

种子萌发过程中贮藏油脂的动员*

程红焱¹, 宋松泉^{1,2**}

(1 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 2 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

摘要: 对植物种子萌发过程中贮藏油脂动员的研究进展进行了综述。不同种子的贮藏油脂的降解途径不同。目前提出有 3 条途径: 传统的脂酶直接水解途径; 新近发现的酰基-CoA 二酯酰甘油酰基转移酶途径和脂氧合酶 (LOX) 途径。前两条途径不依赖于 LOX。这 3 条途径可能在贮藏油脂动员过程中是并存的, 但目前尚不知道在种子萌发过程中油脂降解是以那一条降解途径为主, 以及不同的种之间是否存在差异。此外, 3 条降解途径目前都缺乏分子生物学的直接证据。

关键词: 种子萌发; 油脂动员; 水解途径

中图分类号: Q 945

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2007) 01-067-07

Seed Storage Lipid Mobilization during Germination*

CHENG Hong-Yan¹, SONG Song-Quan^{1,2**}

(1 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China)

Abstract: The advance in mobilization of seed storage lipids was reviewed in this paper. There are different hydrolysis pathways of storage lipids in different seeds. It has now been proposed that there are three possible pathways for mobilization of storage lipids in seeds: direct lipase hydrolysis, acyl-CoA: diacylglycerol acyltransferase pathway, and lipoxygenase pathway. The first two pathways are independent of lipoxygenase. These 3 pathways might co-exist during the seed germination. However, there is no any knowledge about which of the 3 pathways is mainly responsible for, and about what is the differences of plants species in the storage lipid hydrolysis. Moreover, all of these 3 pathways have not been confirmed directly by genetic evidence.

Key words: Seed germination; Lipid mobilization; Hydrolysis pathway

种子是植物繁衍和传播的主要器官, 其能量和碳源需要以最经济、最紧凑的形式贮存, 才能有利于种子以最小的单位传播。脂类比糖或蛋白质更适合作为种子的贮藏物质是由于 (1) 1 g 几乎无水的脂肪比 1 g 水化的糖原可以贮存大约六倍以上的能量 (唐有祺等译, 1990); (2) 疏水的脂类与亲水的蛋白质、碳水化合物不同, 不会因水合而增加重量, 而且在细胞内大量积累也不

会增加细胞液的渗透浓度; (3) 油脂的相对化学惰性使其在细胞内大量储备而不与其他细胞组分发生有害的化学反应。实际上, 许多植物种子选择油脂作为贮藏物质, 如野生麻疯树 (*Jatropha curcas* L.) 种仁的含油量高达 60% (Heller, 1996)。但是, 油脂不溶于水, 必须水解成脂肪酸才能参与代谢。本文主要综述种子萌发过程中贮藏油脂动员的研究进展。

* 基金项目: 国家自然科学基金 (30470183), 中国科学院知识创新工程重要方向性项目 (KSCX2-YW-Z-058), 中国科学院“百人计划”项目, 科技部国家科技基础条件平台工作项目 (2005DKA21006)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: sqsong@ibcas.ac.cn; Tel: 010-62836848

收稿日期: 2006-03-24, 2006-11-17 接受发表

作者简介: 程红焱 (1967-) 女, 博士, 副研究员, 主要从事种子生物学的研究。

1 油脂的动员

油脂是油料作物种子的主要贮藏物质，种子成熟过程中在子叶、胚乳或者盾片等贮藏组织细胞的特定细胞器——油体（lipid or oil body）中积累，种子萌发时开始动员。种子油脂的完全降解分别在油体、线粒体和乙醛酸循环体中进行。随着贮藏油脂的动员，油体的体积和数量逐渐变小，并呈空泡状，最终只剩下蛋白残膜直至最后消失。与此同时，乙醛酸体和线粒体的数量在逐渐增加，结构变得清晰。当油脂发生迅速降解时，乙醛酸体常与油体紧靠在一起。

油体由单层磷脂包裹贮藏油脂三酰甘油组成，未萌发种子中的油体膜上有2种结构蛋白[油素蛋白（oleosin）和钙结合油素蛋白（caleosin）]。在种子萌发早期，油体就开始降解，同时在磷脂单层膜上可以检测到一系列新合成的蛋白，至少新增3种蛋白：脂氧合酶（lipoxygenase, LOX）、磷脂酶（phospholipase）、三酰甘油脂酶（triacylglycerol lipase），这些由萌发诱导的酶将启动贮藏油脂的动员（图1）（Kindl, 1997; Feussner 等, 2001）。

种子油脂的动员是分步进行的。首先，油体中的三酰甘油被脂酶水解为脂肪酸和甘油。甘油进入细胞质，在细胞质中磷酸化后进入糖酵解，被氧化为磷酸丙糖和丙酮酸，然后经三羧酸循环（tricarboxylic acid cycle, TCA）氧化为CO₂和

H₂O。磷酸丙糖也可以在醛缩酶的催化下生成己糖。游离的脂肪酸，少部分直接用来合成甘油酯和磷脂，作为新产生的细胞器的组成部分；大部分的脂肪酸则被氧化或者转变成糖，并转运到胚轴供生长之需。脂肪酸氧化形成的碳骨架还可用来合成氨基酸（图2）。

脂肪酸的氧化主要为β氧化，在乙醛酸循环体中进行。游离脂肪酸在脂肪酸硫激酶（fatty acid thiokinase）的作用下酯化为脂酰基-CoA；通过β氧化，脂肪酸链以乙酰-CoA的形式自羧基端脱下两个碳原子单元；缩短了脂肪酸以脂酰-CoA的形式残留，又进入下一轮的β氧化。在乙醛酸体内，每两分子乙酰-CoA经过乙醛酸循环（glyoxylate cycle）生成1分子琥珀酸。新合成的琥珀酸从乙醛酸体转移到线粒体，并在线粒体中转变为苹果酸；苹果酸进入细胞质，形成草酰乙酸，并进一步转变为磷酸烯醇式丙酮酸，通过葡糖异生作用产生己糖；最后形成蔗糖，并从子叶运输至幼苗的生长区域（图2）（Bewley and Black, 1983; Buchanan 等, 2000）。由于细胞内存在区域化（compartmentation），使得细胞在进行糖酵解的同时可以进行葡糖异生作用。在一些植物中，脂肪酸还可以通过α氧化（每次氧化仅去掉一个碳原子）途径降解，α氧化的酶系统存在于线粒体和细胞质中。

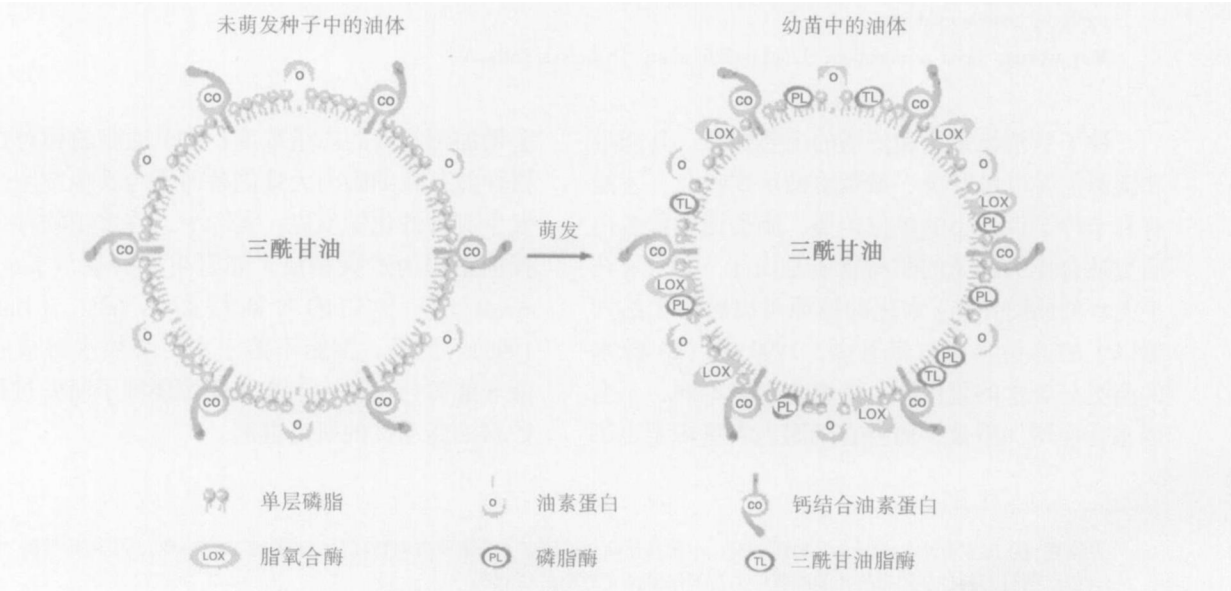


图1 种子萌发过程中油体组分的变化（引自Feussner 等, 2001）

Fig. 1 The changes in composition of lipid bodies during seed germination (From Feussner *et al.*, 2001)

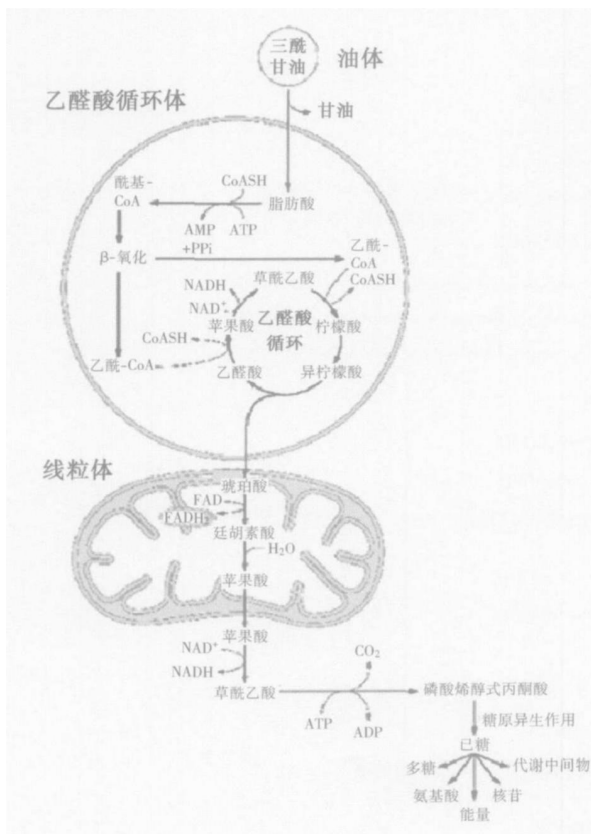


图2 种子萌发过程中贮藏脂类的动员。萌发过程中合成的脂酶水解油体中的三酰甘油。所产生的脂肪酸在乙醛酸循环体中转化成为 CoA 酯, 而后通过 β 氧化代谢成为乙酰-CoA。由乙醛酸循环产生乙酰-CoA, 每 2 分子乙酰-CoA 形成 1 分子琥珀酸。琥珀酸离开乙醛酸循环体, 进入线粒体, 转化成苹果酸。在胞质中, 苹果酸氧化成草酰乙酸, 而后者经葡萄糖异生作用转变成己糖 (引自 Buchanan 等, 2000)

Fig. 2 Mobilization of storage lipids during seed germination. Triacylglycerols present in oil bodies are hydrolyzed by lipases that are synthesized during germination. The fatty acids are taken up by glyoxysomes, converted into CoA esters, and metabolized by β -oxidation to acetyl-CoA. Two molecules of acetyl-CoA are metabolized by the glyoxylate cycle to form one molecule of succinate, which exits the glyoxysome, is taken up by the mitochondrion, and is converted to malate. In the cytosol, malate is oxidized and the resulting oxaloacetate is converted into hexose by gluconeogenesis (From Buchanan *et al.*, 2000)

2 油体内三酰甘油的降解方式

对不同萌发时期种子油体的变化和油脂贮藏物成分的分析研究表明, 油体的降解是逐渐进行的 (Kindl, 1997; Feussner 等, 1997a)。第一步, 首先是油体膜丧失完整性。可能有 2 个反应同时或者相继发生, 促使油体膜瓦解 (图 3)。一是油素蛋白作为油体膜的结构蛋白, 其胞质域发生

水解; 二是油体膜磷脂的降解, 可能需要磷脂酶的作用 (Noll 等, 2000)。目前关于油体降解的早期事件还缺乏足够的研究。第二步, 三酰甘油水解为脂肪酸。继油体膜瓦解之后, 三酰甘油与酶接触, 释放出脂肪酸。目前发现三酰甘油的降解途径可能有 3 条: (1) 脂酶直接水解途径; (2) 酰基-CoA:二酯酰甘油酰基转移酶 (acyl-CoA:diacylglycerol acyltransferase, DAGAT) 途径; (3) 脂氧合酶途径。其中前两条途径不依赖于 LOX, 后两条途径是近年来新发现的代谢途径。但以上途径目前还缺乏分子水平上的直接证据。

2.1 脂酶直接水解途径

油体中的三酰甘油直接由位于油体膜上的脂酶 (lipase, EC: 3.1.1.3) 催化水解为甘油和游离脂肪酸, 释放到细胞质中, 分别进行进一步的降解代谢 (图 2)。此过程不依赖 LOX。游离脂肪酸进入乙醛酸循环体, 在此通过 β 氧化形成乙酰辅酶 A (acyl-CoA), 大多数的 acyl-CoA 通过乙醛酸循环和糖原异生作用转化为糖。植物中游离脂肪酸的降解过程研究得比较清楚, 许多相关的基因已被克隆和描述 (Cornah and Smith, 2002; Graham and Eastmond, 2002; Baker 等, 2006); 但是, 对催化三酰甘油分解代谢第一步反应的脂酶, 其作用的分子机制和调控作用却知之甚少。脂酶在多种植物种子萌发后期被诱导表达 (Huang, 1992), 但在分子水平上还缺乏直接的证据证明脂酶参与脂肪的动员。

近年来, 已从植物中克隆了一些基因, 其编码的蛋白具有三酰甘油脂酶活性 (Eastmond, 2004; Matsui 等, 2004; El-Kouhen 等, 2005)。Ishiguro 等 (2001) 报道拟南芥花粉囊的脂酶基因 *AtDADI*, 具有催化释放游离亚麻酸并合成茉莉酮酸酯的功能, 重组 *AtDADI* 在大肠杆菌中表达磷脂酶 A1 活性, 其氨基酸序列类似于真菌的三酰甘油脂酶。许多来自不同植物的相关基因都与 *AtDADI* 和真菌脂酶基因高度同源, 但其蛋白的生理功能和酶学特征的报道还很少。Matsui 等 (2004) 克隆和描述了番茄的脂酶基因 *LID*, 与拟南芥 *AtDADI* 同源性很高; 在种子萌发过程中其转录水平迅速提高, 并在萌发 4 天后达到最高水平, 之后迅速下降; 而在花和果实中很少表达。因此, 推测其作为催化三酰甘油水解的脂酶, 参与种子萌发过

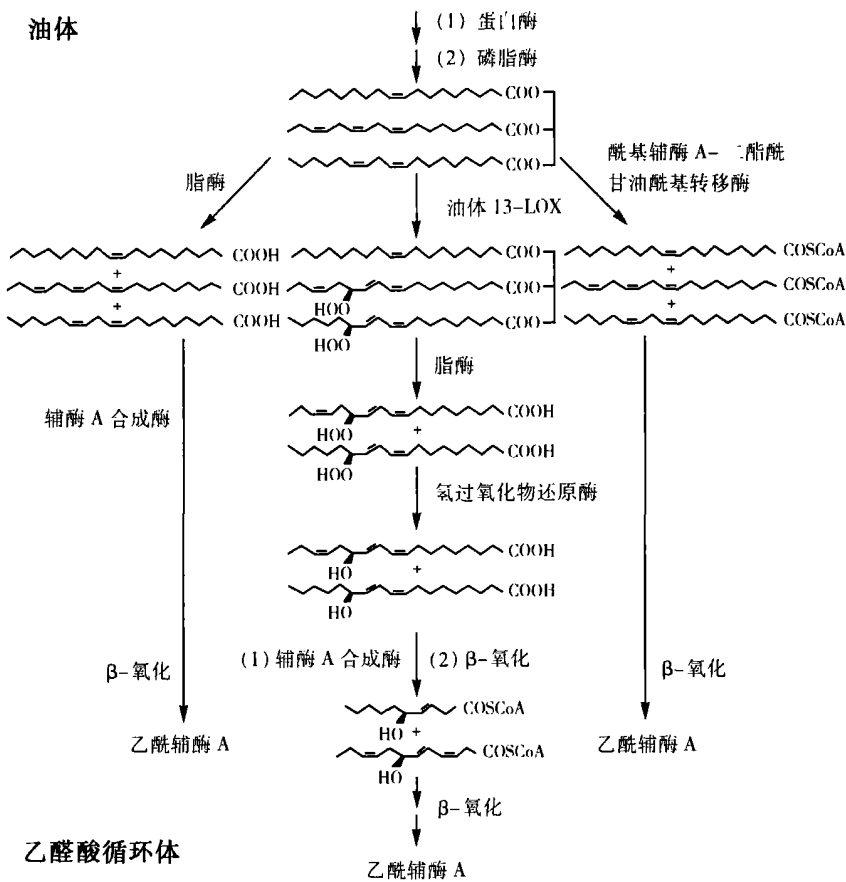


图 3 种子萌发过程中与贮藏油脂降解有关的代谢途径。左：传统的亚油酸的乙醛酸循环体或者过氧化物体降解；中：依赖于 LOX 的多元不饱和脂肪酸的降解；右：假定的不依赖于脂肪酸 CoA 合成酶的贮藏油脂的降解途径（引自 Feussner 等，2001）
Fig. 3 Metabolic pathways involved in the breakdown of storage lipids during seed germination. Left pathway: classical glyoxysomal or peroxisomal degradation of linoleic acid; Middle pathway: LOX-dependent degradation of polyenoic fatty acids; Right pathway: hypothetical fatty acid CoA-synthetase-independent pathway for the degradation of storage lipids (From Feussner *et al.*, 2001)

程中的脂肪动员。Eastmond (2006) 通过对拟南芥糖依赖型 (sdp) 突变体的筛选，分离出种子萌发过程中贮藏油脂动员缺陷型的突变体，发现 sdp1, sdp2 和 sdp3 突变体幼苗的油体缺乏脂酶活性；SDP1 主要在发育种子中表达，绿色荧光标记的 SDP1 融合蛋白表明该蛋白存在于油体表面，编码的蛋白与酵母三酰甘油水解酶 3 以及人类脂肪甘油三酰脂酶共有类 patatin 酰基水解酶的结构域；体内实验证明重组 SDP1 能够水解三酰甘油和甘油二酯，但不能水解单酰基甘油、磷脂、半乳糖酯和胆固醇酯。这些研究结果表明，有关脂肪分解的分子机制可能在真核生物中具有保守性。

2.2 酰基 CoA-二酯酰甘油酰基转移酶途径

Zou 等 (1999) 报道，在油体膜上存在 DA-

GAT，并已成功地进行了分离，推测 DAGAT 催化三酰甘油生成甘油和脂肪酸 S-CoA，脂肪酸 S-CoA 进入乙醛酸循环体，进行 β-氧化。此过程也不依赖 LOX，被称为 DAGAT 途径。Feussner 等 (2001) 已描述了此途径 (图 3)。目前，关于 DAGAT 途径的研究报道不多，需要进一步的实验数据证实此途径的存在。

Millar 等 (2000) 发现 DAGAT 催化三酰甘油生物合成的最后步骤。但是，Zou 等 (1999) 发现其基因的最高转录水平不是在贮藏油脂生物合成的发育种子中，而是在萌发的种子中。因此，推测此酶是通过催化逆向反应参与贮藏油脂的降解。

2.3 脂氧合酶途径

在绝大多数被研究的植物中，三酰甘油中的

多元不饱和脂肪酸 (polyenoic fatty acids) 只有在氧化之后才能被油体表面的脂酶水解释放, 这一氧化过程是由 LOX 催化的。LOX 是含非血红素铁的脂肪酸加双氧酶家族 (family of non-heme-iron-containing fatty acid dioxygenases), 也称脂氧合酶或脂肪加氧酶, 系统命名为亚油酸-氧氧化还原酶 (linoleate: oxygen oxidoreductase, EC 1.13.11.12)。LOX 广泛存在于动植物中 (Rosa hl, 1996; K hn and Thiele, 1999), 植物 LOX 通常存在于植物种子中, 根据亚油酸氧化反应发生的位置而分为 9-LOX 和 13-LOX, 分别催化亚油酸碳氢链的第 9 或第 13 个碳原子上发生氧化反应 (Brash, 1999)。LOX 直接催化三酰甘油的亚油酸酯残基的氧化, 并不需要脂酶的预先参与 (Feussner 等, 1997b)。在这种情况下, 启动脂肪贮藏物质动员的不是脂酶, 而是 LOX (Feussner 等, 1995), 因而是依赖 LOX 的降解途径。

油体 LOX 与其他 LOX 相比, 具有较高的分子量 (约 100 kD)。蛋白质化学特性、亚细胞定位、酶学特征以及独特的功能表明, 13-LOX 明显地不同于幼苗中其他的 LOX, 能直接地专一性地氧化三亚油酸甘油酯 (trilinolein) 成为单、双和三氧化三酰甘油衍生物 (single-, double- and triple-oxygenated triacylglycerol derivatives)。黄瓜 LOX 的最适 pH 为碱性, 专一地将亚油酸氧化成为 13S-氢过氧化物衍生物 (13S-HPOD) (Feussner and Wasternack, 1998; Gerhardt 等, 2005)。已经获得的黄瓜种子油体 13-LOX 的 cDNA 克隆, 在静止种子中不表达, 但在种子的萌发早期强烈表达 (H lne 等, 1996)。随着种子的萌发, 13-LOX 在游离核糖体上合成后首先出现在胞浆中, 其 N 端含有靶信号, 引导新合成的 13-LOX 到达油体的膜, 与磷脂单层结合 (May 等, 2000)。萌发早期黄瓜子叶的免疫化学定位研究表明, 此酶定位于种子油体膜的表面 (Feussner 等, 1996)。在转基因烟草的发育种子中以及转基因黄瓜种子中, 13-LOX 也定位于种子油体膜的表面 (Hause 等, 2000)。在种子萌发早期, 伴随油体膜上的 LOX 蛋白的出现以及随着油体膜的解体, 油体内的三酰甘油与膜上的 13-LOX 接触, 其不饱和脂肪酸被 13-LOX 催化氧化为 (13S, 9Z, 11E)-13-氢过氧化物-9, 11-十八碳二烯酸 [(13S, 9Z, 11E)-13-hydro (pero) xy-9, 11-

octadecadienoic acid, (13S)-H (P) OD]。定位于油体膜上的 LOX 对亚油酸的氧化活性增强了约 4 倍 (Feussner and Wasternack, 1998)。大量的 13-LOX 催化产物出现在油体的三酰甘油酯的成分中 (Feussner 等, 1997b)。黄瓜和向日葵幼苗中油体释放出的游离脂肪酸衍生物大多是 (13S)-H (P) OD (Feussner 等, 1995, 1997a), 而经过脂酶直接水解途径形成的亚油酸只有痕量存在。在体外, 纯化的重组 13-LOX 酶能够氧化三酰甘油亚油酸酯为单、双和三氧化三酰甘油衍生物 (Feussner and K hn, 2000), 这些化合物在黄瓜、向日葵 (*Helianthus* spp.)、万寿菊 (*Calendula officinalis*) 和亚麻 (*Linum usitatissimum*) 的幼苗中都可以检测到; 在萌发 4 d 的黄瓜幼苗中, 三酰甘油酯组成中约 20% 的亚油酸残基为氧化产物 (Feussner 等, 1995)。萌发开始后, 随着油体膜上 13-LOX 的出现, (13S)-H (P) OD 在贮藏油脂中的含量瞬间提高, 油体贮藏脂肪成分中的亚油酸残基含量开始下降, 据此可以推断 13-LOX 参与种子的萌发过程 (Feussner 等, 1997b)。

此外, 还发现脂酶对 (13S)-H (P) OD 具有非常强的专一性。脂酶优先水解 13-LOX 氧化的不饱和脂肪酸, 这一现象在黄瓜、蓖麻 (*Ricinus communis*)、南瓜 (*Cucurbita* spp.)、万寿菊、向日葵、亚麻中都被观察到 (Balkenhohl 等, 1998; Adlercreutz 等, 1997)。油体优先释放出游离的 (13S)-H (P) OD, 进入乙醛酸体进行 β -氧化。这些研究结果说明在油料种子萌发过程中, 存在一个新的贮藏油脂的降解模式 (Feussner 等, 1997b) (图 3), 不同于三酰甘油直接被脂酶水解的传统模式 (Huang, 1993)。在这个新模式中, LOX 催化的贮藏油脂的氧化反应是先于三酰甘油酯的水解而发生的, 在油体膜被破坏后, 13-LOX 催化贮藏的三酰甘油酯发生氧化, 形成氢过氧化物衍生物 (hydroperoxy derivatives), 然后被脂酶降解为游离的氢过氧化多元不饱和脂肪酸 (free hydroperoxy polyenoic fatty acids), 继而被还原为羟基化合物 (hydroxy compounds)。但这一还原过程的还原酶尚未鉴定, 可能有 2 个主要的方式: (1) 谷胱甘肽转硫酶 (glutathione-S-transferase) 在某种条件下行使谷胱甘肽过氧化物酶 (glutathione peroxidase) 的功能 (Weiler, 1997);

(2) 此酶本身就是一种特殊的谷胱甘肽过氧化物酶 (Eshdat 等, 1997)。β-半胱氨酸-过氧化物还原酶 (β-cysteine peroxidoreductases) 是否参与脂质过氧化物的还原反应还有待证实 (Baier and Dietz, 1999)。种子萌发过程中依赖于 13-LOX 的油脂动员模式, 揭示了 13-LOX 全新的生物学功能。此酶能专一性地标记贮藏脂类物质, 使其容易被三酰甘油酯酶降解。现已找到了 LOX 分子上控制加氧位点的关键片断, 但对决定 LOX 的底物专一性的分子结构尚不清楚 (Homung 等, 1999)。这些 LOX 途径的研究结果是基于一些物种的体外生化研究, 这些生化过程还需要在遗传学和生理学方面进一步证实。

3 贮藏油脂动员对降解途径的选择

基于已有的研究数据, 可以肯定传统的不依赖 LOX 的途径和新发现的依赖 LOX 的途径, 在贮藏油脂动员过程中是并存的, 但在种子萌发过程中以那一条降解途径为主, 以及不同的物种之间是否存在差异, 目前还没有答案。在玉米和油菜 (*Brassica napus*) 中, 传统的不依赖 LOX 的降解途径似乎占主导 (Huang, 1993; Fuchs 等, 1996), 而黄瓜、向日葵和亚麻优先选择依赖 LOX 的降解途径。因为在黄瓜、向日葵和亚麻的萌发种子中, 首先, 在油体的单层磷脂膜上可以检测到专一的 LOX, 催化氧化多元不饱和脂肪酸酯 (Feussner and Kühn, 2000); 其次, 这些植物种子的萌发伴随着瞬间出现大量的 LOX 催化产生的多元不饱和酸酯 (Feussner 等, 1997b); 第三, 从萌发种子油体中分离出底物专一性的三酰甘油酯酶, 对氧化了的脂肪酸具有显著地偏好 (Balkenhohl 等, 1998); 第四, 幼苗中提取的油体, 优先释放 LOX 催化氧化了的多元不饱和脂肪酸, 而非氧化的多元不饱和脂肪酸只有很少量的释放 (Feussner 等, 1995)。这些结果说明在这些植物种子的贮藏油脂中, 多元不饱和脂肪酸的降解主要是通过依赖于 LOX 的途径。

尽管饱和脂肪酸如棕榈酸 (palmitate) 也是贮藏油脂的丰富成分, 但其不被任何 LOX 氧化, 因而饱和脂肪酸的动员可能与 LOX 途径无关。涉及依赖 LOX 降解途径的脂肪酸至少要有个双键, 即至少是单烯脂肪酸 (monoenoic fatty acids), 如油

酸 (oleic acid), 才有可能通过油体膜上的 12-去饱和酶的作用, 将酯化的油酸转化为亚油酸, 而进入依赖 LOX 的降解途径 (Samiento 等, 1998)。

在成熟的大豆种子中有 3 种 LOX (LOX1, -2, -3), 在种子萌发开始的几天内这 3 种 LOX 消失, 但在子叶中又重新合成了另外 3 种新的 LOX (LOX4, -5, -6) (Kato 等, 1992)。与黄瓜种子中观察到的结果不同, 大豆种子和幼苗中的 LOX1, -2, -3, -4, -5, -6 同工酶只存在于细胞质和液泡中, 油体表面不含 LOX。此外, 在萌发的大豆幼苗中, 不发生大量的不饱和脂肪酸的氧化反应, 这说明大豆 LOX 不参与油脂动员 (Wang 等, 1999)。因此, 大豆种子萌发的油脂动员所采取的途径是更为复杂的问题 (Fuller 等, 2001; Wang 等, 1999)。

〔参 考 文 献〕

- Stryer L 著, 唐有祺等译, 1990. 生物化学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 292
- Adlercreutz P, Gillezen T, Naube I *et al.* 1997. Vernonia lipase: a plant lipase with strong fatty acid selectivity [J]. *Methods Enzymol*, **284**: 220—232
- Baier M, Dietz KJ, 1999. Alkyl hydroperoxide reductases: the way out of the oxidative breakdown of lipids in chloroplasts [J]. *Trends Plant Sci*, **4**: 166—168
- Baker A, Graham IA, Holdsworth M *et al.* 2006. Chewing the fat: new roles for β oxidation in plant signalling and development [J]. *Trends Plant Sci*, **11** (3): 124—132
- Balkenhohl T, Kühn H, Wasternack C *et al.* 1998. A lipase specific for esterified oxygenated polyenoic fatty acids in lipid bodies of cucumber cotyledons [A]. In: Sánchez J, Cerdá-Olmedo E, Martínez-Frutos E (eds). *Advances in Plant Lipid Research* [M]. Spain: Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla, 320—322
- Bewley JD, Black M, 1983. *Physiology and Biochemistry of Seeds* [M]. Berlin: Springer-Verlag, 177—244
- Brash AR, 1999. Lipoxygenases: occurrence, functions, catalysis, and acquisition of substrate [J]. *J Biol Chem*, **274**: 23679—23682
- Buchanan BB, Gruisen W, Jones RL, 2000. *Biochemistry & Molecular Biology of Plant* [M]. California: American Society of Plant Physiologists, 456—527
- Comah JE, Smith SM, 2002. Synthesis and function of glyoxylate cycle enzymes [A]. In *Plant Peroxisomes* Baker A, Graham IA eds *Biochemistry, Cell Biology and Biotechnological Applications* [M]. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 57—101
- Eastmond PJ, 2004. Cloning and characterization of the acid lipase from

- castor beans [J]. *J Biol Chem*, **279**: 45540—45545
- Eastmond PJ, 2006. Sugar-dependent encodes a patatin domain triacylglycerol lipase that initiates storage oil breakdown in germinating arabidopsis seeds [J]. *The Plant Cell*, **18**: 665—675
- El-Kouhen K, Blangy S, Ortiz E *et al.* 2005. Identification and characterization of a triacylglycerol lipase in Arabidopsis homologous to mammalian acid lipases [J]. *FEBS Lett*, **579**: 6067—6073
- Eshdat Y, Holland D, Faltin Z *et al.* 1997. Plant glutathione peroxidases [J]. *Physiol Plant*, **100**: 234—240
- Feussner I, Wasternack C, Kindl H *et al.* 1995. Lipoxigenase-catalyzed oxygenation of storage lipids is implicated in lipid mobilization during germination [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **92**: 11849—11853
- Feussner I, Feussner I, Hause B *et al.* 1996. Lipid-body lipoxigenase is expressed in cotyledons during germination prior to other lipoxigenase forms [J]. *Planta*, **198**: 288—293
- Feussner I, Balkenhohl TJ, Porzel A *et al.* 1997a. Structural elucidation of oxygenated storage lipids in cucumber cotyledons [J]. *J Biol Chem*, **272**: 21635—21641
- Feussner I, K hn H, Wasternack C, 1997b. Do specific linoleate 13-lipoxigenases initiate β -oxidation [J]? *FEBS Lett*, **406**: 1—5
- Feussner I, Wasternack C, 1998. Lipoxigenase catalyzed oxygenation of lipids [J]. *Fett/Lipid*, **100**: 146—152
- Feussner I, K hn H, 2000. Application of lipoxigenases and related enzymes for the preparation of oxygenated lipids [A]. In: Bornscheuer UT (ed). *Enzymes in Lipid Modification* [M]. Now York: Wiley-VCH, 309—336
- Feussner I, K hn H, Wasternack C, 2001. Lipoxigenase-dependent degradation of storage lipids [J]. *Trends Plant Sci*, **6**: 268—273
- Fuchs C, Vine N, Hills MJ, 1996. Purification and characterization of the acid lipase from the endosperm of castor oil seeds [J]. *J Plant Physiol*, **149**: 23—29
- Fuller MA, Weichert H, Fischer AM, 2001. Activity of soybean lipoxigenase isoforms against esterified fatty acids indicates functional specificity [J]. *Arch Biochem Biophys*, **388**: 146—154
- Gerhardt B, Fischer K, Balkenhohl TJ *et al.* 2005. Lipoxigenase-mediated metabolism of storage lipids in germinating sunflower cotyledons and β -oxidation of (9Z, 11E, 13S)-13-hydroxy-octadeca-9, 11-dienoic acid by the cotyledonary glyoxysomes [J]. *Planta*, **220**: 919—930
- Graham IA, Eastmond PJ, 2002. Pathways of straight and branched chain fatty acid catabolism in higher plants [J]. *Prog Lipid Res*, **41**: 156—181
- Hause B, Weichert H, Hohne M *et al.* 2000. Expression of cucumber lipid body lipoxigenase in transgenic tobacco [J]. *Planta*, **210**: 708—714
- Heller J, 1996. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. Physic nut (*Jatropha curcas* L.) [M]. Rome: International Plant Genetic Resources Institute
- Hlhne M, Nellen A, Schwennesen K *et al.* 1996. Lipid body lipoxigenase characterized by protein fragmentation, cDNA sequence and very early expression of the enzyme during germination of cucumber seeds [J]. *Eur J Biochem*, **241**: 6—11
- Hornung E, Walther M, K hn H *et al.* 1999. Conversion of cucumber linoleate 13-lipoxigenase to a 9-lipoxigenating species by site directed mutagenesis [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **96**: 4192—4197
- Huang AHC, 1992. Oil bodies and oleosins in seeds [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **43**: 177—200
- Huang AHC, 1993. Lipases [A]. In: Moore JTS (ed). *Lipid Metabolism in Plants* [M]. Now York: CRC Press, 473—503
- Ishiguro S, Kwava+Oda A, Ueda J *et al.* 2001. The defective in anther dehiscence gene encodes a novel phospholipase A1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther dehiscence, and flower opening in Arabidopsis [J]. *Plant Cell*, **13**: 2191—2209
- Kato T, Ohta H, Tanaka K *et al.* 1992. Appearance of new lipoxigenases in soybean cotyledons after germination and evidence for expression of a major new lipoxigenase gene [J]. *Plant Physiol*, **98**: 324—330
- Kindl H, 1997. The oxygen-dependent modification of triacylglycerols and phospholipids, the different way of initiating lipid body mobilization [J]. *Z Naturforsch*, **52c**: 1—8
- K hn H, Thiele BJ, 1999. The diversity of the lipoxigenase family [J]. *FEBS Lett*, **449**: 7—11
- Matsui K, Fukutami S, Ishii M *et al.* 2004. A tomato lipase homologous to (DAD1 LeLID1) is induced in post-germinative growing stage and encodes a triacylglycerol lipase [J]. *FEBS Lett*, **569**: 195—200
- May C, Hlhne M, Grau P *et al.* 2000. The N-terminal β -barrel structure of lipid body lipoxigenase mediates its binding to liposomes and lipid bodies [J]. *Eur J Biochem*, **267**: 1100—1109
- Millar AA, Smith MA, Kunst L, 2000. All fatty acids are not equal: discrimination in plant membrane lipids [J]. *Trends Plant Sci*, **5**: 95—101
- Noll F, May C, Kindl H, 2000. Phospholipid monolayer of plant lipid bodies attacked by phospholipase A2 shows 80 nm holes analyzed by atomic force microscopy [J]. *Biophys Chem*, **86**: 29—35
- Rosahl S, 1996. Lipoxigenases in plants-their role in development and stress response [J]. *Z Naturforsch*, **51c**: 123—138
- Samiento C, Garcés R, Mancha M, 1998. Oleate desaturation and acyl turnover in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed lipids during rapid temperature adaptation [J]. *Planta*, **205**: 595—600
- Wang CX, Croftm KPC, Jarlform U *et al.* 1999. Subcellular localization studies indicate that lipoxigenases 1 to 6 are not involved in lipid mobilization during soybean germination [J]. *Plant Physiol*, **120**: 227—235
- Weiler EW, 1997. Octadecanoic acid-mediated signal transduction in higher plants [J]. *Naturwissenschaften*, **84**: 340—349
- Zou J, Wei Y, Jako C *et al.* 1999. The Arabidopsis thaliana TAG1 mutant has a mutation in a diacylglycerol acyltransferase gene [J]. *Plant J*, **19**: 645—653