

ЛИПОКСИГЕНАЗНОЕ ОКИСЛЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В РАСТЕНИЯХ

А.Б. Голованов, студент; Г.И. Мяжкова, профессор,

Н.В. Гроза, научный сотрудник

кафедра Химии и технологии биологически активных соединений

им. Н.А. Преображенского МИТХТ им. М.В. Ломоносова

e-mail: grozanv@gmail.com

Перекисное окисление является общим процессом для всех биологических систем, причем в растениях оно происходит под влиянием как природных механизмов развития, так и стимулов окружающей среды. Гидропероксиды полиненасыщенных жирных кислот, биосинтезируемые под действием различных специфических изоформ липоксигеназ, представляют собой субстраты по меньшей мере для семи различных семейств ферментов. Среди множества продуктов ферментативных реакций ключевую роль играют сигнальные соединения растений, такие как жасмонаты, альдегиды, спирты и дивиниловые эфиры полиненасыщенных жирных кислот из листьев (антимикробные и антигрибковые соединения).

Ключевые слова: липоксигеназа, полиненасыщенные жирные кислоты, окисление.

Введение

Процессы развития и деградации в течение жизненного цикла растений характеризуются изменениями в составе и метаболизме липидов мембран. Продукты ферментативной окислительной трансформации компонентов липидов – эфиров полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) – регулируют механизмы развития высших растений, их адаптации к условиям окружающей среды, старения и отмирания клеток, процесса прорастания семян, формирования стрессового ответа [1]. Гидропероксиды полиненасыщенных жирных кислот в растениях синтезируются под действием липоксигеназ (LOX) и являются субстратами для дальнейшего метаболизма, катализируемого множеством ферментных систем. Липоксигеназный путь окисления жирных кислот связан с образованием многочисленных соединений, обладающих сигнальными свойствами: производных жасмоновой кислоты, альдегидов и дивиниловых эфиров ПНЖК (соединений с антимикробной и антигрибковой активностью), длинноцепных спиртов, травматаина [2].

Эксперименты по клонированию, экспрессии, функциональному анализу генов, кодирующих липоксигеназы и другие ферменты липоксигеназного пути метаболизма липидов, а также детальное изучение профиля метаболитов и структурные исследования процессов фермент-субстратного связывания, позволили пролить свет на функционирование липоксигеназ и сопутствующих белков, действующих по разным

направлениям LOX-зависимого окисления [3].

Структура липоксигеназных субстратов

Липоксигеназы (LOXs) – это семейство негемовых железосодержащих диоксигеназ, которые катализируют регио- и энантио-селективное окисление ненасыщенных жирных кислот, содержащих один или несколько (*Z,Z*)-1,4-пентадиеновых фрагментов. Классификация липоксигеназ определяется номером атома углерода в молекуле жирной кислоты, куда вводится молекула дикислорода. У растений и у млекопитающих классификация липоксигеназ осуществляется в соответствии с позиционной специфичностью введения кислорода в линолеовую или арахидоновую кислоты (см. далее).

Липоксигеназы диоксигенируют полиненасыщенные жирные кислоты, содержащие метиленразделенные двойные связи, например, (*9Z,12Z*)-октадекадиеновую кислоту (линолеовую кислоту), (*9Z,12Z,15Z*)-октадекатриеновую кислоту (α -линоленовую кислоту), или (*5Z,8Z,11Z,14Z*)-эйкозатетраеновую кислоту (арахидоновую кислоту). Для арахидоновой кислоты установлено более чем 10^7 энергетических состояний, расположенных в шахматном порядке, из-за ее 14-ти способных к вращению одинарных связей C–C, пять из которых имеют барьер (sp^3-sp^3) и девять имеют барьер (sp^2-sp^3) [4].

Конформация жирных кислот, при которой все двойные связи расположены в одной плоскости и все одинарные связи находятся в *транс*-положении, приводит к плоской молекуле, соответствующей мини-

мальному энергетическому состоянию, и может служить подходящей моделью для анализа конформации жирной кислоты в ходе липоксигеназной реакции. Для арахидоновой кислоты эта структура напоминает подкову (рис. 1).

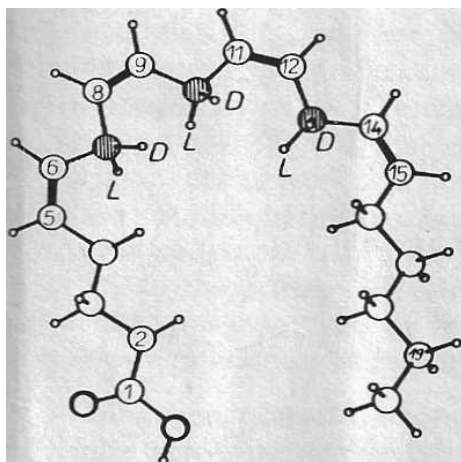


Рис. 1. Подковообразная структура арахидоновой кислоты.

Большинство LOX растительного и животного происхождения предпочитают в

качестве субстратов свободные жирные кислоты (табл. 1). Исключение составляют липоксигеназа-содержащие ретикулоциты млекопитающих, которые способны окислять эфиры жирных кислот, фосфолипиды и даже биологические мембраны [5, 6]. Однако для двух растительных 13-LOX, таких как LOX соевых бобов и LOX огурцов, была продемонстрирована активность по отношению к ПНЖК в составе фосфолипидов, что соответствует предположению об участии LOX в процессах проникновения через мембрану. В результате изменения физико-химических свойств мембран посредством модификации их жирнокислотных остатков может быть обеспечено поступление ассимилятов и ионов в клетку. Для других 13-LOX, таких как LOX из семян ячменя, растительных LOX-d из листьев сои, была установлена активность по отношению к жирным кислотам в составе нейтральных липидов – триглицеридов [2]. Кроме того, жирные кислоты, содержащие сопряженную диеновую систему, являются сильными ингибиторами окисления линолеатов.

Таблица 1. *cis*-Полиеновые природные жирные кислоты.

Формула	Название	Источник
	(9Z)-Октадеценовая кислота (олеиновая кислота)	Высшие растения
	(9Z,12Z)-Октадекадиеновая кислота (линолевая кислота)	Высшие растения
	(9Z,12Z,15Z)-Октадекатриеновая кислота (α-линоленовая кислота)	Высшие растения
	(7Z,10Z,13Z)-Гексадекатриеновая кислота	Низшие растения (водоросли)
	(5Z,8Z,11Z,14Z)-Эйкозатетраеновая кислота (арахидоновая кислота)	Низшие грибы

Номенклатура липоксигеназ и родственных ферментов

Хотя в последние годы сведений о липоксигеназах и продуктах их реакций накопилось достаточно, общей или дифференцированной номенклатуры для этих ферментов не существует. По предложению Номенклатурного Комитета IUB липоксигеназу называют линолеат-кислород-оксидоредуктазой (EC1.13.11.12) [7]. Это название не очень практично, поскольку ограничено одним субстратом – линолевой кислотой, тогда как основной биологически важный субстрат липоксигеназ в животных клетках –

арахидоновая кислота. Кроме того, оно не учитывает стереохимические аспекты окисления. По этой причине в текущей литературе большинство животных липоксигеназ называются по позиционной специфичности продуктов реакции липоксигеназного окисления арахидоновой кислоты. Таким образом, липоксигеназу тромбоцитов называют 12-липоксигеназой, иногда (*n*-9)-липоксигеназой. Эта номенклатура является более широкой, так как она не ограничена арахидоновой кислотой и учитывает позиционную специфичность липоксигеназ. Однако даже эта номенклатура полностью не отражает

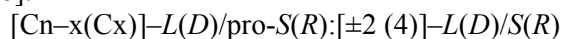
накопленные знания о позиционной и пространственной специфичности липоксигеназ. Номенклатура липоксигеназ должна отражать следующие их свойства:

(а) позиционную специфичность и стереоспецифичность при отщеплении водорода;

(б) позиционную специфичность и стереоспецифичность при присоединении молекулярного кислорода;

(в) тип катализируемой реакции, включая используемый субстрат.

Была предложена следующая формула для характеристики липоксигеназ (по пунктам) [8]:



1. Позиционная специфичность отщепления водорода: $[C_n-x(C_x)]$; $n-x$ указывает положение углеродного атома, от которого отщепляется водород (n – общее количество атомов углерода).

2. Стереоспецифическое отщепление водорода: $L(D)/pro-S(R)$; стерическая конфигурация после отщепления водорода с образованием прохирального центра.

3. Позиционная специфичность внедрения кислорода: $[\pm 2(4)]$; перегруппировка радикала жирной кислоты происходит в процессе отщепления водорода. Свободный радикальный электрон перемещается ко 2-му или 4-му атому углерода в направлении карбоксильного (-) или метильного (+) конца жирной кислоты, куда присоединяется кислород.

4. Стереоспецифичное внедрение кислорода: $L(D)/S(R)$; стерическая конфигурация хирального центра после внедрения молекулярного кислорода.

Как уже обсуждалось, обозначение хиральных и прохиральных центров должно приводиться по Фишеру. Однако номенклатура, применяющая систему S/R , может быть использована как дополнительная.

Растительные липоксигеназы

Растительная липоксигеназа впервые была выделена в 1995 г. из соевых бобов [8]. Была определена трехмерная структура соевой липоксигеназы (SLOX-1) [9] и установлена первичная структура приблизительно 24-х липоксигеназ растений. Позднее стала известна трехмерная структура SLOX-3 и арахидонат-15-LOX млекопитающих в неактивном состоянии с железом (II) [10, 11]. На основании этих данных о трехмерной структуре были смоделированы пространственные структуры растительных ферментов некоторых типов [12]. Хотя липоксигеназы вместе с жирными кислотами, связанными в

активном центре, выделить и закристаллизовать не удалось, липоксигеназный механизм изучают, изменяя аминокислотное окружение во внутренней и внешней сфере активного центра, содержащего железо.

Металлсодержащий центр соевой липоксигеназы и механизм реакции окисления

Соевая липоксигеназа принадлежит к большой группе ферментов, содержащих негемовое железо (II), которые имеют общий структурный рисунок. Железо в липоксигеназах растений и млекопитающих связано с тремя остатками гистидина, молекулой воды, C-концевым карбоксилатом и, возможно, с аспарагином или гистидином. Железо-водный комплекс важен для каталитического отщепления водорода.

В течение каталитического цикла железо окисляется из $Fe^{2+}-OH_2$ в неактивной форме до $Fe^{3+}-OH$ в активной форме SLOX-1. SLOX-1 окисляет линоленовую кислоту в 13S-гидропероксиоктадека-9Z,11E,15Z-триеновую кислоту (13-HPOTE).

Первый шаг – отщепление водородного атома от C-11. Предполагается, что отщепление водорода способствует образованию $Fe^{3+}-OH$ -линоленоил-радикала (с электронным распределением от C-9 до C-13) (схема 1). Аналитическое подтверждение этого механизма было проведено при помощи электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) [13], анализирующего изменения при окислительно-восстановительном превращении каталитического железа SLOX-1, при этом было обнаружено образование пероксид-радикала.

Отщепление водорода (в положении C-11 – для линоленовой кислоты) с помощью SLOX-1 было изучено с использованием других C_{18} -жирных кислот в качестве субстратов. Аналоги линолевой кислоты с одной тройной связью (октадека-9Z-ен-12-иновая и октадека-12Z-ен-9-иновая кислоты), как было найдено, инактивировали SLOX-1 и трансформировались в ряд продуктов, окисгенированных в положении C-11 и C-9 или в C-13. 11-Гидропероксиоктадека-12Z-ен-9-иновая кислота является сильным ингибитором SLOX-1 и превращается при помощи данного фермента в тупиковое соединение – 11-оксооктадека-12Z-ен-9-иновую кислоту. Эти результаты говорят о том, что SLOX-1 обладает способностью использовать эти вещества как субстраты, отщепляя при этом водород в положении C-11 [13].

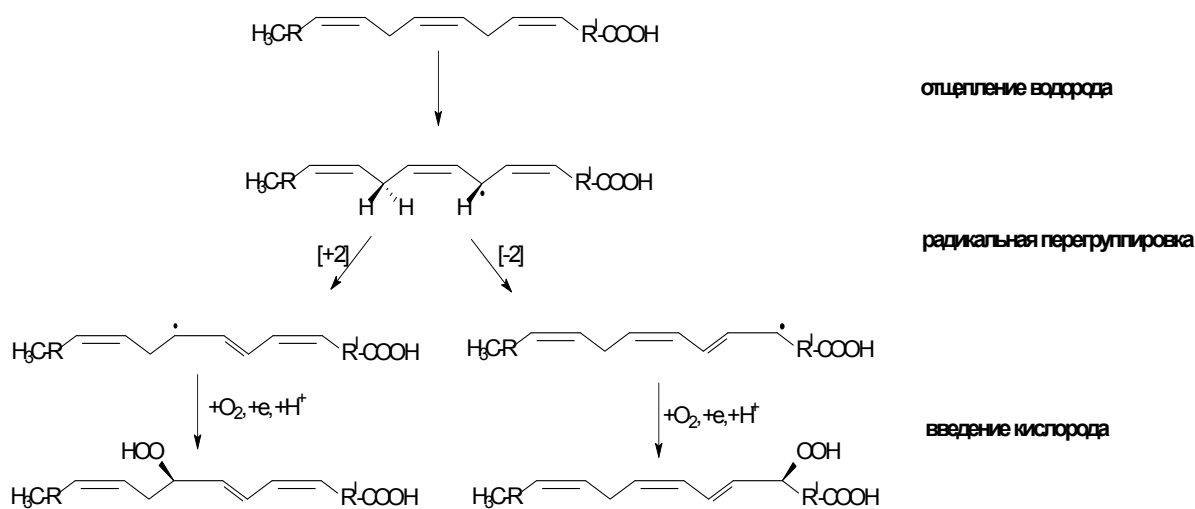


Схема 1. Отщепление водорода и введение дикислорода в молекулу линоленовой кислоты под действием SLOX-1.

Метаболизм гидропероксидов растительных липидов

Для того чтобы определить физиологические функции фермента, нужно узнать о дальнейших превращениях продуктов реакции, катализируемой ферментом. Первичные продукты липоксигеназной реакции, гидропероксиды жирных кислот, далее быстро метаболизируются. Два главных пути метаболизма первичных продуктов липоксигеназной реакции известны как липоксигеназный каскад [14], который впоследствии был пополнен открытием пероксигеназного каскада [15].

В пероксигеназной реакции гидропероксид жирной кислоты является ко-субстратом [16–18], и пероксигеназный каскад, таким образом, зависит от присутствия липоксигеназы. Конечный продукт этого каскада является главной составляющей кутина. Кутин – полимер, обнаруженный в растениях, который блокирует все надземные части растения и формирует первый барьер на пути внешних раздражителей [19]. Другие компоненты кутина – это олеиновая кислота, 18-гидроксиолеиновая кислота, 18-гидрокси-(19*R*,10*R*)-эпоксиолеиновая кислота и их 12-, 13-ненасыщенные аналоги [20]. Некоторые продукты данного каскада, например, диолы и эпоксиды линоленовой кислоты, имеют антигрибковые свойства и включены в защитный механизм растений (схема 2) [21, 22].

Синтез растительных гормонов, каскад α-линоленовой кислоты

α-Линоленовая кислота – самая распространенная полиненасыщенная жирная кислота в тканях растений, тогда как линолевая кислота преобладает в масле семян. Как и в тканях млекопитающих, большая

часть полиеновых жирных кислот растений встречается в составе эфиров глицеролипидов. Фосфолипиды, моно- и дигалактозилдиглицериды, триглицериды являются основными источниками ПНЖК в тканях растений.

Даже при том, что некоторые липоксигеназы способны к прямому окислению липидов, свободные жирные кислоты как субстраты предпочтительнее для липоксигеназы. Поэтому гидролиз α-линоленовой кислоты под действием ацилгидролазы является начальным шагом в каскаде окисления α-линоленовой кислоты. Этот процесс зависит от стадий, связанных с развитием растения, и может подвергаться регуляции [23].

Подобно различным липоксигенажным путям каскада арахидоновой кислоты у млекопитающих, в растениях LOX-окисление может подразделяться на линоленат-9- и линоленат-13-липоксигеназные пути каскада α-линоленовой кислоты. 13-LOX-путь имеет важное физиологическое значение, так как вовлечен в биосинтез некоторых важных растительных гормонов [24, 25]. Первичный липоксигеназный продукт этого пути, (13*S*)-гидроперокси-(9*Z*,11*E*,15*Z*)-октадекатриеновая кислота (13-НРОТЕ), может далее метаболизироваться различными ферментами. Алленоксидсинтаза является ферментом, похожим на цитохром P-450, который изомеризует 13-НРОТЕ в нестабильный алленоксид в присутствии воды [26–28]. Алленоксидциклаза катализирует циклизацию алленоксида в (10*Z*,15*Z*)-12-оксо-10,15-фитодиеновую кислоту, которая впоследствии превращается в жасмоновую кислоту [26, 29]. Жасмоновая кислота – гормон старения высших растений, который имеет широкий спектр биологического действия.

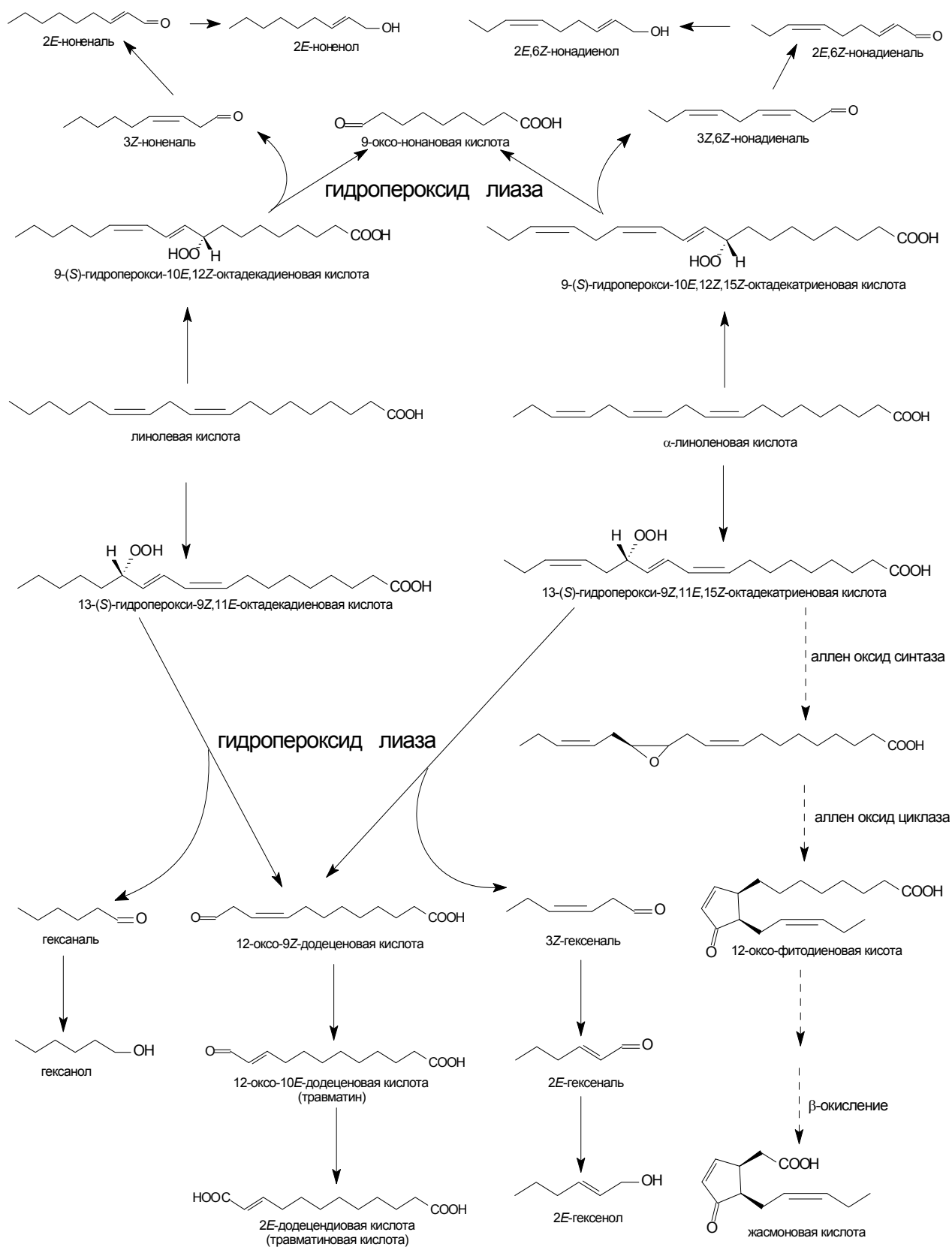


Схема 2. Пути липоксигеназного окисления в растениях.

Химически (10Z,15Z)-12-оксо-10,15-фитодиеновая кислота является протаноид-подобным соединением. 13-НРОТЕ может также быть преобразована 13-гидро-

пероксидлиазой [30, 31] с образованием двух продуктов: альдегида (9Z)-12-оксо-9-додеценовой кислоты, который изомеризуется в (9E)-12-оксо-9-додеценовую кислоту (травма-

тин) [26, 32], а также в ненасыщенный альдегид, (3Z)-гексеналь, и некоторые вторичные продукты [26, 33] (схема 2). Травматин может быть неферментативно окислен в соответствующую дикарбоновую кислоту, называемую травматиновой кислотой [26]. Травматин и травматиновая кислота – гормоны раны [26, 32], которые могут регулировать процессы заживления после механических и биологических повреждений тканей растения. (3Z)-Гексеналь преобразуется в более стабильный (2E)-гексеналь, являющийся сильным антимикробным агентом, который играет важную роль в защите растения от патогенных воздействий [34]. Биосинтез травматина возможен не только из линоленовой кислоты, но и из линолевой кислоты.

Линоленат-9-липоксигеназы широко распространены в растениях, но роль предполагаемого 9-липоксигеназного пути еще не до конца выявлена. Единственными метаболитами, заслуживающими внимания, являются гидропероксидлиазные продукты: (3)-ноненаль и (3,6)-нонадиеналь, которые проявляют мощное антигрибковое действие [35].

Роль оксипинов при взаимодействии растений с патогенами

Растения имеют эффективные активные и пассивные системы защиты от вирусов, патогенных бактерий и грибов [36]. Если патоген способен разрушить эти барьеры, тогда происходит взаимодействие между хозяином и патогеном, что вызывает заболевание. Важность липоксигеназ для защиты от патогенов обоснована наблюдением, что самые высокие концентрации и активность липоксигеназ найдены в тех участках тканей растений, которые наиболее подвержены патогенным воздействиям. Процессы, связанные с реакциями гиперчувствительности, приводят к ограниченному отмиранию клеток. Таким образом, растение предотвращает распространение болезни.

Оксипиновы (окисленные метаболиты ненасыщенных жирных кислот) играют ключевую роль во внутри- и межклеточной коммуникации в растениях, позвоночных, беспозвоночных и микроскопических грибах. В растениях оксипиновы стимулируют сигналы, которые обеспечивают защиту против патогенов, вредителей и микроорганизмов, обеспечивают физические барьеры против патогенной инвазии, регулируют

апоптоз и играют ключевую роль в формировании фитогормонов и в старении.

Фитооксипиновы синтезируются ферментативно из полиненасыщенных жирных кислот по трем путям: (I) LOX-биосинтетическому пути; (II) локализованному на эндоплазматическом ретикулуме цитохром P-450-катализируемому ($\omega/\omega-4$)-гидроксилированию жирных кислот; и (III) α -диоксигеназному, который подобен циклооксигеназному пути окисления ПНЖК у животных и катализирует α -окисление жирных кислот. В грибах обнаружены ферменты биосинтеза оксипинов, гомологичные PGH-синтазам (или циклооксигеназам (COX)) млекопитающих [37].

Некоторые липоксигеназы играют важную роль в грибковом патогенезе растений. Существуют данные об участии LOX в процессах, происходящих при поражении растения грибами. Грибок риса (*Magnaporthe grisea*) вызывает повышение экспрессии LOX-1 (линолеат-13-LOX) в ответ на патогенное воздействие, тогда как рисовая LOX-2 с другими каталитическими свойствами и локализацией (в хлоропластах) не экспрессируется [13]. Патогенный грибок табака (*Phytophthora parasitica nicotianae*) также регулирует экспрессию LOX в листьях и ограниченное отмирание поврежденных клеток. Эксперименты с генетически модифицированными растениями табака, при использовании кДНК гена LOX, показали повышение чувствительности к грибам *P. parasitica* и к *Rhizoctonia solani* у трансгенных культур. Генно-инженерное сокращение экспрессии 13-LOX в картофеле делает растение более уязвимым для насекомых-вредителей. Интересно, что первичная структура новой LOX, выделенной из картофеля, гомологична индуцибельной LOX табака, и этот фермент был обнаружен в листьях картофеля, зараженного грибом *P. infestans*. В клетках картофеля патоген *P. infestans* вызывает экспрессию линолеат-9-LOX, которая играет важную роль в механизмах противогрибковой защиты. Другая важная биологическая функция LOX – катализ клеточного распада при повреждении биомембран. Так, очищенный токсин патогена *P. cryptogea*, криптогеин, стимулирует экспрессию 9-LOX в листьях табака и отмирание клеток, сопровождаемое перекисным окислением липидов. Ингибирование

активности LOX понижает токсический эффект криптогеина [13].

Структурное и функциональное разнообразие изоформ LOX у растений позволяет формировать своевременный ответ на изменение окружающей среды, травматические стимулы. Два основных класса липоксигеназных продуктов, (9*S*)-гидроперокси- и (13*S*)-гидропероксипроизводные поли-

ненасыщенных жирных кислот, играют ключевую роль в образовании множества оксипинов, обнаруженных в растениях и обладающих сигнальными и защитными свойствами. Семь ветвей каскада преобразования гидропероксидов жирных кислот обуславливают гибкость ответа растительного организма, который реализуется регулируемым сдвигом активности ферментов между разными направлениями.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Feussner, I. The lipoxygenase-dependent degradation of storage lipids / I. Feussner, H. Kuhn, C. Wasternack // Trends in Plant Science. – 2001. – Vol. 6. – P. 262–267.
2. Feussner, I. The lipoxygenase pathway / I. Feussner, C. Wasternack // Annu. Rev. Plant Biol. – 2002. – Vol. 53. – P. 275–297.
3. Feussner, I. Lipoxygenase catalyzed oxygenation of lipids / I. Feussner, C. Wasternack // Fett-Lipid. – 1998. – Vol. 100. – P. 146–152.
4. Заболоцкий, Д. А. Ингибиторы липоксигеназной трансформации полиеновых кислот / Д. А. Заболоцкий, Г. И. Мягкова, Р. П. Евстигнеева // Успехи химии. – 1990. – Т. 59. – С. 827–861.
5. A lipoxygenase in rabbit reticulocytes which attacks phospholipids and intact mitochondria / T. Schewe [et al.] // FEBS Lett. – 1974. – Vol. 60. – P. 149–152.
6. Demonstration by EPR spectroscopy of the functional role of iron in soybean lipoxygenase-1 / H. Kunh [et al.] // Biochim. Biophys. Acta. – 1975. – Vol. 377. – P. 71–79.
7. Bild, G. S. Dioxygenation by lipoxygenase of lipids of lipids containing *all-cis*-1,4,7-octatrien moieties/ G. S. Bild, C. S. Ramadoss, B. Axelrod // Arch. Biochem. Biophys. – 1977. – Vol. 184 – P. 36–41.
8. Shibata, D. Plant lipoxygenases / D. Shibata, B. Axelrod // J. Lipid Mediat. Cell Signal. – 1995. – Vol. 12. – P. 213–237.
9. Crystal structure of soybean lipoxygenase L-1 at 1.4 Å resolution / W. Minor [et al.] // Biochemistry. – 1996. – Vol. 35. – P. 10687–10701.
10. Structure of soybean lipoxygenase L3 and a comparison with its L1 isoenzyme / E. Skrzypczak-Jankun [et al.] // Proteins. – 1997. – Vol. 29. – P. 15–18.
11. The structure of mammalian 15-lipoxygenase reveals similarity to the lipases and the determinants of the substrate specificity / S. A. Gillmor [et al.] // Nat. Struct. Biol. – 1997. – Vol. 4. – P. 1003–1004.
12. Mutagenesis modeling of linoleate-binding to pea seed lipoxygenase / R. K. Hughes [et al.] // Eur. J. Biochem. – 2001. – Vol. 268. – P. 1030–1035.
13. Oliw, E. H. Plant and fungal lipoxygenases / E. H. Oliw // Prostaglandins & other Mediators. – 2002. – Vol. 68-69. – P. 313–323.
14. Grechkin, A. Recent developments in biochemistry of plant lipoxygenase pathway / A. Grechkin // Prog. Lipid Res. – 1998. – Vol. 37. – С. 317–352.
15. Gadner, H. W. Lipoxygenase as a versatile biocatalyst / H. W. Gadner // J. Am. Oil Chem. Soc. – 1996 – Vol. 73 – P. 1347–1357.
16. Hamberg, M. Hydroperoxide-dependent epoxidation of unsaturated fatty acids in the broad bean (*Vicia faba L.*) / M. Hamberg, G. Hamberg // Archiv. Biochem. Biophys. – 1990. – Vol. 283. – P. 409–416.
17. Blee, E. Regio- and enantioselectivity of soybean fatty acid epoxide hydrolase / E. Blee, F. Schuber // J. Biol. Chem. – 1990. – Vol. 265. – P. 12887–12894.
18. Blee, E. Stereochemistry of the epoxidation of fatty acids catalyzed by soybean peroxygenase / E. Blee, F. Schuber // Biochem. Biophys. Res. Commun. – 1990. – Vol. 173. – P. 1354–1360.
19. Kolattukudy, P. E. Immunocytochemical localization and time course of appearance of an anionic peroxidase associated with subereization in wound-healing potato tuber tissue / P. E. Kolattukudy // Annu. Rev. Plant. Physiol. – 1981. – Vol. 32. – P. 539–567.

20. Phytooxylipins and plant defense reactions / E. Blee [et al.] // Prog. Lipid Res. – 1998. – Vol. 37. – P. 33–72.
21. Self defensive substances in rice plant against rice blast disease / T. Kato [et al.] // Tetrahedron Lett. – 1983. – Vol. 24. – P. 4715–4718.
22. Oxygenated fatty acids with anti-rice blast fungus activity in rice plants / T. Namai // Biosci. Biotech. Biochem. – 1993. – Vol. 57. – P. 283–287.
23. Gardner, H. W. Recent investigations into the lipoxygenase pathway of plants / H. W. Gardner // Biochim. Biophys. Acta. – 1991. – Vol. 1084. – P. 221–239.
24. Siedow, J. N. Plant lipoxygenase: structure and function / J. N. Siedow // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1991. – Vol. 42. – P. 145–188.
25. Sempdner, G. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates / G. Sempdner, B. Parthier // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1993. – Vol. 44 – P. 569–589.
26. Wasternack, C. Jasmonate signaled plant gene expression / C. Wasternack, B. Pathier // Trends Plant Sci. – 1997. – Vol. 2 – P. 302–307.
27. Hamberg, M. Oxylin pathway to jasmonates: biochemistry and biological significance / M. Hamberg, H. W. Gardner // Biochim. Biophys. Acta. – 1992. – Vol. 1165. – P. 1–18.
28. Song, We. Molecular cloning of an allene oxide synthase: a cytochrome P450 specialized for the metabolism of fatty acid hydroperoxides / We Song, E. Funk, A. R. Brash // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1993. – Vol. 90. – P. 8519–8523.
29. Hamberg, M. Pathways in the biosynthesis of oxylin in plants / M. Hamberg // J. Lipid Mediators. – 1993. – Vol. 6. – P. 375–384.
30. Hatanaka, A. Biosynthetic pathway for C₆-aldehydes formation from linolenic acid in green leaves / A. Hatanaka, T. Kajiwara, J. Sekiya // Chem. Phys. Lipids. – 1987. – Vol. 44. – P. 341–361.
31. Bell pepper fruit fatty acid hydroperoxide lyase is a cytochrome P450 (CYP74B) / K. Matsui [et al.] // FEBS Lett. – 1996. – Vol. 394. – P. 21–24.
32. Zimmerman, D. C. Identification of traumatin, a wound hormone, as 12-oxo-*trans*-10-dodecenoic acid / D. C. Zimmerman, C. A. Coudron // Plant Physiol. – 1979. – Vol. 63. – P. 536–541.
33. Gardner, H. W. Hexanal, *trans*-2-hexenal, and *trans*-2-nonenal inhibit soybean, Glycine max, seed germination / H. W. Gardner, D. L. Dornbos, A. E. Desjardins // J. Agric. Food Chem. – 1990. – Vol. 38. – P. 1316–1320.
34. Alkenals, volatile defense substances in plants, their properties and activities / H. Lyr [et al.] // Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung. – 1983. – Vol. 18. – P. 3–12.
35. Lipoxygenase-derived aldehydes inhibit fungi pathogenic on soybean / S.F. Vaughn [et al.] // J. Chem. Ecol. – 1993. – Vol. 19. – P. 2337–2345.
36. Oxylin profiling reveals the preferential stimulation of the 9-lipoxygenase pathway in elicitor-treated potato cells / A. J. Slusarenko // Lipoxygenase and Lipoxygenase Pathway Enzymes (Piazza, G. J., ed.), AOCS Press, Champaign, IL, 1997. – P. 176–197.
37. Oxylin as developmental and host-fungal communication signals / I. Dimitros [et al.] // Trends in Microbiol. – 2007. – Vol. 15, № 3. – P. 109–118.