植物ペルオキシソームの機能多様性とその制御

林 誠^{1,2}, 西村幹夫^{1,2}

¹ 自然科学研究機構・基礎生物学研究所 〒444-8585 愛知県岡崎市明大寺町西郷中 38

² 総合研究大学院大学・基礎生物学専攻 〒444-8585 愛知県岡崎市明大寺町西郷中 38

要旨: 高等植物のペルオキシソームは、細胞の分化や環境変化に応じて脂質分解や光呼吸などの特定の機能を特化させるという他の生物には見られない際だった特徴を持っている。最近十数年のあいだに、植物ペルオキシソームの機能とその制御に関する研究が飛躍的に進んだ。その結果、植物ペルオキシソームはまだまだ知られざる機能を果たしていることが分かりつつある。また、ペルオキシソームタンパク質の輸送やペルオキシソームの生合成に関わる多数の遺伝子が同定されている。本稿では、植物ペルオキシソーム機能の多様性とその制御機構に関する最近の知見を紹介をする。

Plant peroxisome; diversity of the function and its regulation

Makoto Hayashi^{1,2}, Mikio Nishimura^{1,2}

¹ National Institute for Basic Biology, Okazaki, 444-8585, Japan

² Department of Basic Biology, The Graduate University for Advanced Studies, , Okazaki, 444-8585, Japan

Summary: Peroxisomes in higher plant cells are known to differentiate in function depending on the cell type and environmental condition. This remarkable feature of plant peroxisomes is not found in other organisms. In the last decade, significant progress has been made in the study of plant peroxisomal function and its regulation. These studies illustrated that plant peroxisomes have more diverse functions than we previously thought, and allowed to identify many genes involving peroxisomal protein targeting and peroxisome biogenesis. We describe recent achievement on the study of peroxisomal function and its regulation in plant cells.

Key words: glyoxysome, lipid metabolism, peroxisome, peroxisome biogenesis, photorespiration

Author for correspondence: Makoto Hayashi, National Institute for Basic Biology, Okazaki 444-8585, Japan. e-mail makoto@nibb.ac.jp

はじめに

ペルオキシソームは、真核細胞に普遍的に存在するオルガネラである。直径は $0.5 \mu\text{m}$ 程度、一重の単位膜で囲まれたほぼ球状の構造体で、 H_2O_2 を生成する酸化酵素および発生した H_2O_2 を水に還元するカタラーゼを含む。高等植物の場合、細胞の種類、細胞分化の状態などによってペルオキシソームの生理機能が大きく異なる。そのため、機能の違いによって、ペルオキシソームをさらにグリオキシソーム、緑葉ペルオキシソームなどに細分して呼ぶこともある(Beevers 1979)。それぞれのペルオキシソームは異なる生理機能を担っており、機能に応じて異なる酵素群を含んでいる(Nishimura et al. 1996)。グリオキシソームは、脂肪酸 β 酸化およびグリオキシル酸回路の諸酵素をもつペルオキシソームである。主に

脂肪性種子植物の黄化子葉や胚乳、および老化した組織に存在し、貯蔵脂肪などからショ糖を生成する上で重要な役割を担っている。一方、緑葉ペルオキシソームはグリコール酸経路の諸酵素をもつ。緑化子葉や本葉など光合成器官の細胞に存在し、葉緑体、ミトコンドリアと協調して光呼吸を行っている。

ペルオキシソームタンパク質の輸送シグナル

ペルオキシソームは独自の遺伝情報を持たない。そのため、脂肪酸 β 酸化およびグリオキシル酸回路やグリコール酸経路の諸酵素をはじめ、すべてのペルオキシソームタンパク質は核ゲノムにコードされており、細胞質の遊離ポリソームで翻訳された後に、ペルオキシソーム内へと輸送される。タンパク質の細胞内輸送という観

点から見た場合、ペルオキシソームタンパク質の大部分はPTS1型タンパク質とPTS2型タンパク質のどちらかに分類することができる。

PTS1型タンパク質は、翻訳の際に成熟タンパク質と同じ分子量のポリペプチドとして合成される。このタイプのペルオキシソームタンパク質は、カルボキシ末端が特定の組み合わせからなる3つのアミノ酸配列で終わっている。このトリペプチドはペルオキシソームタンパク質の輸送シグナルとして機能するため、PTS1 (peroxisome targeting signal 1) と呼ばれる (Hayashi et al. 1996, Trelease et al. 1996)。PTS1として認識されるトリペプチド配列の組み合わせは、[アラニン/システイン/セリン/プロリン]–[アルギニン/ヒスチジン/リジン]–[イソロイシン/メチオニン/ロイシン]である (Hayashi et al. 1997)。3番目のアミノ酸はタンパク質のカルボキシ末端でなければならない。一方、PTS2型タンパク質は、翻訳の際に延長ペプチドを持つ高分子量前駆体型タンパク質として合成される。カルボキシ末端にはPTS1がない。細胞嚢質で翻訳された高分子量前駆体は、ペルオキシソームへ輸送された後に延長ペプチドが切断されて成熟型タンパク質となる。延長ペプチドの切断は、ペルオキシソーム内に存在する DEG15 プロテアーゼが行っている (Schumann et al. 2008)。延長ペプチドには、タンパク質輸送シグナルとして機能するアミノ酸配列が存在する。これをPTS2と呼ぶ。PTS2のアミノ酸配列は、[アルギニン]–[アラニン/イソロイシン/グルタミン/ロイシン]–任意の5アミノ酸–[ヒスチジン]–[イソロイシン/フェニルアラニン/ロイシン]である (Kato et al. 1996, Kato et al. 1998)。脂肪酸β酸化の短鎖アシル-CoA 酸化酵素や多頭酵素をはじめ、グリオキシル酸回路のイソクエン酸リアーゼやリンゴ酸合成酵素、グリコール酸経路のグリコール酸酸化酵素、ヒドロキシピルビン酸還元酵素など多くのペルオキシソームタンパク質はPTS1型タンパク質である。一方、PTS2型タンパク質には、脂肪酸β酸化の長鎖アシル-CoA 酸化酵素、3-ケトアシル-CoA チオラーゼやグリオキシル酸回路のリンゴ酸脱水素酵素、クエン酸合成酵素などが知られている。カタラーゼは PTS1 に似た例外的な輸送シグナルを持っている (Kamigaki et al. 2003, Oshima et al. 2008)。

PTS1 配列やPTS2を含む延長ペプチド配列は、それ自体がペルオキシソームへのタンパク質輸送を決定する上で必要かつ十分な輸送シグナルとして機能してい

図1 シロイヌナズナ変異体の根における GFP-PTS1 の細胞内局在性。A: GFP-PTS1 を発現する野生型シロイヌナズナ形質転換体の蛍光顕微鏡像。B: *PEX10* 遺伝子発現抑制変異体。C: *PEX16* 遺伝子発現抑制株。D: *amp1* 変異体。バーはいずれも 10 μ m。

る。そのため、PTS1 や PTS2 を付加することで本来細胞嚢質に局在するタンパク質を人為的にペルオキシソームに局在させることができる。図1Aは、オワンクラゲの緑色蛍光タンパク質 GFP のカルボキシ末端に PTS1 を付加した融合タンパク質 GFP-PTS1 を発現する形質転換シロイヌナズナの蛍光顕微鏡像である。緑色蛍光を放つ小さな点ひとつひとつがペルオキシソームである。GFP-PTS1 を用いることで、生きた植物細胞内のペルオキシソームをリアルタイムで観察することが可能になった (Mano et al. 2002)。

植物ペルオキシソームの多様な機能

シロイヌナズナの全ゲノム配列が決定されたことで、PTS1 や PTS2 を持つタンパク質を検索することが可能になった。実際に検索してみると、PTS1 型タンパク質が182個、PTS2 型タンパク質が74個存在していた (Kamada et al. 2003)。これらのうち多くのタンパク質は、まだ機能が明らかになっていない。そこで、これらの遺伝子についてトランスクリプトーム解析を行った。その結果、根、子葉や本葉のペルオキシソームには、それぞれに特異的に存在する機能未知のタンパク質が含まれることが示唆された。植物ペルオキシソームは、従来知られているよりもさら複雑に機能分化しているわけである。これらの

未知ペルオキシソーム機能のうち、根のペルオキシソームについては、ポリアミン代謝を行うことが明らかになった(Kamada-Nobusada et al. 2008). 一方、ペルオキシソーム膜タンパク質などの明確なペルオキシソーム輸送シグナルを持たないタンパク質についても、単離ペルオキシソームのプロテオーム解析による検索が進められている。こうした研究からは、新規のアデニンヌクレオチドキャリアなどが同定されており、ペルオキシソームと細胞礎質との間の物質のやりとりが明らかになりつつある(Arai et al. 2008a, Arai et al 2008b). これらの知見は、植物ペルオキシソームが脂質分解や光呼吸以外にもさら

に多様な機能を果たしていることを示唆している。実際、花序形成、分岐アミノ酸の分解、ジャスモン酸の合成、菌感染に対する抵抗性、光形態形成、種子形成などさまざまな生命現象に関係する変異体の原因遺伝子がペルオキシソームタンパク質をコードしている例が報告されている(Richmond and Bleecker 1999, Zolman et al, 2001, Sanders et al. 2000, Stintzi and Browse 2000, Lipka et al. 2005, Hu et al. 2002, Lin et al. 1999). 植物の生存戦略にとって、ペルオキシソームは従来知られていたよりもずっと重要なオルガネラであると言えよう。今後の研究の進展が期待される。

表1 シロイヌナズナで同定されている
ペルオキシソームの制御遺伝子

遺伝子名	遺伝子番号
1) タンパク質の輸送	
<i>PEX1</i>	At5g08470
<i>PEX2</i>	At1g79810
<i>PEX4</i>	At5g25760
<i>PEX5</i>	At5g56290
<i>PEX6</i>	At1g03000
<i>PEX7</i>	At1g29260
<i>PEX10</i>	At2g26350
<i>PEX12</i>	At3g04460
<i>PEX13</i>	At3g07560
<i>PEX14</i>	At5g62810
<i>PEX22</i>	At3g21865
2) ペルオキシソームの形成	
<i>PEX3-1</i>	At1g48640
<i>PEX3-2</i>	At3g18160
<i>PEX11a</i>	At1g47750
<i>PEX11b</i>	At3g47430
<i>PEX11c</i>	At1g01820
<i>PEX11d</i>	At2g45740
<i>PEX11e</i>	At3g61070
<i>PEX16</i>	At2g45690
<i>PEX19-1</i>	At3g03490
<i>PEX19-2</i>	At5g17550
<i>PEX22</i>	At3g21865
<i>DRP3A</i>	At4g33650

ペルオキシソームの形成因子

最近十数年のあいだに、植物ペルオキシソームの形成や維持に必須な遺伝子が多数単離されている(表1). これらの多くは、*PEX* 遺伝子と総称されるほ乳類や酵母などさまざまな生物に共通に存在する遺伝子である(Hayashi and Nishimura 2006). これらの遺伝子にコードされているタンパク質をペルオキシシンと呼ぶ。さまざまな生物種から30種を超える *PEX* 遺伝子が同定されているが、シロイヌナズナでは15種類21個の *PEX* 遺伝子の存在が確認されている(Nito et al. 2007). これらの *PEX* 遺伝子は、ペルオキシソームタンパク質の細胞内輸送に関わるものとペルオキシソームの生合成を制御する遺伝子の2種類に大別することができる。

PEX10 など前者に属する遺伝子が異常になると、ペルオキシソームタンパク質の細胞内輸送活性が失われる。図1Bは、RNA干渉法を用いて作成した *PEX10* 遺伝子発現抑制株における GFP-PTS1 の局在を調べたものである。*PEX10* 遺伝子の異常により、GFP-PTS1 がペルオキシソーム輸送されなくなり、細胞礎質に異常蓄積していることが分かる。図2は、*PEX* 遺伝子による植物ペルオキシソームタンパク質の輸送機構を示したものである。ペルオキシソームタンパク質輸送の初期過程では *PEX5*, *PEX7*, *PEX13* と *PEX14* が重要な役割を果たしている(Hayashi et al. 2000, Kragler et al. 1998, Mano et al. 2006, Nito et al. 2002). *PEX5* は PTS1 と結合活性を有し、PTS1 型タンパク質レセプターとして機能している。一方、*PEX7* は PTS2 型タンパク質レセプターとして機能する。これら2つのポリペプチドは互いに結合し、PTS1-PTS2 レセプター複合体として細胞礎質に存在している。この複合体は、細胞礎質で新規に翻訳された

図2 ペルオキシソームタンパク質輸送を制御する *PEX* 遺伝子群.

PTS1 型タンパク質や PTS2 型タンパク質を捕捉し、その後ペルオキシソーム膜へと引き寄せられる。その時の原動力となるのが *PEX5* とペルオキシソーム膜タンパク質である *PEX14* との結合活性である。*PEX7* は *PEX14* と結合しない。このことから、*PEX5* は PTS1 型タンパク質と PTS2 型タンパク質の両方の輸送に関与するのに対し、*PEX7* は PTS2 型タンパク質の輸送にしか関与しないと考えられる。実際、*PEX5* 遺伝子発現抑制株では PTS1 型タンパク質と PTS2 型タンパク質のどちらの輸送活性も欠損するが、*PEX7* 遺伝子発現抑制株では PTS2 型タンパク質の輸送活性のみ欠損することが実験的に示されている (Hayashi et al. 2005)。ただし、このようなレセプター依存性は生物種によって異なる。たとえば酵母 *S. cerevisiae* では *PEX5* と *PEX7* が別々のタンパク質として存在し、PTS1 型タンパク質と PTS2 型タンパク質の輸送経路が完全に独立している (Schrader and Fahimi 2008)。ペルオキシソーム膜に引き寄せられた複合体は、ペルオキシソームタンパク質をペルオキシソーム内へと放出する。ペルオキシソームタンパク質は、オリゴマー構造などの立体構造を保ったまま膜透過するという他のオルガネラには見られない特徴がある (Kato et al. 1999)。RING フィンガードメインを持つ *PEX2*、*PEX10*、*PEX12* もこのような特徴を支える膜透過装置の一部として働いているという説 (Platta and Erdmann 2007) もあるが、その機能はまだはっきりしていない。

ほ乳類や酵母の *PEX5* は、ペルオキシソームタンパク質を放出した後にモノユビキチン化され、ふたたび細胞壁へとリサイクルされることが明らかになっている (Platta and Erdmann 2007)。レセプターのモノユビキチン化とそれに続くリサイクリングには、ユビキチン E2 酵素で

ある *PEX4* や AAA-ATPase である *PEX1* および *PEX6* などが関与する。これらの遺伝子に変異が生じたシロイヌナズナ変異体でも PTS1 型タンパク質と PTS2 型タンパク質のどちらもペルオキシソームへ輸送されなくなることから、植物細胞でもレセプターのモノユビキチン化とリサイクリングが起きているものと考えられる (Nito et al. 2007)。

PEX3、*PEX11*、*PEX16*、*PEX19* や *DRP3A* は、ペルオキシソームの生合成に関与している (Lingard and Trelease 2006, Mano et al. 2004, Nito et al. 2007, Orth et al. 2007)。これらのうちで *PEX3*、*PEX16* と *PEX19* は、ペルオキシソーム膜タンパク質の輸送を行っていると考えられている。図 1C は、*PEX16* 遺伝子発現抑制株のペルオキシソームを示している。野生型植物のペルオキシソームは直径約 $0.5 \mu\text{m}$ ほどの球状である (図 1A) のに対し、この変異体のペルオキシソームは大きいものでは直径が $10 \mu\text{m}$ を越える。大きなペルオキシソームはその内部に複数の小胞様の構造体を含んでいる。また、細胞あたりのペルオキシソームの数も減少する。このようなペルオキシソームの形態異常は、ペルオキシソーム膜形成が異常になったために生じると考えられる。*PEX11* と *DRP3A* は、ペルオキシソームの分裂を制御している。図 1D は、*DRP3A* 遺伝子に変異を持つ *amp1* 変異体のペルオキシソームを示している。*DRP3A* 遺伝子は、ペルオキシソームとミトコンドリアの両方の分裂に関与するダイナミンをコードしている。ダイナミンは、分裂部位にリング状に集まり、ペルオキシソームを2つにくび切ると考えられる。*DRP3A* 遺伝子を欠損するとペルオキシソームが分裂できなくなり、細長く変形してしまう。このように、この十年ほどの間にペルオキシソームタンパク質の輸送やペルオキシソームの生合成を制御する遺伝子が多数単離されてきたが、これらの遺伝子の機能に関してはまだ断片的な知識しか得られていない。今後、これらの遺伝子の詳細な機能が解明されることで、植物細胞におけるペルオキシソームの維持管理機構を明らかにできるものと期待される。

謝辞

本研究は基礎生物学研究所・高次細胞機構研究部門で行ったものである。真野昌二助教、二藤和昌博士、信定 (鎌田) 知江博士、新井祐子博士、神垣あかね博士、八木美奈さんをはじめ、研究の推進やさまざまな助言をいただいた研究室のすべてのメンバーにこの場を

借りてお礼申し上げます。

引用文献

- Arai, Y., Hayashi, M. and Nishimura, M. (2008a) Proteomic analysis of highly purified peroxisomes from etiolated soybean cotyledons. *Plant Cell Physiol.* 49: 526-539.
- Arai, Y., Hayashi, M. and Nishimura, M. (2008b) Proteomic identification and characterization of a novel peroxisomal adenine nucleotide transporter supplying ATP for fatty acid β -oxidation. *Plant Cell*. in press.
- Beevers, H. (1979). Microbodies in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 30: 159-193.
- Hayashi, M., Aoki, M., Kato, A., Kondo, M. and Nishimura, M. (1996) Transport of chimeric proteins that contain a carboxy-terminal targeting signal into plant microbodies. *Plant J.* 10: 225-234.
- Hayashi, M., Aoki, M., Kondo, M. and Nishimura, M. (1997) Changes in targeting efficiencies of proteins to plant microbodies caused by amino acid substitutions in the carboxy-terminal tripeptide. *Plant Cell Physiol.* 38: 759-768.
- Hayashi, M., Nito, K., Toriyama-Kato, K., Kondo, M., Yamaya, T. and Nishimura, M. (2000) *AtPex14p* maintains peroxisomal functions by determining protein targeting to three kinds of plant peroxisomes. *EMBO J.* 19: 5701-5710.
- Hayashi, M. and Nishimura, M. (2006) *Arabidopsis thaliana* - A Model Organism to Study Plant Peroxisomes. *Biochim. Biophys. Acta, Mol. Cell Res.* 1763: 1382-1391
- Hayashi, M., Yagi, M., Nito, K., Kamada, T. and Nishimura, M. (2005) Differential contribution of two peroxisomal protein receptors to the maintenance of peroxisomal functions in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 280: 14829-14835.
- Hu, J. P., Aguirre, M., Peto, C., Alonso, J., Ecker, J., and Chory, J. (2002) A role for peroxisomes in photomorphogenesis and development of *Arabidopsis*. *Science* 297: 405-409.
- Kamada, T., Nito, K., Hayashi, H., Mano, S., Hayashi, M. and Nishimura, M. (2003) Functional differentiation of peroxisomes revealed by expression profiles of peroxisomal genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 44: 1275-1289.
- Kamada-Nobusada, T., Hayashi, M., Fukazawa, M., Sakakibara, H. and Nishimura, M. (2008) A putative peroxisomal polyamine oxidase, *AtPAO4*, is involved in the polyamine catabolism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 49: 1272-1282.
- Kamigaki, A., Mano, S., Terauchi, K., Nishi, Y., Tachibe-Kinoshita, Y., Nito, K., Hayashi, M., Nishimura, M. and Esaka, M. (2003) Identification of peroxisomal targeting signal of pumpkin catalase and the binding analysis with PTS1 receptor. *Plant J* 33: 161-175.
- Kato, A., Hayashi, M. and Nishimura M. (1999) Oligomeric proteins containing N-terminal targeting signals are imported into peroxisomes in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 40: 586-591.
- Kato, A., Hayashi, M., Takeuchi, Y. and Nishimura, M. (1996) cDNA cloning and expression of a gene for 3-ketoacyl-CoA thiolase in pumpkin cotyledons. *Plant Mol. Biol.* 31: 843-852.
- Kato, A., Takeda-Yoshikawa, Y., Hayashi, M., Kondo, M., Hara-Nishimura, I. and Nishimura, M. (1998) Glyoxysomal malate dehydrogenase in pumpkin: cloning of a cDNA and functional analyses of its presequence. *Plant Cell Physiol.* 39: 186-195.
- Kragler, F., Lametschwandtner, G., Christmann, J., Hartig, A., and Harada, J.J. (1998) Identification and analysis of the plant peroxisomal targeting signal 1 receptor NtPEX5. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 13336-13341.
- Lin, Y., Sun, L., Nguyen, L. V., Rachubinski, R. A., and Goodman, H. M. (1999). The pex16p homolog SSE1 and storage organelle formation in *Arabidopsis* seeds. *Science* 284: 328-330.
- Lingard, M. J., and Trelease, R. N. (2006). Five *Arabidopsis* peroxin 11 homologs individually promote peroxisome elongation, duplication or aggregation. *J. Cell Sci.* 119: 1961-1972.
- Lipka, V., Dittgen, J., Bednarek, P., Bhat, R., Wiermer, M., Stein, M., Landtag, J., Brandt, W., Rosahl, S., Scheel, D., Llorente, F., Molina, A., Parker, J., Somerville, S., and Schulze-Lefert, P. (2005) Pre- and postinvasion defenses both contribute to nonhost resistance in *Arabidopsis*. *Science* 310: 1180-1183.
- Mano, S., Nakamori, C., Hayashi, M., Kato, A., Kondo, M. and Nishimura, M. (2002) Distribution and characterization of peroxisomes in *Arabidopsis* by visualization with GFP: dynamic morphology and actin-dependent movement. *Plant Cell Physiol.* 43: 331-341.
- Mano, S., Nakamori, C., Kondo, M., Hayashi, M. and Nishimura, M. (2004) An *Arabidopsis* dynamin-related protein, *DRP3A*, controls both peroxisomal and mitochondrial division. *Plant J.* 38: 487-498.
- Mano, M., Nakamori, C., Nito, K., Kondo, M., and Nishimura, M. (2006). The *Arabidopsis pex12* and *pex13* mutants are defective in both PTS1- and PTS2-dependent transport to peroxisomes. *Plant J.* 47: 604-618.
- Nishimura, M., Hayashi, M., Kato, A., Yamaguchi, K. and Mano, S. (1996) Functional transformation of microbodies in higher plant cells. *Cell Struct. Funct.* 21: 387-393.
- Nito, K., Hayashi, M. and Nishimura, M. (2002) Direct interaction and determination of binding domains among peroxisomal import factors in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 43, 355-366
- Nito, K., Kamigaki, A., Kondo, M., Hayashi, M. and Nishimura, M. (2007) Functional classification of *Arabidopsis* peroxisome biogenesis factors proposed from analyses of knockdown mutants. *Plant Cell Physiol.*, 48: 763-774.
- Orth, T., Reumann, S., Zhang, X. C., Fan, J. L., Wenzel, D., Quan, S., and Hu, J. P. (2007). The PEROXIN11 protein family controls peroxisome

- proliferation in Arabidopsis. *Plant Cell* 19: 333-350.
- Oshima, Y., Kamigaki, A., Nakamori, C., Mano, S., Hayashi, M., Nishimura, M. and Esaka, M. (2008) Plant catalase is imported into peroxisome by Pex5p but distinct from typical PTS1 import. *Plant Cell Physiol.* 49: 671-677.
- Platta, H.W. and Erdmann, R (2007) Peroxisomal dynamics. *Trend. Cell Biol.* 17: 474-484.
- Richmond, T. A., and Bleecker, A. B. (1999). A defect in β -oxidation causes abnormal inflorescence development in Arabidopsis. *Plant Cell* 11: 1911-1923.
- Sanders, P. M., Lee, P. Y., Biesgen, C., Boone, J. D., Beals, T. P., Weiler, E. W., and Goldberg, R. B. (2000). The Arabidopsis DELAYED DEHISCENCE1 gene encodes an enzyme in the jasmonic acid synthesis pathway. *Plant Cell* 12: 1041-1061.
- Schrader, M. and Fahimi, H.D. (2008) The peroxisome: still a mysterious organelle. *Histochem. Cell Biol.* 129: 421-440.
- Schuhmann, H., Huesgen, P.F., Gietl, C. and Adamska, I. (2008) The DEG15 Serine Protease Cleaves Peroxisomal Targeting Signal 2-Containing Proteins in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 148: 1847-1856.
- Stintzi, A., and Browse, J. (2000). The Arabidopsis male-sterile mutant, *opr3*, lacks the 12-oxophytodienoic acid reductase required for jasmonate synthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 10625-10630.
- Trelease, R. N., Lee, M. S., Banjoko, A., and Bunkelmann, J. (1996). C-terminal polypeptides are necessary and sufficient for in vivo targeting of transiently-expressed proteins to peroxisomes in suspension-cultured plant cells. *Protoplasma* 195: 156-167.
- Zolman, B. K., MonroeAugustus, M., Thompson, B., Hawes, J. W., Krukenberg, K. A., Matsuda, S. P. T., and Bartel, B. (2001). *chyl*, an Arabidopsis mutant with impaired β -oxidation, is defective in a peroxisomal β -hydroxyisobutyryl-CoA hydrolase. *J Biol. Chem.* 276: 31037-31046.