

油菜 子葉의 Microbody 機能 發達에 미치는 빛의 影響

皮文子 · 權德基 · 洪英男

(서울대학교 自然科學大學 植物學科)

Effect of Light on Development of Microbody Functions in the Cotyledons of Rape (*Brassica napus* L.) Seedlings

Pee, Moon Ja, Duck-Kee Kwon and Young-Nam Hong

(Department of Botany, Seoul National University, Seoul)

ABSTRACT

The changes in activities of glyoxysomal and peroxisomal enzymes during the transition from fat degradation to photosynthesis were investigated with the cotyledons of rape (*Brassica napus* L.) seedlings. The development and disappearance of glyoxysomal enzyme (isocitrate lyase, EC 4.1.3.1; malate dehydrogenase, EC 1.1.1.37; catalase, EC 1.11.1.6) activities took place independently of light. It is concluded that the mobilization of storage fat is independent of photomorphogenesis. During early periods of development in the dark or light (days 1 through 3), the glyoxysomal enzyme activities were relatively high and the enzyme activities rose to a peak at 3rd day after sowing. Thereafter, the activities decreased gradually. While glyoxysomal enzyme activities were dropping, the peroxisomal enzyme (glycolate oxidase, EC 1.1.3.1) activities were increasing rapidly during the transition period in the light. Moreover, the changes of enzyme activities of the common microbody marker, catalase, indicated both functional patterns. The enzyme patterns in rape cotyledons indicate that the glyoxysomal function of microbodies is replaced by the peroxisomal function of these organelles during the transition from fat degradation to photosynthesis.

緒 論

Microbody는 植物界에 널리 存在할 뿐 아니라 식물체의 여러 組織에서 발견되었다(Mollenhauer *et al.*, 1966; Newcomb and Frederick, 1971). 특히 고등식물의 microbody는 동
本 研究는 1980年度 文敎部學術研究助成費支授에 依한 것임.

물과는 달리 조직의 기능에 따라 分化되어 있다(Beevers, 1979; Tolbert, 1981).

油菜나 이와 類似한 脂肪을 含有하고 있는 種子들은 발아후 幼植物의 초기 발생중 대사에 필요한 에너지源으로서 triacyl glycerol을 이용하는데, 이를 위한 脂肪分解酵素(β -oxidation과 glyoxylate cycle에 関여하는 효소)들은 子葉의 microbody에 위치하고 있어 이곳에서 脂肪分解가 일어난다. Microbody의 이러한 기능을 glyoxysome기능이라고 한다(Breidenbach and Beevers, 1967; Breidenbach *et al.*, 1968).

또한 일의 microbody는 glycolate대사에 関여하는 酵素들을 포함하여 광호흡의 기능을 담당하는 peroxisome의 기능을 갖고 있다(Tolbert *et al.*, 1968, 1969).

더우기 脂肪을 함유하는 쌍자엽 식물의 초기 발생중 자엽의 microbody는 형태는 같지만 기능적으로 分化되어 있어 glyoxysome과 peroxisome기능을 모두 나타내므로 이를 대상으로 microbody기능에 대한 연구가 많이 이루어지고 있다(Trelease *et al.*, 1971; Gerhardt, 1973; Bajracharya and Schopfer, 1979). 이 기능을 이해하기 위해서는 빛에 의한 glyoxysome과 peroxisome의 기능様相變化를 조사하여야 하며 이는 발생중 marker 효소들의 活性様相變化로써 알아낼 수 있다. 일반적으로 peroxisome기능의 효소들은 그 活性이 빛에 의하여 유도되는 반면, glyoxysome기능의 효소들은 저하됨이 밝혀짐으로써 빛이 microbody의 기능전환을 조절하는 주요한 요인으로서 생각되어졌다(Gruber, *et al.*, 1970; Kagawa and Beevers, 1975). 그리고 이러한 빛의 조절작용은 phytochrome에 의해서 일어난다고 보고되었다(Schopfer, *et al.*, 1976). 그러나 이에 대한 조절기작은 아직 밝혀지지 않았을 뿐 아니라 빛이 없어도 peroxisome기능의 효소활성이 증가하는 예외의 경우가 헤바타기의 자엽에서 관찰된 바 있어(Gerhardt, 1973), microbody기능전환의 조절요인이나 그 기작은 아직 확실치 않은 상태이다.

본 연구는 일차적으로 발아중 유채자엽의 microbody marker 효소들의 活性變化와 이에 미치는 빛의 영향을 조사하므로써 이를 통하여 microbody의 기능을 알아보고자 하였다.

材料 및 方法

種子の 處理. 본 연구에 사용된 油菜(*Brassica napus* L.)는 농촌 진흥청 목포지장에서 분양받은 유달품종으로 1% sodium hypochlorite 용액에 20分間 담그어 표면살균한 후 증류수로 적신 여과지 위에 파종하여 발아시켰으며, 생육온도는 $25 \pm 2^\circ\text{C}$ 였고 광처리시에는 형광등을 사용하여 7,000 lux의 빛을 지속적으로 조사하였다.

幼植物의 生長 및 chlorophyll, carotenoid 含量測定. 生體量은 50 쌍의 자엽을 채취한 직후 측정하였고, 乾量은 80°C 에서 24시간 건조시킨 후 측정하였다. 下胚軸 및 뿌리의 길이는 방안지 위에서 측정하였다. Chlorophyll 함량은 자엽 1쌍당 0.2 ml의 80% acetone을 사용하여 추출한 후 663 nm와 645 nm에서 흡광도를 측정하여 Holden (1965)의 方法으로 환산하였다.

Carotenoid 함량은 上記의 方法으로 얻은 용액의 흡광도를 480 nm에서 측정하여 相對 carotenoid 量으로 나타내었다.

酵素溶液의 製造. Isocitrate lyase (ICL; EC 4.1.3.1)와 glycolate oxidase (GO; EC 1.1.3.1)의 活性測定을 위해서는 100 쌍의 子葉을, catalase (CAT; EC 1.11.1.6)와 malate

dehydrogenase (MDH; EC 1.1.1.37)를 위해서는 40 쌍의 子葉을 잘라 5 ml의 0.07 M potassium phosphate 완충용액 (pH 8.0)에 넣고 1 g의 석영사와 함께 5分間 마쇄하였다. 磨碎된 용액을 27,000 g에서 20分間 원심분리하고 上澄液을 Sephadex G-25 column (1.2×4.0 cm)에 통과시킨 후 酵素活性測定에 사용하였다.

酵素的 活性測定. Isocitrate lyase의 活性은 Bajracharya(1974)의 方法에 따라 glyoxylate-phenylhydrazine complex의 生成量을 334 nm에서 흡광도 증가로 측정하였고, 물 흡광계수 $13.43 \times 10^3 \text{cm}^{-1} \text{M}^{-1}$ (Hock, 1969)로부터 算出하였다. Glycolate oxidase의 活性은 2.5 ml의 0.1 M potassium phosphate 완충용액 (pH 8.0)과 0.1 ml의 효소추출액을 넣고 5分間 30°C에서 incubation시킨 후 KOH로 적정한 0.04 M glycolate 용액 0.5 ml를 넣어, 반응용액내에서 일어나는 O₂의 양적변화물 Biological oxygen monitor (YSI Model 53)를 이용하여 측정하였고, 30°C에서의 물에 대한 O₂의 포화 용해량 7.6 mgO₂/l로부터 산출하였다.

Catalase의 活性은 Chance and Maehly (1955)의 方法을 따라 H₂O₂의 소모량을 240 nm에서 측정하였고, 물 흡광계수 $0.44 \times 10^2 \text{cm}^{-1} \text{M}^{-1}$ (Chance and Maehly, 1955)로부터 산출하였다. Malate dehydrogenase의 活性은 Ochoa (1955)의 方法을 수정하여 NADH의 分解量을 340 nm에서 측정한 후 NADH의 물 흡광계수 $6.22 \times 10^3 \text{cm}^{-1} \text{M}^{-1}$ (Choinski and Trelease, 1978)로부터 算出하였다.

酵素學的 基礎實驗. 生理實驗에서 주어진 조건에 따른 효소학적 기초자료는 근본적으로 차이가 있어서는 안된다. 그러므로 이를 확인하고 또한 효소활성측정의 최적조건을 결정하기 위하여 각 酵素의 최적 pH, Km 값, linearity, stability를 조사하였다. 그리고 효소활성에 직접적으로 미치는 빛의 영향을 알아 보코자 mixing experiment를 통하여 저해물질이나 촉진물질의 존재여부를 조사하였으며, 그 결과는 다음과 같다(Kwon, 1982; Pee, 1982).

1. 최적 pH는 ICL의 경우 6.9, GO의 경우 8.0, CAT의 경우 6.6~9.0, 그리고 MDH의 경우 7.8을 나타내었다.
2. Km 값은 ICL은 $2.2 \times 10^{-3} \text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$, GO는 $4.5 \times 10^{-4} \text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$, CAT는 $1.1 \times 10^{-1} \text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$, MDH는 $3.7 \times 10^{-4} \text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ 이었다.
3. Linearity는 ICL은 효소용액 50 μl 까지, GO는 300 μl 까지, CAT는 100 μl 까지, MDH는 100 μl 까지 나타내었다.
4. 각 酵素 모두 抽出 후 6시간 이상 그 活性이 安定하였다.
5. Mixing experiment 결과 효소추출액 내에는 저해물질이나 촉진물질이 없음을 알 수 있었다.

이상의 모든 결과는 暗處理와 光處理한 것 사이에 차이점이 없이 동일하였다.

結果 및 考察

油菜幼植物의 발생 및 생장. 발아중 유식물의 발생과 생장을 알아보기 위하여 자엽의 생체량 및 乾量, 下胚軸과 뿌리의 길이, 그리고 엽록소 및 carotenoid 색소의 함량을 조사하였고(Fig. 1 a~d), 아울러 암처리구와 광처리구간을 비교하였다. 암처리구와 광처리구간을 비교할 때 발아율은 아무런 차이가 없었으며 광처리한 자엽의 생체량은 계속 증가하여 파종후 6일째에는 처음의 약 3배가량 되었으나, 암처리한 것은 2일까지 약간 증가하다가 그 이

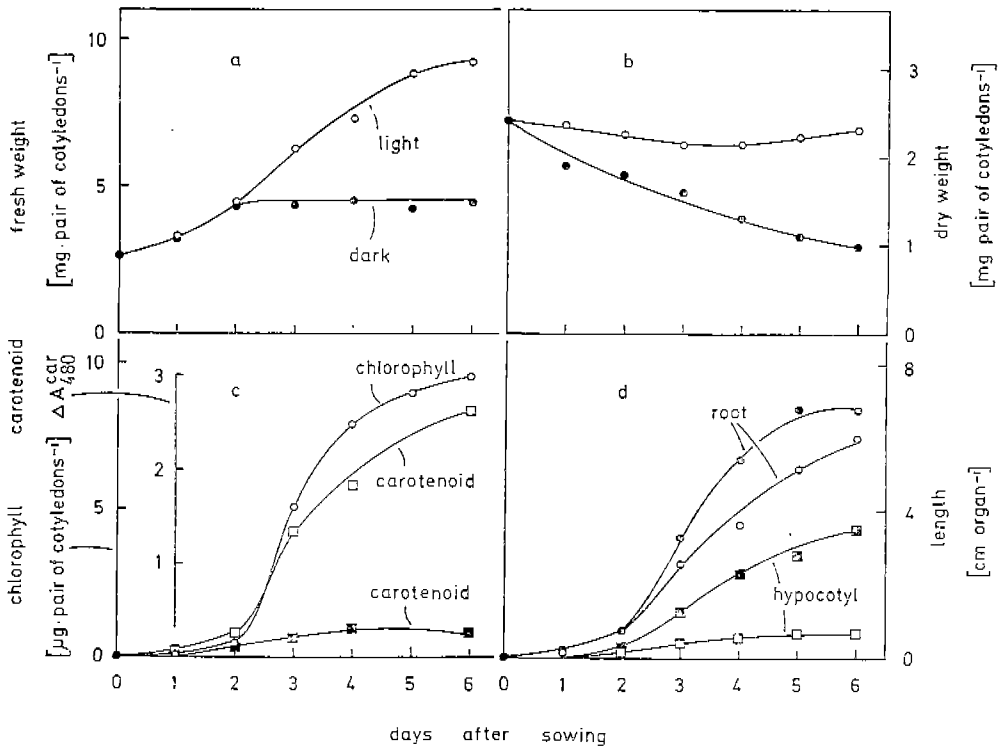


Fig. 1. a-d Growth and development of germinating rape seedlings. Effect of age on the development of hypocotyl, root length and cotyledon fresh weight, dry weight, chlorophyll content and carotenoid content in dark (●, ■) and white light (○, □) grown rape seedlings.

후에는 증가하지 않았다. 이와는 반대로 자엽의 乾重은 암처리외의 경우에 파종후 계속 감소하여 6일에는 처음의 질반도 나타내지 못하였고, 광처리의 경우는 큰 변화를 보이지 않고 있었다. 뿌리의 길이는 두 구간사이에 큰 차이점을 보이지 않고 계속 증가하여 파종후 6일에는 6 cm 이상 자랐다. 그러나 下胚軸은 빛에 의하여 그 생장이 저해되는 일반적인 현상을 나타내었다. 광처리한 자엽의 엽록소 및 carotenoid 함량은 파종후 2일째부터 급격히 증가한 후 6일까지 지속적으로 증가하였으나 암처리외의 경우에는 carotenoid 만이 미량으로 존재하였다. 이상에서 보는 바와 같이 발아후 유채 유식물은 2일째부터 빛에 의하여 뚜렷한 형태적 변화를 나타내었다. 이는 幼植物이 빛과는 독립적으로 대사하는, 즉 다각 영양체적인 대사가 광합성에 의해 2일째부터는 자가영양체적 대사로 전환하는 사실에 기인한다고 생각된다. 이러한 현상은 오이(Becker *et al.*, 1978)나 겨자(Hong and Schopfer, 1981) 등에서도 보고되었다. 특히 지방을 함유하고 있는 쌍자엽식물의 子葉에서는 microbody의 기능과 밀접한 연관성을 찾아 볼 수 있다.

발아중 microbody 효소활성의 변화와 이에 미치는 빛의 영향. 발아중 식물체의 microbody 효소들의 활성변화는 그 효소들이 위치하고 있는 microbody의 기능, 그리고 그들이 관여

하는 대사과정과 밀접한 관계가 있다.

그러므로 油菜種子的 발아중 광처리와 암처리한 子葉에서의 ICL, MDH, CAT, 그리고 GO의 活性變化를 조사 비교함으로써 그들이 관여하는 대사과정과 microbody의 기능 및 이에 미치는 빛의 영향을 알아보기 위하여 파종후 6일까지 각효소의 活性變化를 조사하였다.

脂肪分解에 관여하는 ICL의 活性은 파종후 1일째부터 급격히 증가하여 2일과 3일사이에서 극대에 도달하였다가 6일까지 점차 감소하는 현상을 보였다(Fig. 2). 이는 種子內에 지방을 함유하고 있는 유체에서 발아 초기에 에너지공급을 위해 저장지방이 분해되어 gluconeogenesis가 일어나는 것과 일치된다고 할 수 있다(Breidenbach, 1976). 이러한 현상은 種子內에 지방을 함유하는 다른 식물들에서도 관찰된다(Carpenter and Beevers, 1959; Hock, 1970). 한편 2일째부터는 광처리한 자엽이 암처리한 자연보다 효소활성이 낮음을 볼 수 있었다.

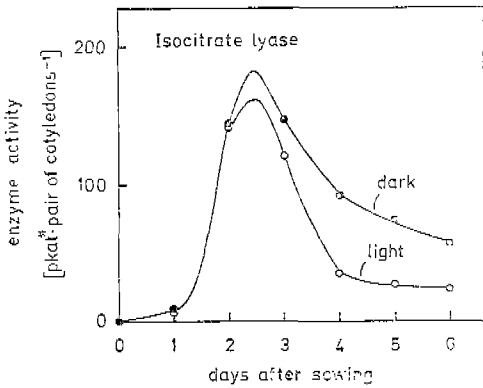


Fig. 2. Time course of isocitrate lyase activity in the cotyledons of dark (●) and white light (○) grown rape seedlings.

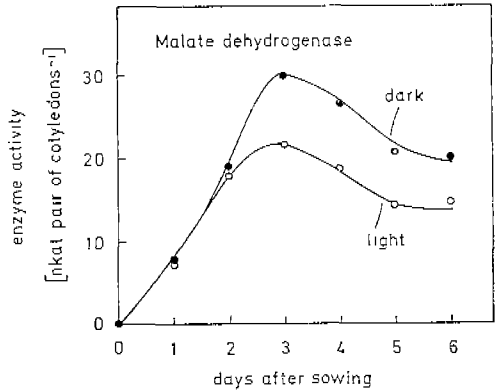


Fig. 3. Time course of malate dehydrogenase activity in the cotyledons of dark (●) and white light (○) grown rape seedlings.

Malate dehydrogenase는 발아초기에는 그 活性의 대부분이 子葉 microbody에 존재한다(Schnarrenberger *et al.*, 1971). Glyoxysome에서는 glyoxylate cycle에 관여하며(Mettler and Beevers, 1980), peroxisome에서는 glycerate pathway에 필요한 NAD와 NADH를 제공하는 기능을 가진다고 알려져 있다(Tolbert, 1981). 유체자엽의 MDH 活性은 Fig. 3에 시와 같이 광처리한 자엽과 암처리한 자엽에서 모두 파종후 3일째에 극대를 나타내었고, 그후 6일까지 점차 감소하였다. 이 또한 ICL과 마찬가지로 빛에 의해 그 活性이 감소함을 보여 주었다. 이는 빛에 의해 생성되는 광합성 산물의 feedback inhibition 결과 glyoxysome marker 효소들의 순환성이 억제되기 때문인 것으로 사료된다(Hock, 1969).

이와 같은 앞의 두 효소들의 활성변화는 glyoxysome기능의 대표적인 樣相이라 할 수 있다(Schopfer *et al.*, 1976).

* kat=katal(One katal is a catalytic activity that corresponds to a catalyzed rate of reaction of 1 mole per second in an assay system)

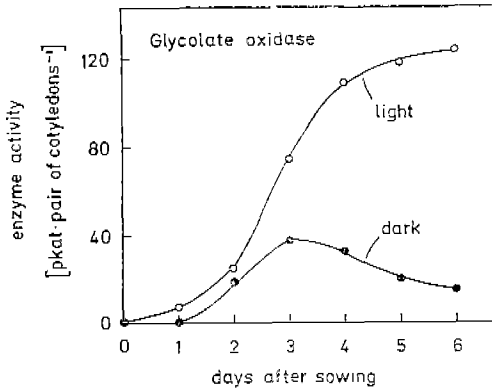


Fig. 4. Time course of glycolate oxidase activity in the cotyledons of dark (●) and white light (○) grown rape seedlings.

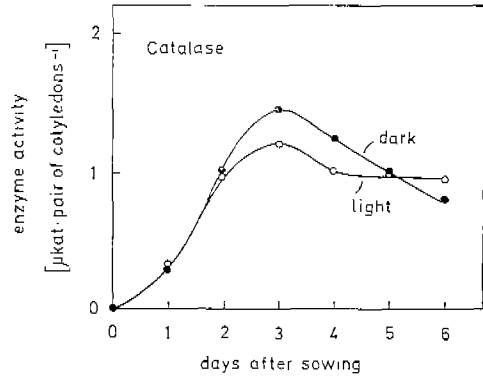


Fig. 5. Time course of catalase activity in the cotyledons of dark (●) and white light (○) grown rape seedlings.

Glycolate oxidase 活性은 광처리한 자엽에서 파종후 2일째부터 4일째까지 급속히 증가한 후 6일째까지 지속적으로 증가하였으나, 암처리한 자엽에서는 3일째까지 적으나 증가를 보이다가 저하하였다(Fig. 4). 이 효소의 활성변화는 peroxisome 기능양상의 대표적인 예로서 빛에 의해 효소활성이 유도됨을 알 수 있다. 광처리한 자엽에서의 활성 증가양상은 엽록소와 carotenoid 함량의 증가 양상과 일치하였는데, 이는 광합성능의 증가에 따른 광호흡량의 증가로 해석될 수 있다. 이러한 결과는 다른 여러 식물들에서도 확인되었다(L'ecirabend and Beevers, 1972; Köller and Kindle, 1978; Hong and Schopfer, 1981).

Glyoxysome 기능의 maker 효소의 활성양상과 peroxisome 기능의 marker 효소의 활성양상은 그 두 기능이 발달과정중 시간적으로 연결됨을 보여 주었다. 즉 타가영양체적 표시로써 glyoxysome 효소의 활성이 일차적으로 빛과는 무관하게 증가하였다가 저하함과 동시에 빛에 의해 peroxisome 효소의 활성이 증가를 보이기 시작하였다. 이러한 결과는 다른 여러 식물에서 보고된 바와 일치하는 것이다(Trelease *et al.*, 1971; Becker *et al.*, 1978). 이처럼 서로 다른 두 기능이 시간적으로 연결되는 것이 microbody가 glyoxysome에서 peroxisome으로 그 기능이 전환되기 때문인지(Burke and Trelease, 1975; Köller and Kindle, 1978) 아니면 glyoxysome과 peroxisome이 각각 *de novo* syntnesis에 의해 시간적차이를 두고 단계적으로 생성되기 때문인지(Kagawa and Beevets, 1975)는 아직 확실치 않다.

다음으로 glyoxysome과 peroxisome 기능에 모두 관여하는 marker 효소, CAT는 발아초기 glyoxysome (Schnarrenberger *et al.*, 1971; Huang, 1975)과 peroxisome에서 높은 활성을 가지며(Tolbert *et al.*, 1969), 대사 과정중 생성되는 H₂O₂를 분해하는 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Beevers, 1979; Yamazaki and Tolbert, 1970). 유체자엽에서 CAT의 활성은 Fig. 5에서와 같이 발아초기에 급격히 증가하여 파종후 3일째에 극대를 나타내었으며, 암처리의 경우에는 극대이후 점차 감소하였으나, 광처리의 경우는 극대이후에 활성이 다소 감소하는 듯하다가 그대 유지되었다. 이처럼 광처리의 경우 CAT의 활성이 유지되는 것은 glyoxysome의 기능이 저하되면서 peroxisome의 기능이 시간적인 연속성을 가지

코 유지되기 때문에 나타난 양상으로 생각된다.

이상의 결과로 부터 脂肪을 含有한 쌍자엽식물의 초기 발생중, 주요한 대사과정의 일부를 담당하고 있는 microbody의 기능은 두 가지의 주된 양상을 나타내고 있으며, 이는 초기 발생중 빛에 의하여 기능의 전환이 일어나기 때문이라고 볼 수 있다.

摘 要

發芽中인 油菜子葉에서 microbody의 機能을 알아보기 위하여 marker 酵素들의 活性變化 樣相과 이에 미치는 빛의 영향을 조사하였다.

Glyoxysome의 marker 효소인 isocitrate lyase와 malate dhydrogenase의 活性은 과중후 1일째 부터 급격히 증가하여 3일째에 극대를 보인 후 점차 감소하였으며, 빛과는 관계없이 독립적으로 발달하였다.

반면 peroxisome의 marker 효소인 glycolate oxidase의 活性은 빛에 의해 유도되며 glyoxysome의 소멸성이 저하함과 동시에 증가하기 시작하여 6일까지 계속 증가하였다. 그리고 glyoxysome 기능과 peroxisome 기능에 모두 관여하는 catalase의 活性은 과중후 3일째에 극대를 보인 후 암처리와 경우는 계속 감소하였으나 광처리의 경우는 그 活性이 다소 감소한 채로 유지되어, 앞의 두 기능의 양면적인 양상을 나타내었다. 이로부터 발아중 유체자엽에서 microbody의 배사가 시간적인 연속성을 가지고, 지방분해기능(타가영양체적)으로 부터 광합성기능(자가영양체적)으로 전환됨을 알 수 있었다.

參 考 文 獻

- Bajracharya, D. 1974. The role of phytochrome in the development of microbodies and mitochondria in the cotyledons of *Sinapis alba* L. Dissertation Univ. Freiburg.
- ____ and P. Schopfer. 1979. Effect of light on the development of glyoxysomal functions in the cotyledons of mustard (*Sinapis alba* L.) seedlings. *Planta* **145** : 181~186.
- Becker, W. M., C. J. Leaver, E. M. Weir and H. Riezman. 1978. Regulation of glyoxysomal enzymes during germination of cucumber. *Plant Physiol.* **62** : 542~549.
- Beevers, H. 1979. Microbodies in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **30** : 159~193.
- Breidenbach, R. W. 1976. Microbodies. In *Plant biochemistry*, J. Bonner and J. E. Varner (eds.), pp. 91~114. Academic Press, New York.
- ____ and H. Beevers. 1967. Association of the glyoxylate cycle enzymes in a novel subcellular particle from castor bean endosperm. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **27** : 462~469.
- ____, A. Kahn and H. Beevers. 1968. Characterization of glyoxysomes from castor bean endosperm. *Plant Physiol.* **43** : 705~713.
- Burke, J. J. and R. N. Trelease. 1975. Cytochemical demonstration of malate synthase and glycolate oxidase in microbodies of cucumber cotyledons. *Plant Physiol.* **55** : 710~717.
- Carpenter, W. D. and H. Beevers. 1959. Distribution and properties of isocitritase in plants. *Plant Physiol.* **34** : 403~409.
- Chance, B. and A. C. Maehly. 1955. Assays of catalase and peroxidase. In *Methods in enzymology*, S. P. Colowick and S. P. Kaplan (eds.), Vol. 2. pp. 764~769. Academic Press, New York.
- Choinski, J. S. and R. N. Trelease. 1978. Control of enzyme activities in cotton cotyledons during

- maturation and germination. II. Glyoxysomal enzyme development in embryos. *Plant Physiol.* **62** : 141~145.
- Feierabend, J. and H. Beevers. 1972. Developmental studies on microbodies in wheat leaves. *Plant Physiol.* **49** : 28~32.
- Gerhardt, B. 1973. Untersuchungen zur Funktionsänderung der Microbodies in den Keimblättern von *Helianthus annuus* L. *Planta* **110** : 15~28.
- Gruber, P. J., R. N. Trclease, W. M. Becker and E. H. Newcomb. 1970. A correlative ultrastructural and enzymatic study of cotyledonary microbodies following germination of fat-storing seeds. *Planta* **93** : 269~288.
- Hock, B. 1969. Die Hemmung der Isocitrat-Lyase bei Wassermelonenkeimlingen durch Weißlicht. *Planta* **85** : 340~350.
- _____. 1970. Die zeitliche Dauer der Isocitrat-Lyase-Synthese in Kotyledonen von Wassermelonenkeimlingen. *Planta* **93** : 26~38.
- Holden, M. 1965. Chlorophylls. In *Chemistry and biochemistry of plant pigments*, W. T. Goodwin (ed.), pp. 461~488. Academic Press, New York.
- Hong, Y.-N. and P. Schopfer. 1981. Control by phytochrome of urate oxidase and allantoinase activities during peroxisome development in the cotyledons of mustard (*Sinapis alba* L.) seedlings. *Planta* **152** : 325~335.
- Huang, A. H. C. 1975. Comparative studies of glyoxysomes from various fatty seedlings. *Plant Physiol.* **55** : 870~874.
- Kagawa, T. and H. Beevers. 1975. The development of microbodies (glyoxysomes and peroxisomes) in cotyledons of germinating watermelon seedlings. *Plant Physiol.* **55** : 258~264.
- Köller, W. and H. Kindle. 1978. Studies supporting the concept of glyoxyperoxisomes as intermediary organelles in transformation of glyoxysomes into peroxisomes. *Z. Naturforsch.* **33c** : 962~968.
- Kwon, D.-K. 1982. The changes of microbody enzyme (malate dehydrogenase, catalase, allantoinase) activities and the physiological effects of allopurinol in the cotyledons of rape (*Brassica napus* L.) seedlings. M. S. thesis. Seoul National University.
- Mettler, I. J. and H. Beevers. 1980. Oxidation of NADH in glyoxysomes by a malate-aspartate shuttle. *Plant Physiol.* **66** : 555~560.
- Mollenhauer, H. H., D. J. Morrè and A. G. Kelley. 1966. The widespread occurrence of plant cytosomes resembling animal microbodies. *Protoplasma* **62** : 44~52.
- Newcomb, E. H. and S. E. Frederick. 1971. Distribution and structure of plant microbodies (peroxisome). In *Photosynthesis and photorespiration*, H. D. Hatch *et al.* (eds.), pp. 442~457. Wiley-Interscience.
- Ochoa, S. 1955. Malic dehydrogenase from pig heart. In *Methods in Enzymology*, S. P. Colowick and N. O. Kaplan (eds.), Vol. 1. pp. 735~739. Academic Press, New York.
- Pee, M. J. 1982. Studies on microbody enzyme (uricase, isocitrate lyase, glycolate oxidase) activities during germination in the cotyledons of rape (*Brassica napus* L.) seedlings. M. S. thesis. Seoul National University.
- Schnarrenberger, C., A. Oeser and N. E. Tolbert. 1971. Development of microbodies in sunflower cotyledons and castor bean endosperm during germination. *Plant Physiol.* **48** : 566~574.

- Schopfer, P., D. Bajracharya, R. Bergfeld and H. Falk. 1976. Phytochrome-mediated transformation of glyoxysomes into peroxisomes in the cotyledons of mustard (*Sinapis alba* L.) seedlings. *Planta* **133** : 73~80.
- Tolbert, N. E. 1981. Metabolic pathways in peroxisomes and glyoxysomes. *Ann. Rev. Biochem.* **50** : 133~157.
- _____, A. Oeser, T. Kisaki, R. H. Hageman and R. K. Yamazaki. 1968. Peroxisomes from spinach leaves containing enzymes related to glycolate metabolism. *J. Biol. Chem.* **243** : 5179~5184.
- _____, _____, R. K. Yamazaki, R. H. Hageman and T. Kisaki. 1969. A survey of plants for leaf peroxisomes. *Plant Physiol.* **44** : 135~147.
- Trelease, R. N., W. M. Becker, P. J. Gruber and E. H. Newcomb. 1971. Microbodies (glyoxysomes and peroxisomes) in cucumber cotyledons. *Plant Physiol.* **48** : 461~475.
- Yamazaki, R. K. and N. E. Tolbert. 1970. Enzymatic characterization of leaf peroxisomes. *J. Biol. Chem.* **245** : 5137~5144.

(1982. 6. 24. 接受)