 것이 아니라 단백질 자체의 성격에 의해 결정되는 것으로 판단된다. Thylakoid 막 단백질인 light-harvesting chlorophyll a/b binding protein의 경우 아미노 말단부위 또는 카르복시 말단부위의 일부 제거는 thylakoid 막으로 단백질이 이전함을 저해하였다는 연구 결과는 상기의 해석을 뒷받침 하고 있다(Clark et al., 1990; Vainstein et al., 1989).

엽록체의 thylakoid lumen에 위치하기 위해서는 단백질은 엽록체의 외부막과 thylakoid 막을 통과하여야 하며 현재까지 분석된 thylakoid lumen의 단백질들은 두 부분으로 분리될 수 있고 다른 곳에 위치하는 엽록체 단백질들에 비해

긴 transit peptide를 가지고 있다. 바깥 쪽에 위치하는 transit peptide 부위는 아미노산의 조성에 있어 stroma나 thylakoid 막에 존재하는 단백질들의 transit peptide와 유사하며 내부 쪽에 위치한 transit peptide는 박테리아의 signal peptide와 아미노산 조성에 있어 유사함을 나타낸다(Hong, 1990). Hageman et al.(1990)에 의해 이루어진 plastocyanin에 관한 연구 결과는 plastocyanin의 transit peptide를 엽록체의 외부막과 그 내부의 단백질의 이동과정에 관한 두 부분으로 나눌 수 있음을 비롯 *in vitro* 실험 결과 이나마 확인을 해주고 있다 (Fig. 7과 8).

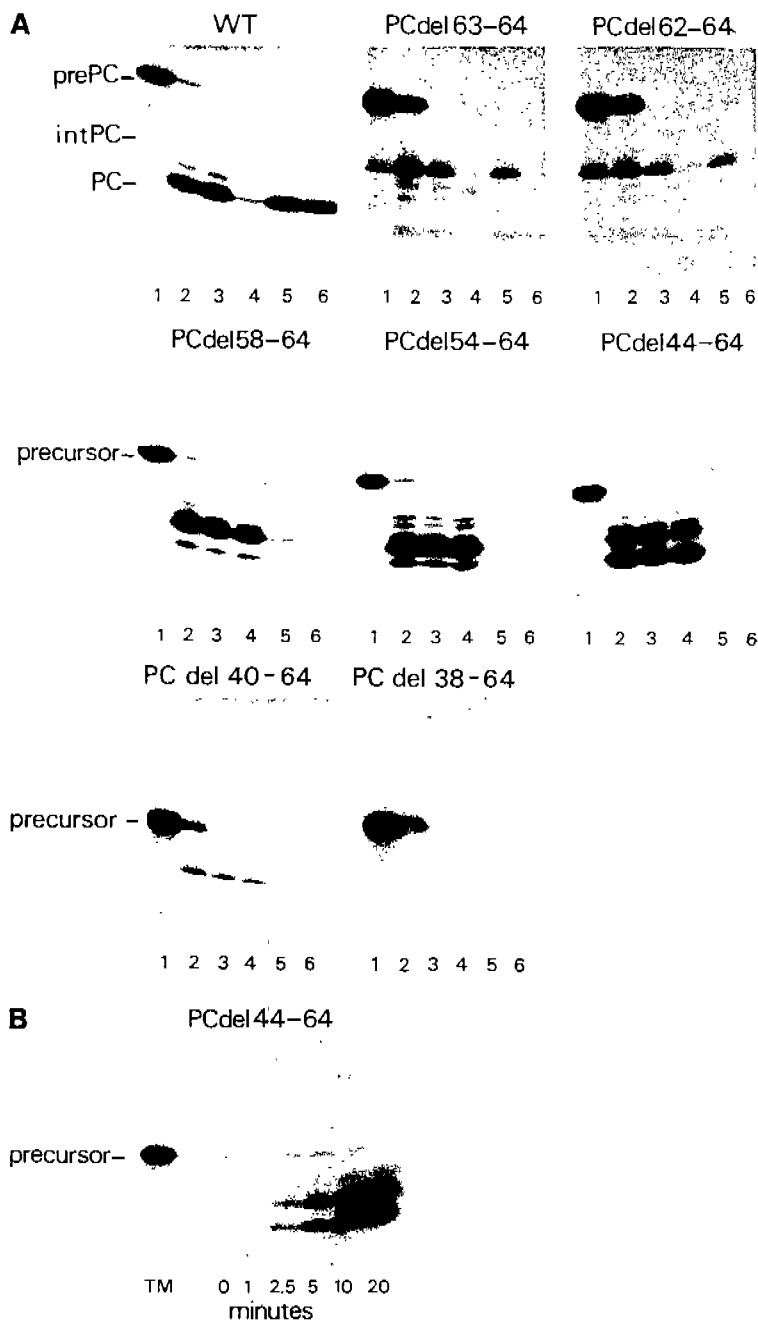


Fig. 8. Import C-terminal deletion mutants into isolated pea chloroplasts a) Import/fractionation experiment. Legends are as in Fig. 7. B) time-course experiment with PCdel 44-64. [From Hagemann *et al.*, 1990]

결 론

생태계의 근본적인 에너지를 공급해 주는 엽록체에 관한 연구는 중요할뿐만 아니라 식물체의 특성을 대표한다는 면에서도 많은 식물학자의 관심의 초점이 되고 있다. 분자 생물학적인 접근은 엽록체 내에서 작용하는 많은 단백질에 대한 중요한 정보를 제공해 주고 있으며 확보되었거나 확보될 유전자 크론과 유전자 도입에 의한 고등식물 형질전환 기술은 엽록체에 관한 연구를 위한 훌륭한 도구 및 자료가 될 것이다. 이미 엽록체 유전자들의 발현에 관여하는 환경적인 요인들에 관한 많은 연구 결과가 축적되어 있으며 분자 수준에서의 연구도 가속화 되고 있다.

핵내 염색체에 암호화되어 있는 엽록체 단백질들의 세포질에서 부터 엽록체 내로의 이동은 여러가지 면에서 중요한 의미를 부여한다. 단백질의 세포내에서의 이동 기작에 관한 설명을 가능케 할 것이며 엽록체의 구성 과정과 증식 과정에 관한 좀 더 구체적인 이해를 도울 것이며 나아가서는 엽록체의 고등식물체 내의 존재과정에 대한 좀 더 명확한 추측을 가능케 하리라 여겨진다. 엽록체 단백질의 유전자 크론의 확인된 DNA 염기 서열에 기초한 transit peptide의 분석 결과는 lumen에 존재하는 단백질의 transit peptide의 두 번째 부위를 제외하고 공통적으로 serine, threonine, alanine과 valine을 많이 함유하고 있음을 나타낸다. 이와같은 hydroxyl화된 그리고 소수성인 아미노산의 집중적인 분포는 transit peptide가 amphiphilic 함을 제시하며 transit peptide의 amphiphilicity를 엽록체 단백질의 이동을 이끄는 주요한 화학적인 성질로 간주하고 있다 (Keegstra, 1989).

참고 문헌

- Alberts, B., D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts and J. Watson. 1983. *Molecular Biology of the Cell*. New York, Garland Publishing.
- Clark, S., J. Oblong and G. Lamppa. 1990. Loss of efficient import and thylakoid insertion due to N- and C-terminal deletions in the light-harvesting chlorophyll a/b binding protein. *Plant Cell* 2:173-184.
- Dean, C., E. Pichersky and P. Dunsmuir. 1989. Structure, evolution, and regulation of *rbcS* genes in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. & plant Mol. Biol.* 40:415-439.
- Deng, X., J. Tonkyn, G. Peter, J. Thornber and W. Gruissem. 1989. Post-transcriptional control of plastid mRNA accumulation during adaptation of chloroplasts to different light quality environments. *Plant Cell* 1:645-654.
- Edwards, J. and G. Coruzzi. 1989. Photorespiration and light act in concert to regulate the expression of the nuclear gene for chloroplast glutamine synthetase. *Plant Cell* 1:241-248.
- Elliott, R., T. Pedersen, B. Fristensky, M. White, L. Dickey and W. Thompson. 1989. Characterization of a single copy gene encoding ferredoxin I from pea. *Plant Cell* 1:681-690.
- Gilman, P. and N-H. Chua. 1990. Spacing between GT-1 binding sites within a light-responsive element is critical for transcriptional activity. *Plant Cell* 2:447-455.

- Hageman, J., C. Baecke, M. Ebskamp, R. Pilon, S. Smeekens and P. Weisbeek. 1990. Protein import into and sorting inside the chloroplast are independent processes. *Plant Cell* 2:479-494.
- Hong, C. B. 1990. Proteins heading for the chloroplast. *Korean J. Bot.* 33 :81-84.
- Keegstra, K. 1989. Transport and routing of proteins into chloroplasts. *Cell* 56:247-253.
- Keegstra, K., L. Olsen and S. Theg. 1989. Chloroplastic precursors and their transport across the envelope membranes. *Ann. Rev. Plant Physiol. & Plant Mol. Biol.* 40:471-501.
- Lebrun, M., G. Waksman and G. Freyssinet. 1987. Nucleotide sequence of a gene encoding corn ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit(rbcS). *Nucl. Acids Res.* 15:4360.
- Ueda, T., E. Pichersky, V. Malik and A. Cashmore. 1989. Level of expression of the tomato rbcS-3A gene is modulated by a far upstream promoter element in a developmentally regulated manner. *Plant Cell* 1:217-227.
- Vainstein, A., P. Ferreira, C. Peterson, J. Verbeke, and J. Thornber. 1989. Expression of the major light-harvesting chlorophyll a/b-protein and its import into thylakoids of mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Plant Physiol.* 89:602-609.
- Xie, Y. and R. Wu. 1988. Nucleotide sequence of a ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit gene(rbcS) in rice. *Nucl. Acids Res.* 16:7749.