



叶绿体及其逆行信号研究进展

滕雪¹, 聂京涛^{2,*}

¹浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州311300

²浙江农林大学园艺科学学院, 杭州311300

*通信作者(njt@zafu.edu.cn)

摘要: 植物和藻类能够通过叶绿体进行光合作用并将光能转化为生物可利用的化学能。叶绿体也是合成脂肪酸、维生素和氨基酸等必需化合物的主要细胞器。因此, 叶绿体的正确形成和行使功能对于植物和藻类的生长和发育至关重要。叶绿体是植物细胞所特有的半自主性细胞器, 含有独立的核外基因组且基因组中包含很多功能基因, 这些基因表达对叶绿体行使功能至关重要。研究表明, 叶绿体还可以通过逆行信号来调控植物核基因表达, 从而协调植物的生长和发育及其对环境胁迫的响应。本文总结了叶绿体发育、叶绿体逆行信号转导及其在植物发育和逆境胁迫响应中的作用。

关键词: 叶绿体; 逆行信号; 生长发育; 胁迫响应

Research progress of chloroplasts and their retrograde signal transduction

TENG Xue¹, NIE Jingtao^{2,*}

¹School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

²School of Horticultural Sciences, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

*Corresponding author (njt@zafu.edu.cn)

Abstract: Plants and algae use chloroplasts to convert light energy into chemical energy through photosynthesis. The chloroplast is also a main organelle to synthesize essential compounds including fatty acids, vitamins, and amino acids. Thus, correct formation and functioning of chloroplasts are essential for plant growth and development. Chloroplasts are semi-autonomous organelles that are specific to plant cells. In addition, chloroplasts have an independent extra-nuclear genome, which contain many functional genes. The expression of these genes is essential for the function performed by chloroplasts. It has been shown that chloroplasts can regulate the expression of plant nuclear genes through retrograde signals, thereby coordinating the development and the adaptation to the environment or stresses of plants. This article summarizes the chloroplast development, chloroplast retrograde signaling and the role of retrograde signaling in plant development and response to stress.

Key words: chloroplast; retrograde signal; growth and development; response to stress

1 引言

叶绿体是植物光合作用的主要场所。叶绿体的形成是真核细胞进化过程中的重要一环。植物

收稿 2022-06-09 修定 2022-07-28
资助 国家自然科学基金(31701915)和浙江省公益技术应用研究项目(LGN19C150007)。

叶绿体是由十几亿年前的真细菌经内共生演化而逐渐形成。在演化过程中,叶绿体中大量内共生基因丢失,保留下来的基因大部分被转移到细胞核中,只有不到100个基因被叶绿体保留下来(Dyall等2004)。叶绿体的发育依赖于细胞核和叶绿体基因组之间的相互协调(Wang等2018)。叶绿体与核基因组之间存在双向信号交流,统称为质体信号。质体信号包括正向信号和逆行信号。由核基因组控制且用于质体发育的信号被称为正向信号,而质体介导的核基因表达被称为逆行信号。逆行信号起源于质体信号系统并将质体发育和功能状态信息传递给细胞核,以调节核基因表达(Chan等2016b; Hernández-Verdeja和Strand 2018)。叶绿体逆行信号转导是一个复杂的信号调控网络,涉及许多信号分子和调控通路之间的相互作用,并不存在单一的调控通路(Martín等2016; Jarvis和López-Juez 2013; Singh等2015)。叶绿体逆行信号将叶绿体的动态需求反馈给核基因组,一方面可以通过调控叶绿体分化、维持叶绿体蛋白稳态等来促进叶绿体发育,另一方面还可以调控植物生长发育,包括光形态建成、叶片发育、开花和对逆境胁迫的响应等。最近研究发现,叶绿体逆行信号还参与调控拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) microRNA生成(Nott等2006; Fang等2019)。基于前人研究,本文对叶绿体发育、叶绿体逆行信号转导及其在植物发育和逆境响应中的作用进行综述。

2 叶绿体发育

2.1 植物光形态建成中的叶绿体发育

叶绿体的形成是真核细胞进化过程中的一个重要环节。因此,从某种程度上讲,叶绿体发育可以说是进化史上的里程碑。种子植物的叶绿体是由分生组织细胞中的未分化的前质体发展而来(Waters和Langdale 2009; Charuvi等2012)。幼苗出土前在黑暗环境中生长表现出下胚轴伸长、茎细长柔弱、顶端弯钩、叶片小而黄等各种黄化特征的现象称为植物的暗形态建成。幼苗出土后,植物因感受到光的刺激而导致其下胚轴伸长受到抑制,细胞内黄化的质体发育为叶绿体并开始光合作用,实现自养生长。植物依靠光来控制细胞分化以及结构

和功能的改变,并最终汇集成组织和器官的过程称为植物的光形态建成(Chen等2004)。由此可知,光是诱导植物叶绿体发育的极为重要的环境因子。已有研究表明,植物主要通过细胞内的红光和远红光受体光敏色素(phytochrome, phy)来感知光。红光可以诱导phy从无活性的红光吸收型Pr (phytochrome red light-absorbing form; $\lambda_{\max}$ =660 nm)构象转变为有活性的远红光吸收型Pfr (phytochrome-absorbing isomer; $\lambda_{\max}$ =730 nm)构象并入核。在细胞核中, phy可诱导转录因子PIF (phytochrome-interacting factor)发生降解。叶绿体的发育由光合作用相关核基因(photosynthesis-associated nuclear-encoded gene, PhANG)和光合作用相关质体基因(photo-synthesis-associated plastid-encoded gene, PhAPG)共同调控。核基因编码的RNA聚合酶(nuclear-encoded RNA polymerase, NEP)参与了PhANG的转录,而PhAPG由质体编码RNA聚合酶(plastid-encoded RNA polymerase, PEP)转录。phy可以通过抑制PIF激活PhANG和PhAPG表达,进而调控叶绿体发育(Rockwell等2006; Leivar和Quail 2011)。

HMR (hemera)、RCB (regulator of chloroplast biogenesis)和NCP (unclear control of PEP activity)是目前已知的3个phy介导的叶绿体发育通路蛋白,这几个蛋白均为核-质体双定位蛋白(图1)。phy被光诱导激活并入核后,会在核内形成一种被称为“光小体”的亚核结构。光小体大小和数量是受光信号调控的(Van Buskirk等2012; Chen等2003)。先前研究表明, HMR在光小体中直接与PIF互作介导phyA诱导的PIF1和PIF3的降解(Chen等2010; Qiu等2015)。之后研究发现,另一个核-质体双定位蛋白RCB主要通过和phy相互作用来促进phy定位到光小体以降解转录因子PIF1和PIF3。结合之前的研究可以确定HMR和RCB共同促进转录因子PIF的降解,随后通过未知正向信号通路(anterograde signaling)诱导质体RNA聚合酶PEP (plastidial RNA polymerase)装配,激活PhAPG转录(Yoo等2019)。与RCB不同, NCP作为一个核-质体双定位蛋白,不仅在核中参与光小体形成和PIF降解进而诱导PEP装配和PhAPG转录,而且还可以在质体中直接促进PEP复合体装配(Yang等2019)。此外,研究发现, EIN3 (ethylene-

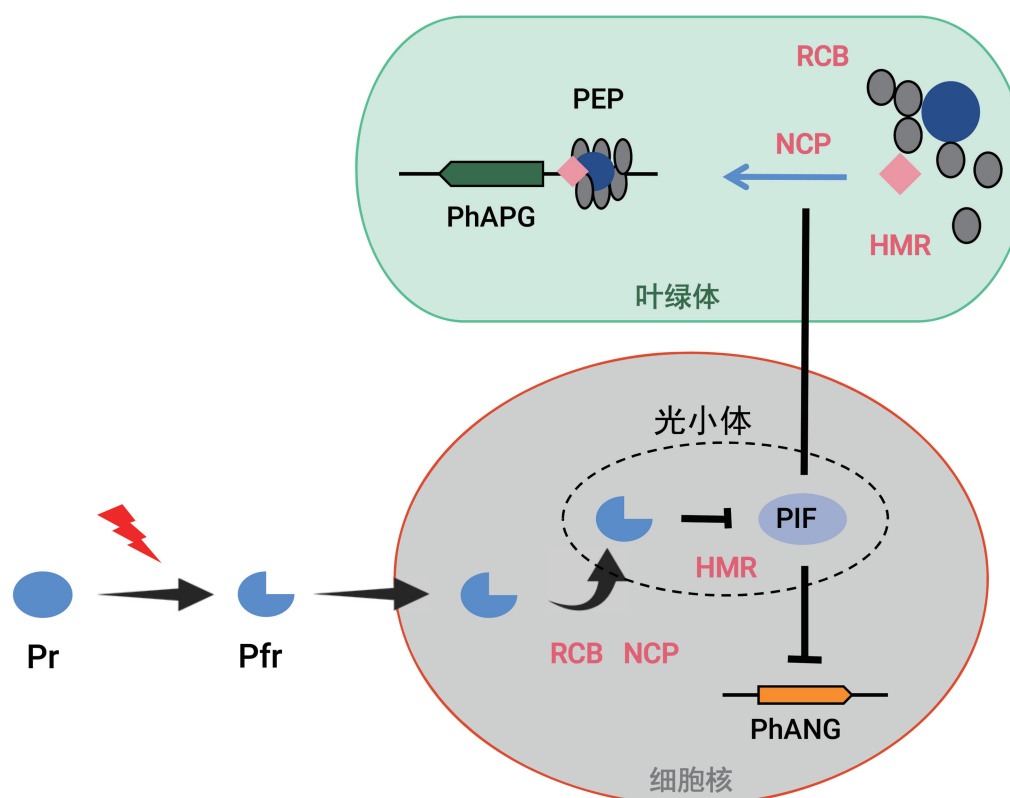


图1 phy介导的叶绿体发育途径模型

Fig. 1 The model of the phy-mediated chloroplast development pathway

phy被红光诱导激活后从无活性的Pr构象转变为有活性的Pfr构象并入核,在核内形成一种被称为“光小体”的亚核结构。HMR、RCB和NCP是phy介导的叶绿体发育通路的核-质体双定位蛋白。HMR在光小体中直接与PIF互作进而介导 $phyA$ 诱导的PIF1和PIF3降解。RCB主要通过和phy相互作用来促进phy定位到光小体以降解转录因子PIF1和PIF3。NCP不仅在核中参与光小体形成和PIF降解,而且还可以在质体中直接促进PEP复合体装配。

insensitive3)可以和PIF3直接互作形成一个互相依赖的转录调控元件。该调控元件可以整合上游机械压力与光信号环境因子,直接结合到捕光蛋白家族LIGHT HARVESTING COMPLEX (LHC)基因的启动子上来直接抑制LHC基因转录,实现对幼苗出土过程中叶绿体发育进程的调控(Liu等2017)。

2.2 类囊体装配

叶绿体的主要功能是通过光合作用将水和二氧化碳转变为有机物并释放氧气,而参与光合作用的蛋白复合体便位于类囊体中。类囊体包含光系统I (photosystems I, PSI)、光系统II (PSII)、捕光复合体II (light-harvesting complex II, LHCII)、细胞色素 b_6f (cyt b_6f)和ATP合酶(Nevo等2012; Garab 2014)。种子在萌发之前,植物中的叶绿体以未分化

的前质体形式存在,且前质体中是不存在类囊体的(Waters和Langdale 2009; Charuvi等2012)。类囊体的形成是质体向叶绿体转变的重要标志。因此,类囊体的正确装配对叶绿体发育而言也是十分重要的。

类囊体是由基质类囊体和基粒类囊体两部分共同构成的连续腔体(Austin和Stachelin 2011)。Liang等(2018)通过使用三维电子显微镜分析了类囊体组装过程以及组装过程与主要光合蛋白复合体表达的关系,结果表明,在种子吸胀36 h后,位于前质体中的类囊体的管状囊泡与多聚核糖体结合并逐渐增大且呈现扁平化,在此过程中PSII亚基积累。随后,片状的类囊体相互连通且新的类囊体在已有的类囊体上出芽伸展并堆叠。当类囊体堆叠

清晰可见时, ATP合酶、cyt b_6/f 和LHCII的蛋白含量便逐渐升高。最后, 堆叠的类囊体分化为基粒类囊体和基质类囊体。与此同时PSI和CURT1膜弯曲蛋白的表达水平迅速增加。在此过程中, 一种定位在叶绿体的类动力蛋白(fzl-like, FZL)的缺失可导致叶绿体不能发育形成连续的类囊体膜系统。由此可知, FZL在叶绿体类囊体的装配过程中发挥着十分重要的作用。类囊体膜系统上除了含有参与光合作用的蛋白复合体外, 还存在一类被称为FtsH (filamentation temperature-sensitive H)的蛋白复合物, 其对于叶绿体生物发生必不可少。研究发现, 位于类囊体膜上的FtsH复合物可以协同调控细胞质和叶绿体的翻译以维持细胞质和叶绿体蛋白质合成之间的平衡, 从而保障叶绿体正常发育(Wang等2018)。

3 叶绿体逆行信号

逆行信号通常指从细胞器到细胞核的通信, 其在40多年前Bradbeer等(1979)发现质体蛋白质合成受抑制后可以扰乱核基因编码的胞质蛋白质的合成后首次被提出。逆行信号是复杂的信号网络, 可分为“生物控制”和“操作控制”信号, 前者指质体从前质体发育成叶绿体时产生的信号, 后者包括成熟叶绿体响应环境扰动产生的信号。就目前来看, 逆行信号通路主要包括3个阶段: (1)当质体受到因植物发育或外界环境干扰而产生的刺激后, 因响应刺激而产生1个或者多个信号; (2)产生的信号通过次级传感器以直接或间接方式传递到细胞质或细胞核以及其他细胞器; (3)诱导从转录延伸到翻译后的反应, 进而调节质体和植物体内的平衡(Chan等2016b)。

3.1 经典的叶绿体逆行信号转导途径

逆行信号系统是复杂的信号调控网络, 包含多种信号转导途径。目前已知的经典叶绿体逆行信号转导途径主要有4条: (1)与四吡咯生物合成途径(tetrapyrrole biosynthesis pathway, TBP)相关的信号转导途径; (2)由质体代谢紊乱产生的信号介导的转导途径; (3)活性氧(reactive oxygen species, ROS)介导的信号途径; (4)质体基因表达(plastid gene expression, PGE)介导的信号途径(Hernández-Verdeja和Strand 2018; 徐秀美等2016)。虽然叶绿体逆行

信号转导途径分为很多种, 但每条调控通路都不是独立行使功能的, 而是多种途径相互配合, 通过共用一些信号转导因子来协同发挥其作用, 进而形成一个复杂的逆行信号调控网络。已有研究表明, tRNA^{Glu}一方面由PEP参与转录, 另一方面还作为TBP信号途径中的起始和限制底物, 从而将PGE和TBP介导的信号途径与叶绿体生物发生过程中Ph-ANG表达的调节联系起来(图2; Woodson等2013)。

在四吡咯生物合成过程中, 四吡咯的中间代谢产物镁原卟啉IX (Mg-protoporphyrin IX, Mg-proto IX)是最先被发现同时也是研究得最广泛的叶绿体逆行信号分子(徐秀美等2016)。Mg-proto IX的积累可抑制PhANG表达(Strand等2003; Ankele等2007)。此外, *GUN* (*GENOMES UNCOUPLED*)是介导叶绿体逆行信号通路的关键基因。缺失*GUN*基因会导致叶绿体与细胞核基因组之间不能正常偶联从而影响两者间正常通讯(Susek等1993)。其中*GUN4*和*GUN5*参与了Mg-proto IX的生物合成(Adhikari等2011; Larkin等2003)。缺失*GUN4*和*GUN5*会影响Mg-proto IX累积, 进而使PhANG表达量增加, 从而削弱叶绿体与细胞核之间的信息交流(图2)。然而, Mg-proto IX的作用一直存在争议。研究人员详细分析了四吡咯中间体原卟啉(protoporphyrin, proto)、镁原卟啉(Mg-protoporphyrin, Mg-proto)、镁原卟啉单甲酯(Mg-protoporphyrin monomethyl ester, Mg-protoMe)的水平与质体逆行信号间的相关性。类胡萝卜素合成抑制剂norflurazon (NF)处理后的植物遭受光氧化损伤而导致PhANG (*Lhcb1*、*RBCS*、*HEMA1*、*BAM3*、*CA1*)的表达水平降低, 进而触发逆行信号。研究发现, NF处理导致四吡咯生物合成基因大幅下调, 植物中proto、Mg-proto、Mg-protoMe的水平也显著降低。当内源性Mg-proto IX水平提高后, PhANG的表达不仅未被抑制, 反而被诱导。此外, 在*gun4*和*gun5*突变体中, Mg-proto水平的升高并不能恢复其表型。以上发现表明Mg-proto IX的积累与Ph-ANG的表达水平之间不存在相关性(Mochizuki等2008; Moulin等2008)。因此, *GUN4*和*GUN5*的作用可能是通过调节另一种四吡咯产物血红素(heme)的水平来影响四吡咯化合物的含量。在高等植物中, 血红素作为正逆行信号来调节

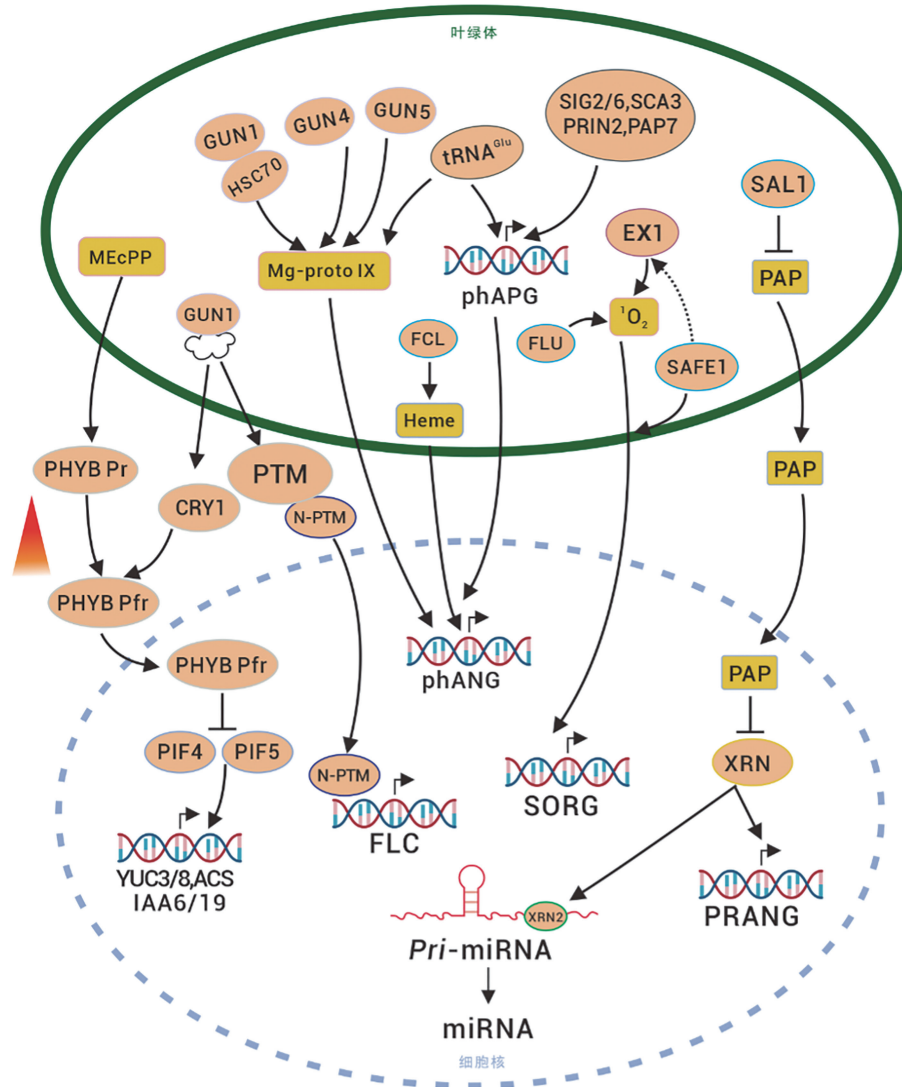


图2 叶绿体逆行信号转导途径

Fig. 2 Chloroplast retrograde signal transduction pathway

叶绿体逆行信号转导途径分为很多种,但每条调控通路都不是独立行使功能的,而是多种途径相互配合,通过共用一些信号转导因子来协同发挥其功能,进而形成一个复杂的逆行信号调控网络。图中黄色方框为逆行信号分子;橘色椭圆为蛋白质或者转运体;黑色箭头只表示调控路径,不代表调控方式(正负调控)。

PhANG的表达。突变体*gun2*、*gun3*和*gun6*都参与血红素代谢。*gun6-1D*突变体通过过表达Ferrochelatase 1 (FC1)转录本和蛋白活性,抑制PhANG表达(Woodson等2011)。

在PGE介导的信号途径中,质体的转录和翻译状态也是逆行信号的触发条件。例如通过施加质体翻译抑制剂林可霉素或利福平可以选择性地抑

制质体编码的RNA聚合酶来抑制PhANG的表达(Chan等2016b; Woodson等2013)。除此之外,与质体转录相关的基因(*SCA3*、*SIG2*、*SIG6*、*PAP7*和*PRIN2*)突变之后,PhANG的表达也被抑制(Woodson等2013; Hricová等2006; Gao等2011; Kindgren等2012)。由此可知,当质体基因的转录和翻译受到影响时,质体会向细胞核发送逆行信号来进一

步调控核基因表达。

ROS是叶绿体在胁迫环境下代谢的副产物。单线态氧($^1\text{O}_2$)是ROS的成员之一,其积累可以造成叶绿体光氧化损伤,同时也介导了叶绿体的逆行信号转导途径。拟南芥*fluorescent (flu)*突变体是目前研究 $^1\text{O}_2$ 信号通路的理想材料。*FLU*基因编码一种负调控四吡咯生物合成的调节因子,*flu*突变体在黑暗环境下不能抑制叶绿素合成的中间产物原叶绿素酸(protochlorophyllide, Pchl_{ide})的积累(Meskaukiene等2001; 徐秀美等2016)。当暗环境中的*flu*突变体被转移到光下后,大量积累的Pchl_{ide}分子会将光能转移到基态氧($^3\text{O}_2$)中从而导致 $^1\text{O}_2$ 爆发,进而诱导一系列与胁迫相关的核基因(singlet oxygen-responsive gene, SORG)的表达并导致幼苗死亡,抑制成熟植物生长(Kauss等2012)。但是,当*flu*突变体中的*EXECUTER1 (EX1)*基因失活(*flu ex1*)后, $^1\text{O}_2$ 爆发诱导的基因表达便会受到抑制。然而目前对*flu ex1*双突变体中 $^1\text{O}_2$ 调控信号通路的具体分子机制尚不清楚(Wagner等2004; Lee等2007; 徐秀美等2016)。最新研究发现,*SAFEGUARD1 (SAFE1)*基因位于 $^1\text{O}_2$ 下游并且可以调控*EX1*的功能。当 $^1\text{O}_2$ 水平较低时,*flu ex1 safe1*突变体中 $^1\text{O}_2$ 诱导的应激反应增强。但*flu safe1*双突中 $^1\text{O}_2$ 诱导的应激反应要强于*flu ex1 safe1*三突变体,表明*SAFE1*独立于*EX1*途径负调控 $^1\text{O}_2$ 诱导的应激反应。此外,*flu*产生的 $^1\text{O}_2$ 触发了一条独立于*EX1*的叶绿体逆行信号通路,并且*SAFE1*可以负调控这条由 $^1\text{O}_2$ 调控的叶绿体逆行信号通路(Wang等2020)。

3.2 GUN1及其介导的叶绿体逆行信号转导机制

早在约30年前, Susek等(1993)运用巧妙的方法筛选到3个介导叶绿体逆行信号通路的关键基因,依次命名为*GUN1*、*GUN2*和*GUN3*。*GUN1*编码一个定位于叶绿体的PPR蛋白(pentatricopeptide repeat protein),该蛋白通过整合不同的逆行信号在信号传递过程中发挥核心作用。目前研究已经证实*GUN1*参与来自四吡咯生物合成途径(TPB)、质体基因表达(PGE)和光合电子传递(PET)的逆行信号转导(Koussevitzky等2007; Hernández-Verdeja和Strand 2018; Kindgren等2012; Woodson等2013; 孙雪萍等2021)。尽管*GUN1*在逆行信号转导中发挥

了核心作用,但其介导的逆行信号转导的分子机制还不是很清楚。此外,*GUN1*的DNA和RNA结合能力尚未得到证实。而且由于*GUN1*蛋白的丰度较低,使得在研究*GUN1*的具体分子功能时面临各种阻碍(Verdeja等2018; Tadini等2016; Zhao等2018; Wu等2018; Jia等2019)。

研究表明, MORF2 (Multiple organellar RNA editing factor 2) 和 cpHSC70-1 (heat shock protein 70) 通过与*GUN1*蛋白相互作用,分别将逆行信号与质体中的RNA编辑和蛋白质输入联系起来,从而使*GUN1*调控质体到细胞核逆行信号转导机制的研究取得突破性进展(Zhao等2019; Wu等2019)。Zhao等(2019)发现,*GUN1*与多个MORF2存在互作。MORF2是质体RNA编辑体的重要组成部分,参与了质体RNA大部分位点的编辑。MORF2过表达株系*MORF2OX*中质体的RNA编辑发生了改变,且转录组数据显示,*MORF2OX*中绝大多数差异表达的核基因受*GUN1*调控,这表明*GUN1*在逆行信号转导过程中通过与MORF2互作来调节质体中的RNA编辑。此外,当叶绿体早期生物发生面临环境胁迫或遗传缺陷时,*GUN1*与cpHSC70-1互作来增强质体的蛋白质输入能力(Wu等2019)。

4 叶绿体逆行信号在植物发育和胁迫响应中的作用

叶绿体逆行信号将叶绿体的动态需求反馈给核基因组后,一方面通过调控细胞核中PhANG的表达来维持叶绿体的发育与光合作用;另一方面还可以通过调控细胞核中其他基因的表达来调节植物的生长发育,包括植物光形态的建成、开花以及植物对逆境胁迫的响应。

4.1 叶绿体逆行信号调控植物光形态建成

幼苗出土见光后,细胞内黄质体发育为叶绿体并开始光合作用实现自养生长的过程称为植物的光形态建成。植物在光形态建成中会表现出下胚轴伸长被抑制、子叶舒展、顶端弯钩消除、叶绿素累积等形态和生理特征(Jiao等2007)。叶绿体逆行信号可以改变植物的光形态发生进而调控其光形态建成。从形态学上观察,质体信号突变体*gun1*与野生型是没有区别的,但*gun1*突变体在由黑暗转至

光下的过程中, 其去黄化作用、叶绿素的累积以及叶绿体的发育都受到了损害(Susek等1993; Mochizuki等1996)。在模式植物拟南芥中, 蓝光受体CRY1 (cryptochrome 1)介导了蓝光诱导的光形态建成过程。Ruckle等(2007)在筛选*gun*突变体时发现蓝光受体缺失突变体*cry1*与*gun1*具有相同的表型, 表明逆行信号与光信号之间存在某种联系。通过处理*gun1*和*cry1*以诱导叶绿体逆行信号, 同时监测突变体的光形态发生, 发现依赖于*GUN1*和*CRY1*的叶绿体逆行信号可影响子叶舒展。这些数据表明*GUN1*和*CRY1*有助于叶绿体功能与光形态发生的整合(Ruckle和Larkin 2009)。

叶绿体逆行信号突变体*gun1*、*ptm*和*abi4*均表现出短下胚轴和延迟绿化表型。质体信号与光信号通过HY5 (elongated hypocotyl 5)和ABI4 (ABA insensitive 4)形成一对激活-抑制转录模块来调控植物光形态建成(Xu等2016)。此外, 由MEP (methylerythritol phosphate)途径产生的MEcPP (methylerythritol cyclodiphosphate)也介导叶绿体逆行信号, 并可以引发特定胁迫响应核编码叶绿体蛋白的表达(Xiao等2012)。已发现叶绿体代谢产物MEcPP可以调节植物光形态发生, 并揭示了其分子机制。拟南芥*ceh1*突变体中积累了大量的MEcPP。通过筛选*ceh1*抑制子, 发现红光受体phyB (phytochrome B)是MEcPP介导的叶绿体逆行信号通路中的重要因子。遗传分析发现, 红光条件下*ceh1*突变体的短下胚轴表型依赖于phyB。实时荧光定量PCR (real-time quantitative PCR, RT-qPCR)分析发现, 在红光条件下, *ceh1*中phyB下游光形态发生的重要负调控因子*PIF4*和*PIF5*的转录水平显著低于野生型, 且*PIF4*和*PIF5*介导红光条件下MEcPP引起的下胚轴伸长的抑制。此外, 红光条件下*ceh1*中生长素合成基因(*YUC3*和*YUC8*)、生长素响应基因(*IAA6*和*IAA19*)、乙烯合成基因(*ACS*)的表达水平以及生长素含量显著低于野生型, 表明MEcPP通过phyB依赖的路径协同生长素和乙烯信号通路调控植物生长发育(图2; Jiang等2019, 2020)。

4.2 叶绿体逆行信号调控植物开花

叶绿体通过逆行信号将信息传递到细胞核来调节开花相关基因表达, 从而调控植物生命周期。

MEcPP可以通过影响BBX19 (B-box 19)与CO的互作来调节*FLOWERING LOCUS T (FT)*的表达, 进而调控植物的开花时间(Wang等2014)。研究表明, 一种具有跨膜结构域的PHD (plant homeodomain)型转录因子PTM (PHD-type transcription factor with transmembrane domains)作用于开花抑制因子*FLOWERING LOCUS C (FLC)*上游并参与氧化还原信号介导的开花途径。PTM接收到来自于质体的氧化还原信号后裂解为PTM-N并释放到细胞核中。质体信号随PTM-N蛋白进入细胞核后, 直接结合到*FLC*启动子上, 从而抑制*FLC*的表达来促进植物提前开花(Feng等2016)。

4.3 叶绿体逆行信号调控植物的胁迫响应

植物的生长发育受遗传和环境因素共同调控。因此, 植物对环境胁迫的响应对其本身发育也非常重要。研究发现, SAL1-PAP叶绿体逆行信号通路可以调控植物的胁迫响应。PAP (3'-phosphoadenosine 5'-phosphate)作为移动的叶绿体胁迫逆行信号, 通过抑制外切核糖核酸酶(exoribonuclease, XRN)来调节大量质体氧化还原相关核基因(plastid redox-associated nuclear gene, PRANG)的表达。在非胁迫条件下, PAP可被SAL1磷酸酶降解。*SAL1*突变导致PAP的积累, 进而上调PRANG的表达, 提高植物的胁迫耐受性。在干旱和强光胁迫下, 植物中PAP含量显著增加(Estavillo等2011; Lee等2012; Chan等2016a)。

叶绿体逆行信号有助于植物免疫。与野生型相比, *SAL1*缺陷突变体*fry1-2*和*alx8*对*Pst* DC3000 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000) 和 *Pcc* EC1 (*Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* EC1)表现出增强的易感性。此外, 多种植物激素的定量和基因表达谱分析表明, *fry1-2*和*alx8*中水杨酸(salicylic acid, SA)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)介导的信号通路均下调, 表明SAL1-PAP叶绿体逆行信号通路也通过SA和JA介导的信号通路在调节植物免疫中发挥作用(Ishiga等2017)。在细菌肽(flagellin-22, flg22)处理后, CPK16 (calcium-dependent kinase 16)从细胞膜重新定位到叶绿体, 使植物对*Pto* DC300和TYLCV (tomato yellow leaf curl virus)表现出较强的抗性。这表明植物中的一些蛋

白具有细胞膜和叶绿体的双重定位。非胁迫条件下,植物中的这些蛋白定位于细胞膜。当出现病原体感染时,定位于细胞膜的蛋白便从细胞膜移动至叶绿体内部,帮助叶绿体感知胁迫信号,从而激活核内抗病基因表达来防御对抗入侵者(Medina-Puche等2020)。

叶绿体逆行信号在植物对干旱和高温胁迫的响应中也发挥着重要作用。在干旱胁迫下, *sal1* 突变体与脱落酸(abscisic acid, ABA)不敏感突变体 *abi1-1* 和 *ost1-2* 杂交后可以恢复其对ABA的敏感性,且气孔孔径随ABA含量增加而减小,这表明SAL1-PAP叶绿体逆行信号通路可以独立于ABA途径来关闭气孔并恢复 *abi1-1* 和 *ost1-2* 突变体对ABA的响应,从而使这些干旱敏感突变体产生耐旱性(Pornsiriwong等2017)。此外,核糖体蛋白RPS1 (ribosomal protein S1) 响应热胁迫并参与类囊体膜蛋白的翻译。高温胁迫下, RPS1蛋白表达上调并触发叶绿体逆行信号。逆行信号通过相关的热激信号转导成分被传递至细胞核,从而启动热应激转录因子HsfA2 (heat stress transcription factor A-2) 的表达,编码热激蛋白。定位于叶绿体的热激蛋白通过保护高温胁迫下的类囊体膜系统,从而赋予植物高温胁迫耐受性(Yu等2012; 徐秀美等2016)。

5 叶绿体逆行信号在microRNA合成与核基因可变剪切中的作用

5.1 叶绿体逆行信号调控植物microRNA生成

microRNA (miRNA) 是一类非编码小RNA, 在植物生长发育以及植物对生物和非生物胁迫的适应中发挥重要作用(Sunkar等2007; Xu等2018; Deng等2018)。植物中成熟miRNA的形成经历了一系列复杂加工过程。首先, *MIR* 基因通过RNA聚合酶II (Pol II) 转录形成具有颈环结构的初级转录本pri-miRNA (Kim等2011; Xie等2005; Kurihara和Watanabe 2004)。Pri-miRNA通过细胞核中两个连续的切割步骤被DCL1 (Dicer-Like1) 加工为成熟的双链miRNA (Kurihara等2006; Park等2005)。最后在转运酶HST (HASTY) 的作用下, 加工完毕的miRNA双链复合体被转运到细胞质中。双链复合体中的先导链与包含AGO1 (Argonaute1) 的RNA诱导的沉

默复合体(RNA-induced silencing complex, RISC) 结合, 最终结合到目标mRNA上。miRNA能够通过mRNA剪切或抑制蛋白翻译来抑制靶基因的功能, 从而调控植物生长发育的各个过程(Khvorova等2003)。

叶绿体逆行信号参与调控植物miRNA的生成。通过正向遗传筛选, 发现*cue1* 突变中miRNA的含量显著降低。CUE1是一个转运蛋白并且定位于叶绿体内膜, 它可以转运磷酸烯醇式丙酮酸至叶绿体内并通过莽草酸途径代谢产生酪氨酸(tryrosine, Tyr)、苯丙氨酸(phenylalanine, Phe)和色氨酸(tryp- tophan, Trp)。遗传分析发现, 酪氨酸是miRNA积累所必需的。此外, 酪氨酸的下游代谢产物维生素E可以通过叶绿体逆行信号分子PAP来抑制核内RNA外切酶XRN2的活性, 从而阻止pri-miRNA降解, 促进miRNA产生(Fang等2019)。在野生型植物中, *SAL1/FIERY1 (FRY1)* 降解PAP以确保XRN2、3、4的活性。XRN2、3、4可以有效降解细胞质与细胞核中的异常RNA, 从而阻止siRNA的生物合成, 使更多的miRNA与AGO1结合, 促进miRNA积累(You等2019)。

5.2 叶绿体逆行信号调控植物核基因可变剪切

植物核基因的可变剪切可以调节植物发育过程中的基因表达和对环境信号的响应(Syed等2012)。8年前, Petrillo等(2014)首次揭示光可以影响拟南芥中一些基因的可变剪切, 尤其是编码参与RNA加工的蛋白质。研究发现, 在恒定光照和短日照条件下, *At-RS31* 剪切的变化与光强度成正比, 且该过程需要功能性叶绿体参与。进一步研究推测光通过质体醌(plastoquinones, PQ)池的减少而启动叶绿体逆行信号, 从而调节核基因的可变剪切, 并且该过程有助于植物对不同光照条件的响应。此外, 在哺乳动物细胞中存在募集偶联和动力学偶联两种偶联机制来解释真核基因转录和可变剪切之间的关系。其中动力学偶联表明Pol II延伸率的变化可以影响转录期间剪切位点和调控序列在新生Pre-mRNA中出现的速度来影响可变剪切(de la Mata等2003; Dujardin等2014; Fong等2014)。研究表明, 光能促进植物中Pol II的延伸效率, 而且核基因可变剪切的光调节受Pol II延伸效率控制。同时, 在Pol

II延伸缺陷突变体中,光控制细胞核基因可变剪切的作用被消除。因此,植物叶绿体逆行信号控制细胞核基因可变剪切是通过控制Pol II的延伸效率来实现的(Godoy Herz等2019)。

光不仅可以调节叶片组织中的可变剪切,还调节根中的可变剪切反应,这表明逆行信号分子在植物细胞间是可移动的(Petrillo等2014)。叶绿体感知并激活光合作用产生的糖被输送到韧皮部储存并供非光合作用的根组织使用。根中的糖通过糖酵解代谢产生丙酮酸。丙酮酸可以促进线粒体中的氧化磷酸化反应,激活TOR (target of rapamycin),进而调节核基因选择性剪切(Riegler等2021)。

6 展望

叶绿体是植物细胞所特有且必不可少的细胞器。其一方面作为光合作用的中心,另一方面也是植物感知内外环境刺激的受体之一。叶绿体将感受到的刺激通过逆行信号传递至细胞核,逆行信号可调控核基因的表达来进一步调控植物发育。叶绿体逆行信号在植物发育和胁迫响应中发挥重要作用。随着叶绿体逆行信号研究不断深入,其分子机制也日渐明确。但逆行信号作为复杂的调控网络,其很多功能还有待进一步的发掘。例如,不同逆行信号调控通路之间以及逆行信号调控通路与其他细胞器之间是否存在相互作用?

此外,对植物发育过程中叶绿体逆行信号的研究,不仅完善了世人对植物的认知,丰富了作物育种的理论基础,而且在植物领域外也具有重要意义。例如,动物细胞中细胞核与线粒体间的信息交换类似于植物细胞中细胞核与叶绿体之间的信息交流,而线粒体的功能与癌症等疾病息息相关(姜瑜等2021)。叶绿体逆行信号也为线粒体的深入研究带来了新的启示。

参考文献(References)

- Adhikari ND, Froehlich JE, Strand DD, et al (2011). GUN4-porphyrin complexes bind the ChlH/GUN5 subunit of Mg-chelatase and promote chlorophyll biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (4): 1449–1467
- Ankele E, Kindgren P, Pesquet E, et al (2007). In vivo visualization of Mg-protoporphyrinIX, a coordinator of photosynthetic gene expression in the nucleus and the chloroplast. *Plant Cell*, 19 (6): 1964–1979
- Austin JR, Staehelin LA (2011). Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography. *Plant Physiol*, 155 (4): 1601–1611
- Chan KX, Mabbitt PD, Phua SY, et al (2016a). Sensing and signaling of oxidative stress in chloroplasts by inactivation of the SAL1 phosphoadenosine phosphatase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113 (31): E4567–E4576
- Chan KX, Phua SY, Crisp P, et al (2016b). Learning the languages of the chloroplast: retrograde signaling and beyond. *Annu Rev Plant Biol*, 67: 25–53
- Charuvi D, Kiss V, Nevo R, et al (2012). Gain and loss of photosynthetic membranes during plastid differentiation in the shoot apex of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24 (3): 1143–1157
- Chen M, Chory J, Fankhauser C (2004). Light signal transduction in higher plants. *Annu Rev Genet*, 38: 87–117
- Chen M, Galvão RM, Li M, et al (2010). *Arabidopsis* HEM-ERA/pTAC12 initiates photomorphogenesis by phytochromes. *Cell*, 141 (7): 1230–1240
- Chen M, Schwab R, Chory J (2003). Characterization of the requirements for localization of phytochrome B to nuclear bodies. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (24): 14493–14498
- de la Mata M, Alonso CR, Kadener S, et al (2003). A slow RNA polymerase II affects alternative splicing in vivo. *Mol Cell*, 12 (2): 525–532
- Deng Y, Liu M, Li X, et al (2018). microRNA-mediated R gene regulation: molecular scabbards for double-edged swords. *Sci China Life Sci*, 61 (2): 138–147
- Dujardin G, Lafaille C, de la Mata M, et al (2014). How slow RNA polymerase II elongation favors alternative exon skipping. *Mol Cell*, 54 (4): 683–690
- Dyall SD, Brown MT, Johnson PJ, et al (2004). Ancient invasions: from endosymbionts to organelles. *Science*, 304 (5668): 253–257
- Estavillo GM, Crisp PA, Pornsiriwong W, et al (2011). Evidence for a SAL1-PAP chloroplast retrograde pathway that functions in drought and high light signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (11): 3992–4012
- Fang X, Zhao G, Zhang S, et al (2019). Chloroplast-to-nucleus signaling regulates microRNA biogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 48 (3): 371–382
- Feng P, Guo H, Chi W, et al (2016). Chloroplast retrograde signal regulates flowering. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113 (38): 10708–10713
- Fong N, Kim H, Zhou Y, et al (2014). Pre-mRNA splicing is facilitated by an optimal RNA polymerase II elongation

- rate. *Genes Dev*, 28 (23): 2663–2676
- Gao ZP, Yu QB, Zhao TT, et al (2011). A functional component of the transcriptionally active chromosome complex, *Arabidopsis* pTAC14, interacts with pTAC12/HEMERA and regulates plastid gene expression. *Plant Physiol*, 157 (4): 1733–1745
- Garab G (2014). Hierarchical organization and structural flexibility of thylakoid membranes. *Biochim Biophys Acta*, 1837 (4): 481–494
- Godoy Herz MA, Kubaczka MG, Brzyzek G, et al (2019). Light regulates plant alternative splicing through the control of transcriptional elongation. *Mol Cell*, 73 (5): 1066–1074
- Hernández-Verdeja T, Strand Å (2018). Retrograde signals navigate the path to chloroplast development. *Plant Physiol*, 176 (2): 967–976
- Hricová A, Quesada V, Micol JL (2006). The *SCABRA3* nuclear gene encodes the plastid RpoTp RNA polymerase, which is required for chloroplast biogenesis and mesophyll cell proliferation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 141 (3): 942–956
- Ishiga Y, Watanabe M, Ishiga T, et al (2017). The SAL-PAP chloroplast retrograde pathway contributes to plant immunity by regulating glucosinolate pathway and phytohormone signaling. *Mol Plant Microbe Interact*, 30 (10): 829–841
- Jarvis P, López-Juez EL (2013). Biogenesis and homeostasis of chloroplasts and other plastids. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 14 (12): 787–802
- Jia Y, Tian H, Zhang S, et al (2019). GUN1-Interacting proteins open the door for retrograde signaling. *Trends Plant Sci*, 24 (10): 884–887
- Jiang J, Xiao Y, Chen H, et al (2020). Retrograde induction of phyB orchestrates ethylene-auxin hierarchy to regulate growth. *Plant Physiol*, 183 (3): 1268–1280
- Jiang J, Zeng L, Ke H, et al (2019). Orthogonal regulation of phytochrome B abundance by stress-specific plastidial retrograde signaling metabolite. *Nat Commun*, 10 (1): 2904
- Jiang Y, Wang SB, Du GH (2021). Mitochondrial retrograde signaling: a new option for the treatment of mitochondrially related diseases. *Acta Pharm Sin*, 56 (3): 661–668 (in Chinese with English abstract) [姜瑜, 王守宝, 杜冠华 (2021). 线粒体逆行信号——治疗相关疾病的新途径. *药学报*, 56 (3): 661–668]
- Jiao Y, Lau OS, Deng XW (2007). Light-regulated transcriptional networks in higher plants. *Nat Rev Genet*, 8 (3): 217–230
- Kauss D, Bischof S, Steiner S, et al (2012). FLU, a negative feedback regulator of tetrapyrrole biosynthesis, is physically linked to the final steps of the Mg^{2+} -branch of this pathway. *FEBS Lett*, 586 (3): 211–216
- Khvorova A, Reynolds A, Jayasena SD (2003). Functional siRNAs and miRNAs exhibit strand bias. *Cell*, 115 (2): 209–216
- Kim YJ, Zheng B, Yu Y, et al (2011). The role of Mediator in small and long noncoding RNA production in *Arabidopsis thaliana*. *EMBO J*, 30 (5): 814–822
- Kindgren P, Kremnev D, Blanco NE, et al (2012). The plastid redox insensitive 2 mutant of *Arabidopsis* is impaired in PEP activity and high light-dependent plastid redox signalling to the nucleus. *Plant J*, 70 (2): 279–291
- Koussevitzky S, Nott A, Mockler TC, et al (2007). Signals from chloroplasts converge to regulate nuclear gene expression. *Science*, 316 (5825): 715–719
- Kurihara Y, Takashi Y, Watanabe Y (2006). The interaction between DCL1 and HYL1 is important for efficient and precise processing of pri-miRNA in plant microRNA biogenesis. *RNA*, 12 (2): 206–212
- Kurihara Y, Watanabe Y (2004). *Arabidopsis* micro-RNA biogenesis through Dicer-like 1 protein functions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (34): 12753–12758
- Larkin RM, Alonso JM, Ecker JR, et al (2003). GUN4, a regulator of chlorophyll synthesis and intracellular signaling. *Science*, 299 (5608): 902–906
- Lee BR, Huseby S, Koprivova A, et al (2012). Effects of *fou8/fry1* mutation on sulfur metabolism: is decreased internal sulfate the trigger of sulfate starvation response? *PLOS One*, 7 (6): e39425
- Lee KP, Kim C, Landgraf F, et al (2007). EXECUTER1- and EXECUTER2-dependent transfer of stress-related signals from the plastid to the nucleus of *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (24): 10270–10275
- Leivar P, Quail PH (2011). PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends Plant Sci*, 16 (1): 19–28
- Liang Z, Zhu N, Mai KK, et al (2018). Thylakoid-bound polyosomes and a dynamin-related protein, FZL, mediate critical stages of the linear chloroplast biogenesis program in greening *Arabidopsis* cotyledons. *Plant Cell*, 30 (7): 1476–1495
- Liu X, Liu R, Li Y, et al (2017). EIN3 and PIF3 form an interdependent module that represses chloroplast development in buried seedlings. *Plant Cell*, 29 (12): 3051–3067
- Martin G, Leivar P, Ludevid D, et al (2016). Phytochrome and retrograde signalling pathways converge to antagonistically regulate a light-induced transcriptional network. *Nat Commun*, 7: 11431
- Medina-Puche L, Tan H, Dogra V, et al (2020). A defense pathway linking plasma membrane and chloroplasts and co-opted by pathogens. *Cell*, 182 (5): 1109–1124

- Meskauskiene R, Nater M, Goslings D, et al (2001). FLU: A negative regulator of chlorophyll biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (22): 12826–12831
- Mochizuki N, Susek R, Chory J (1996). An intracellular signal transduction pathway between the chloroplast and nucleus is involved in de-etiolation. *Plant Physiol*, 112 (4): 1465–1469
- Mochizuki N, Tanaka R, Tanaka A, et al (2008). The steady-state level of Mg-protoporphyrin IX is not a determinant of plastid-to-nucleus signaling in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (39): 15184–15189
- Moulin M, McCormac AC, Terry MJ, et al (2008). Tetrapyrrole profiling in *Arabidopsis* seedlings reveals that retrograde plastid nuclear signaling is not due to Mg-protoporphyrin IX accumulation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (39): 15178–15183
- Nevo R, Charuvi D, Tsabari O, et al (2012). Composition, architecture and dynamics of the photosynthetic apparatus in higher plants. *Plant J*, 70 (1): 157–176
- Nott A, Jung HS, Koussevitzky S, et al (2006). Plastid-to-nucleus retrograde signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 57: 739–759
- Park MY, Wu G, Gonzalez-Sulser A, et al (2005). Nuclear processing and export of microRNAs in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (10): 3691–3696
- Petrillo E, Godoy Herz MA, Fuchs A, et al (2014). A chloroplast retrograde signal regulates nuclear alternative splicing. *Science* 344 (6182): 427–430
- Pornsiriwong W, Estavillo GM, Chan KX, et al (2017). A chloroplast retrograde signal, 3'-phosphoadenosine 5'-phosphate, acts as a secondary messenger in abscisic acid signaling in stomatal closure and germination. *eLife*, 6: e23361
- Qiu Y, Li M, Pasoreck EK, et al (2015). HEMERA couples the proteolysis and transcriptional activity of PHYTOCHROME INTERACTING FACTORs in *Arabidopsis* photomorphogenesis. *Plant Cell*, 27 (5): 1409–1427
- Riegler S, Servi L, Scarpin MR, et al (2021). Light regulates alternative splicing outcomes via the TOR kinase pathway. *Cell Rep*, 36 (10): 109676
- Rockwell NC, Su YS, Lagarias JC (2006). Phytochrome structure and signaling mechanisms. *Annu Rev Plant Biol*, 57: 837–858
- Ruckle ME, DeMarco SM, Larkin RM (2007). Plastid signals remodel light signaling networks and are essential for efficient chloroplast biogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (12): 3944–3960
- Ruckle ME, Larkin RM (2009). Plastid signals that affect photomorphogenesis in *Arabidopsis thaliana* are dependent on GENOMES UNCOUPLED 1 and cryptochrome 1. *New Phytol*, 182 (2): 367–379
- Singh R, Singh S, Parihar P, et al (2015). Retrograde signaling between plastid and nucleus: A review. *J Plant Physiol*, 181: 55–66
- Strand Å, Asami T, Alonso J, et al (2003). Chloroplast to nucleus communication triggered by accumulation of Mg-protoporphyrin IX. *Nature*, 421 (6918): 79–83
- Sun XP, Wang XJ, Ma CL, et al (2021). Mechanisms for the regulation of chloroplast/plastid proteostasis by GUN1. *Plant Physiol J*, 57 (5): 1023–1030 (in Chinese with English abstract) [孙雪萍, 王兴军, 马长乐等(2021). GUN1 调控质体/叶绿体蛋白稳态的分子机制. *植物生理学报*, 57 (5): 1023–1030]
- Sunkar R, Chinnusamy V, Zhu J, et al (2007). Small RNAs as big players in plant abiotic stress responses and nutrient deprivation. *Trends Plant Sci*, 12 (7): 301–309
- Susek RE, Ausubel FM, Chory J (1993). Signal-transduction mutants of *Arabidopsis* uncouple nuclear *CAB* and *RBCS* gene-expression from chloroplast development. *Cell*, 74 (5): 787–799
- Syed NH, Kalyna M, Marquez K, et al (2012). Alternative splicing in plants – coming of age. *Trends Plant Sci*, 17 (10): 616–623
- Tadini L, Pesaresi P, Kleine T, et al (2016). GUN1 controls accumulation of the plastid ribosomal protein S1 at the protein level and interacts with proteins involved in plastid protein homeostasis. *Plant Physiol*, 170 (3): 1817–1830
- Van Buskirk EK, Decker PV, Chen M (2012). Photobodies in light signaling. *Plant Physiol*, 158 (1): 52–60
- Wagner D, Przybyla D, Camp R, et al (2004). The genetic basis of singlet oxygen-induced stress responses of *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 306 (5699): 1183–1185
- Wang CQ, Guthrie C, Sarmast MK, et al (2014). BBX19 interacts with CONSTANS to repress *FLOWERING LOCUS T* transcription, defining a flowering time checkpoint in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (9): 3589–3602
- Wang L, Leister D, Guan L, et al (2020). The *Arabidopsis* SAFEGUARD1 suppresses singlet oxygen-induced stress responses by protecting grana margins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117 (12): 6918–6927
- Wang R, Zhao J, Jia M, et al (2018). Balance between cytosolic and chloroplast translation affects leaf variegation. *Plant Physiol*, 176 (1): 804–818
- Waters MT, Langdale JA (2009). The making of a chloroplast. *EMBO J*, 28 (19): 2861–2873
- Woodson JD, Perez-Ruiz JM, Chory J (2011). Heme synthesis by plastid ferrochelatase I regulates nuclear gene expression in plants. *Curr Biol*, 21 (10): 897–903
- Woodson JD, Perez-Ruiz JM, Schmitz RJ, et al (2013). Sigma

- factor-mediated plastid retrograde signals control nuclear gene expression. *Plant J*, 73 (1): 1–13
- Wu GZ, Chalvin C, Hoelscher M, et al (2018). Control of retrograde signaling by rapid turnover of GENOMES UNCOUPLED1. *Plant Physiol*, 176 (3): 2472–2495
- Wu GZ, Meyer EH, Richter AS, et al (2019). Control of retrograde signalling by protein import and cytosolic folding stress. *Nat Plants*, 5 (5): 525–538
- Xiao Y, Savchenko T, Baidoo EEK, et al (2012). Retrograde signaling by the plastidial metabolite MEcPP regulates expression of nuclear stress-response genes. *Cell*, 149 (7): 1525–1535
- Xie Z, Allen E, Fahlgren N, et al (2005). Expression of *Arabidopsis* *MIRNA* genes. *Plant Physiol*, 138 (4): 2145–2154
- Xu L, Hu Y, Cao Y, et al (2018). An expression atlas of miRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *Sci China Life Sci*, 61 (2): 178–189
- Xu X, Chi W, Sun X, et al (2016). Convergence of light and chloroplast signals for de-etiolation through ABI4-HY5 and COP1. *Nat Plants*, 2 (6): 16066
- Xu XM, Chi W, Zhang LX (2016). Research progress of plastid reverse signaling. *Plant Physiol J*, 52 (11): 1618–1626 (in Chinese with English abstract) [徐秀美, 迟伟, 张立新(2016). 质体反向信号研究进展. *植物生理学报*, 52 (11): 1618–1626]
- Yang EJ, Yoo CY, Liu J, et al (2019). NCP activates chloroplast transcription by controlling phytochrome-dependent dual nuclear and plastidial switches. *Nat Commun*, 10 (1): 2630
- Yoo CY, Pasoreck EK, Wang H, et al (2019). Phytochrome activates the plastid-encoded RNA polymerase for chloroplast biogenesis via nucleus-to-plastid signaling. *Nat Commun*, 10 (1): 2629
- You C, He W, Hang R, et al (2019). FIERY1 promotes microRNA accumulation by suppressing rRNA-derived small interfering RNAs in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 10 (1): 4424
- Yu HD, Yang XF, Chen ST, et al (2012). Downregulation of chloroplast RPS1 negatively modulates nuclear heat-responsive expression of *HsfA2* and its target genes in *Arabidopsis*. *PLOS Genet*, 8 (5): e1002669
- Zhao X, Huang J, Chory J (2018). *genome uncoupled1* mutants are hypersensitive to norflurazon and lincomycin. *Plant Physiol*, 178 (3): 960–964
- Zhao X, Huang J, Chory J (2019). GUN1 interacts with MORF2 to regulate plastid RNA editing during retrograde signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116 (20): 10162–10167