

综述 Reviews

1-戊烯-3-酮在植物防御反应中的作用

张庆花, 陈迎迎, 张海龙, 沈应柏*

北京林业大学生物科学与技术学院, 北京100083

摘要: 昆虫取食作为一种重要的生物胁迫广泛存在于自然界中。目前, 昆虫取食所诱导的植物防御反应已成为研究热点。1-戊烯-3-酮(1-penten-3-one)作为昆虫取食诱导产生的挥发性小分子酮类物质, 因含有 α,β -不饱和羰基结构, 对植物直接和间接的防御反应具有重要作用。本文较系统地综述了1-戊烯-3-酮在植物防御反应中的作用及机理, 特别对 H_2O_2 、 Ca^{2+} 、 H^+ 跨膜分子、离子流在植物识别1-戊烯-3-酮过程中的初始信号功能、下游防御相关基因表达模式进行了详细分析, 指出了研究中存在的问题, 对未来的研究方向和重点科学问题提出了建议, 以期对1-戊烯-3-酮诱导防御反应的深入研究提供参考。

关键词: 1-戊烯-3-酮; 防御反应; 早期信号; 防御基因; 非损伤微测技术

自然界中, 任意一种植物都不能避免被昆虫取食侵害。由于昆虫有可自由移动的特点, 植物抵御病原菌的超敏反应对其作用甚微(马瑞和董冬2018), 因此, 植物进化出了防御反应来抵御植食性昆虫的取食伤害(Dicke等1999)。防御反应是指植物对昆虫、病原菌侵袭表现出的一系列特异性内部代谢变化和外部结构改变以提高自身生存能力的应变过程, 包括: 外界刺激识别、刺激信号转导、防御基因表达调控、生物活性物的合成积累和防御效应实现等生物过程。其中, 直接防御是指植物通过增加体内有毒的次生代谢产物或防御蛋白如蛋白酶抑制剂(plant protease inhibitor, PI)、抗营养酶类如多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)和一些毒素化合物, 影响昆虫的取食行为及生理代谢过程, 从而达到防御目的; 间接防御是指植物释放特异性挥发物吸引植食性昆虫的天敌消灭害虫, 从而减轻虫害损伤。植物也可以通过识别昆虫口腔分泌物中的特异性激发子诱导下游不同的防御反应(War等2012)。

研究表明, 植物合成和释放的一系列挥发性有机化合物, 包括氨基酸、脂肪酸、萜烯等初级代谢产物(Klee 2010), 在人、动物、昆虫以及微生物的信息交流中具有很多功能(Tieman等2012), 能诱导植物产生直接或间接的防御反应。如氧化脂类、 C_5 挥发物、绿叶性气体(green leaf volatiles, GLVs)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)等不仅影响植物风

味(Goff和Klee 2006; Tieman等2012), 而且在植物对生物胁迫的防御反应中也发挥重要作用(Weber 2002; Farmer等2003)。用低浓度反式-2-己烯醛[(E)-2-hexenal]处理拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)幼苗, 可诱导拟南芥幼苗防御相关基因表达, 包括参与植物次级代谢的基因: 苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、查尔酮合酶(chalcone synthase, CHS)、二氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol reductase, DFR)和HMGR (3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase); JA合成途径相关基因: 脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)和丙二烯氧化物合成酶(allene oxide synthase, AOS); 病原体相关蛋白(pathogenesis-related protein, 包括PR-1和PR-2)基因; 茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)诱导基因*Thi2.1*; 以及营养储藏蛋白(vegetative storage proteins, VSP)基因等(Bate和Rothstein 1998)。越来越多的证据表明, 植物损伤诱导产生的JA以及JA前体12-OPDA (12-oxo-phytodienoic acid)能够激活亲环蛋白(CYP20-3/SAT1)依赖的半胱氨酸生物合成, CYP20-3/SAT1途径是响应胁迫反应的关键, 该途径能够维持细胞内氧化还原稳态并产生对胁迫的适应性(Park等2013)。受损植物产生的GLVs可

收稿 2019-01-09 修定 2019-03-01

资助 国家自然科学基金(31270655)。

* 通讯作者(ybshen@bjfu.edu.cn)。

以诱导无损的拟南芥、棉豆(*Phaseolus lunatus*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)和玉米(*Zea mays*)叶片产生JA, 进而诱导相关防御基表达和挥发物的释放(李新岗等2008)。这些研究证明植物挥发性气体包括绿叶性气体、C₅挥发物、萜类化合物、芳香族化合物、JA和其他含氮含硫化合物等在植物直接和间接防御反应中发挥重要作用。

1-戊烯-3-酮作为一种小分子五碳酮类, 具有 α,β -不饱和羰基结构, 是植物被昆虫取食所诱导释放的一种虫害诱导植物挥发物(van Poecke等2001), 其含有的 α,β -不饱和羰基具有亲电子性, 可诱发活性氧(reactive oxygen species, ROS)产生并激活植物下游防御反应(Almérás等2003)。我们的研究证明, 1-戊烯-3-酮在诱导植物防御反应和增强对小菜蛾(*Plutella xylostella*)抗性等方面发挥着重要作用(董杉杉等2016; 季亚溪等2018)。

1 1-戊烯-3-酮的合成途径

目前, 国内外关于1-戊烯-3-酮的研究极为稀少, 早期研究多集中在探究其合成途径上。Gardner等(1991)研究发现, 13S-HPOT [(9Z,11E,13S,15Z)-13-hydroperoxyoctadeca-9,11,15-trienoic acid]裂解后可以产生13-OTA [(9Z,11E)-13-oxo-9,11-tridecadienoic acid], 并推测这一过程是由LOX催化完成的。随后, Kondo (1995)报道发现一种氢过氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)的同源物可以将13S-HPOT裂解后产生13-OTA和2-戊烯-1-醇(2-penten-1-ol)。同年, Salch等(1995)以成熟的大豆(*Glycine max* cv. Century)种子为实验材料, 在无氧条件下对13S-HPOT的裂解产物作进一步研究, 结果发现其裂解产物包含13-OTA和两种戊醇异构体, 即2-戊烯-1-醇和1-戊烯-3-醇, 这个过程需要多聚不饱和脂肪酸的存在, 且会被LOX抑制剂阻断。番茄脂氧合酶C (tomato lipoxygenase C, TomloxC)为叶绿体上编码13-LOX的关键酶, 当敲除TomloxC后, C₅挥发物的合成量明显减少(Shen等2014)。这些研究都暗示了LOX是1-戊烯-3-醇合成过程中的关键酶之一, LOX催化 α -亚麻酸产生13S-HPOT, 并继续催化13S-HPOT促进其脱OH⁻, 再经过 β -裂解和乙醇脱氢最终产生1-戊烯-3-酮。1-戊烯-3-酮的

合成途径只是 α -亚麻酸代谢途径之一, 除此之外还有两条: 一条在HPL的作用下, 催化13S-HPOT产生顺式-3-己烯醛, 再经过乙醇脱氢酶作用最终产生顺式-3-己烯醇; 另外一条途径是在AOS的作用下将13S-HPOT转化为丙二烯氧化物, 再经过一系列反应产生JA。有研究表明, 1-戊烯-3-醇和顺式-2-戊烯醇等C₅化合物的合成虽然不依赖于HPL, 但在HPL基因沉默的土豆(*Solanum tuberosum*)植株H57中, HPL的活性极弱, 进而导致包括正己醛(hexanal)、反式-2-己烯醛[(E)-2-hexenal]、顺式-3-己醇[(Z)-3-hexenol]和顺式-2-己醇[(E)-2-hexenol]在内的C₆化合物积累也明显减少, 但是C₅化合物的含量却较野生型植株显著增加(Vancanneyt等2001)。Salas等(2006)以拟南芥为材料发现了相似的现象, 将HPL敲除后C₅化合物的含量比野生型高出了4倍。因此1-戊烯-3-酮的生物合成(图1)与C₆化合物以及JA合成途径密切相关。

2 1-戊烯-3-酮与植物防御反应

已有研究证明, JA在植物抵御昆虫取食过程中发挥重要作用。用MeJA熏蒸处理野生型拟南芥后饲喂小菜蛾幼虫, 小菜蛾偏向取食未熏蒸过的拟南芥叶片; 取食未熏蒸拟南芥叶片的小菜蛾体长、体重均显著高于MeJA熏蒸拟南芥饲养的小菜蛾, 说明JA能够激活拟南芥的抗虫性(闫素丽2015)。1-戊烯-3-酮与JA都为 α -亚麻酸代谢途径中的产物, 1-戊烯-3-酮作为小分子C₅化合物, 是植物经昆虫取食诱导所释放的一种虫害诱导植物挥发物(van Poecke等2001), 暗示1-戊烯-3-酮在虫害诱导植物防御反应中也可能发挥重要作用。董杉杉等(2016)研究证明, 与1-戊烯-3-酮熏蒸处理的拟南芥植株相比, 小菜蛾更倾向于选择未经处理的对照植株, 且熏蒸处理植株的叶面积损失量较对照减少了47.75%, 这一结果说明1-戊烯-3-酮处理能改变小菜蛾的取食行为, 同时减少幼虫取食量, 降低拟南芥的叶面积损失, 这可能是通过诱导植株防御反应造成的。为了验证这一假设, 该研究还统计了不同处理下小菜蛾的生长状况, 结果发现1-戊烯-3-酮处理确实抑制了小菜蛾的生长, 取食1-戊烯-3-酮处理植株的小菜蛾幼虫体长较对照缩短了

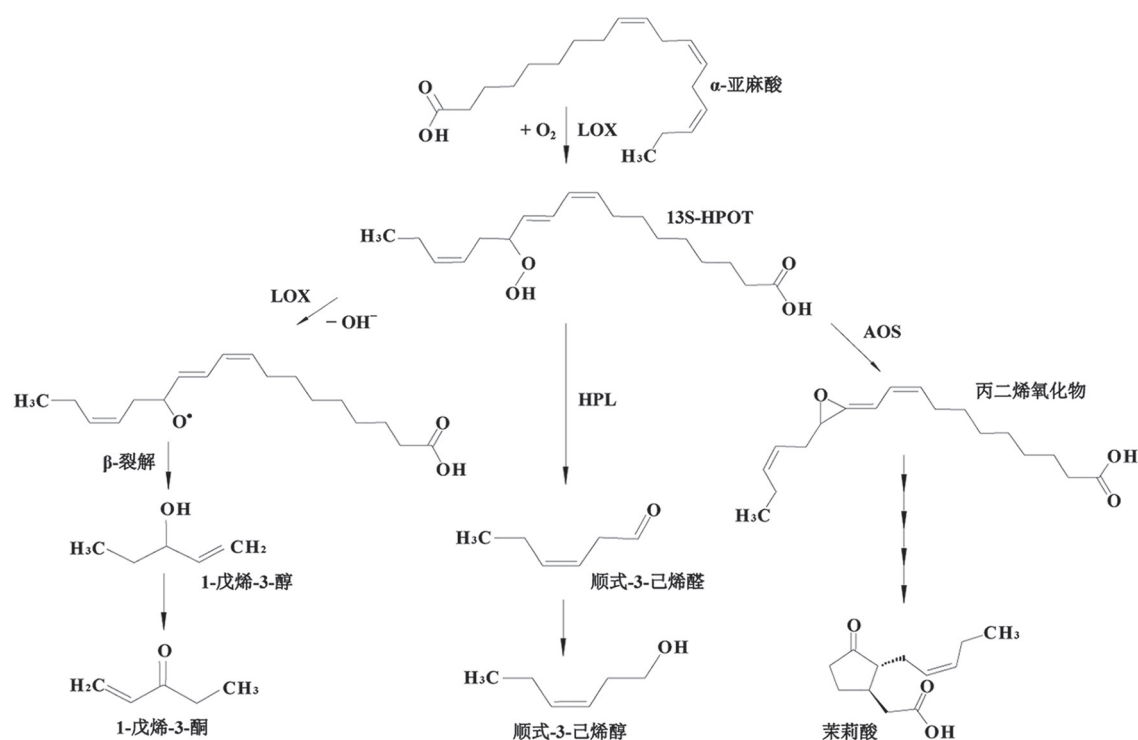


图1 1-戊烯-3-酮合成途径

Fig.1 Synthesis route of 1-penten-3-one

根据Shen等(2014)略作修改。

30.9%、体重减轻了24.02%。以上研究均表明1-戊烯-3-酮能够作为一种防御信号物质诱导拟南芥产生直接防御反应,增强拟南芥对小菜蛾的抗性。

季亚溪等(2018)采用野生型拟南芥和两种突变体拟南芥*rbohD*及*rbohF*(质膜NADPH氧化酶突变体),研究了1-戊烯-3-酮处理后野生型及两种突变体拟南芥的抗虫性,结果发现,野生型拟南芥中1-戊烯-3-酮熏蒸处理组(溶剂甲醇熏蒸)与对照组相比,经1-戊烯-3-酮处理后植株被取食叶面积为(36.0±14.4) cm²,显著低于对照组的(105.9±16.4) cm²,表明1-戊烯-3-酮处理能够增强野生型拟南芥的抗虫性;未经1-戊烯-3-酮熏蒸处理的*rbohD*和*rbohF*突变体对照组拟南芥叶面积损失量分别为(94.4±21.3)和(93.8±19.6) cm²,经1-戊烯-3-酮熏蒸处理的突变体拟南芥叶面积损失量分别为(112.3±45.0)和(104.7±23.4) cm²。1-戊烯-3-酮熏蒸处理组突变体拟南芥与未经1-戊烯-3-酮处理的突变体拟南芥相比抗虫性没有显著差异。后续研究进一步证明,

在*rbohD*和*rbohF*两种突变体中1-戊烯-3-酮处理与否对小菜蛾幼虫体长、体重均无显著影响,表明*rbohD*或*rbohF*的缺失抑制了1-戊烯-3-酮诱导的拟南芥抗虫性,暗示了ROS在1-戊烯-3-酮诱导的抗虫信号通路中发挥着关键作用(数据未发表)。

ROS作为响应胁迫的信号组分,在植物应对昆虫取食的过程中发挥着至关重要的作用(Zebelo和Maffei 2015),而ROS的积累依赖于NADPH氧化酶的激活。研究发现,ROS重要成员H₂O₂可以激活LOX(JA及挥发性气体合成途径关键酶之一),诱导JA合成和积累(Porta和Rocha-Sosa 2002),通过JA信号途径诱导植物产生防御反应。

3 1-戊烯-3-酮诱导植物防御反应的机理

3.1 1-戊烯-3-酮改变植物细胞跨膜分子、离子流

植物遭受昆虫取食后,可在毫秒时间尺度范围改变细胞跨膜离子流,打破质膜离子平衡,使带电离子重新分配,导致质膜电位发生变化,并通过

一系列级联信号的转导激活下游防御反应, 提高抗虫性(Mohanta等2012; Zebelo和Maffei 2015)。

3.1.1 跨膜Ca²⁺流

Ca²⁺是植物细胞内重要的第二信使, 研究发现, 昆虫口腔分泌物能够诱导胞外大量Ca²⁺流入细胞, 并激活胞内钙库释放Ca²⁺, 造成胞质Ca²⁺含量增加, 通过与下游钙受体的结合实现信号的级联传递, 最终诱导下游防御基因表达和防御物质积累(Zebelo和Maffei 2015)。1-戊烯-3-酮作为防御信号物质, 同样引发Ca²⁺的跨膜转运。董杉杉等(2016)利用非损伤微测技术, 发现30 μmol·L⁻¹ 1-戊烯-3-酮处理能够诱导拟南芥叶肉细胞Ca²⁺大量外排, 最快流速可达100 pmol·cm⁻¹·s⁻¹, 显著高于对照组。季亚溪等(2018)进一步用胞内Ca²⁺库抑制剂钆红预处理拟南芥叶肉细胞, 再用1-戊烯-3-酮瞬时处理, 发现与未用抑制剂预处理的对照组相比Ca²⁺外排速度减少了69%, 表明1-戊烯-3-酮所诱导的Ca²⁺外排来源于胞内钙库, 可通过激活胞内钙库导致胞内Ca²⁺浓度升高, 进一步触发下游信号转导途径, 调控防御反应。由于过量的Ca²⁺不能长时间存在于细胞内, 通常需要通过Ca²⁺-ATPase和Ca²⁺/H⁺逆向转运体排出细胞。为验证这一过程, 用质膜Ca²⁺-ATPase抑制剂曙红B和质膜Ca²⁺/H⁺逆向转运体抑制剂MnCl₂和CCCP (carbonyl cyanide 3-chlorophenylhydrazone)预处理拟南芥叶肉细胞, 发现1-戊烯-3-酮引起的Ca²⁺外排速度分别减少了61%和44%, 说明1-戊烯-3-酮诱导的胞质高浓度Ca²⁺确实通过质膜Ca²⁺-ATPase和质膜Ca²⁺/H⁺逆向转运体排出细胞, 使胞内Ca²⁺浓度恢复到静息状态, 完成一次Ca²⁺信号传递过程。

3.1.2 跨膜H⁺流

植物受到外界刺激后, 质膜电位首先发生变化。作为改变质膜电位的重要组分, H⁺跨膜转运使细胞内外形成跨膜的电化学势梯度, 为其他离子次级转运提供质子动力。此外, H⁺还参与维持细胞内外pH平衡, 胞内pH的变化对于调节各种酶的活性至关重要(Yang等2007)。董杉杉(2016)研究发现, 30 μmol·L⁻¹ 1-戊烯-3-酮瞬时刺激拟南芥叶肉细胞能促进H⁺急剧内流, 在反应的峰值阶段(peak-response), H⁺平均内流速度约为270 pmol·cm⁻¹·s⁻¹,

与对照组差异显著; 而Ca²⁺/H⁺逆向转运体抑制剂MnCl₂和CCCP预处理拟南芥叶肉细胞会抑制1-戊烯-3-酮引起的H⁺内流, 且与对照组没有显著差异, 说明1-戊烯-3-酮诱导的拟南芥叶肉细胞H⁺内流是由Ca²⁺/H⁺逆向转运体介导的。

3.1.3 H₂O₂流

H₂O₂作为一种逆境响应信号, 能诱导植物产生防御反应。大量研究证明, 昆虫取食会引起植株H₂O₂含量迅速增加(Qi等2017; 季亚溪等2018)。季亚溪等(2018)利用激光共聚焦显微技术检测了经1-戊烯-3-酮处理拟南芥叶肉细胞H₂O₂含量的变化, 结果发现, 随1-戊烯-3-酮处理时间延长, 叶肉细胞内H₂O₂含量逐渐增加, 在检测时间范围内最高可比对照增加125%。NADPH氧化酶抑制剂二联苯碘(diphenylene iodonium, DPI)处理能显著抑制1-戊烯-3-酮所诱导的H₂O₂含量的增加; 在拟南芥突变体*rbohD*及*rbohF*中, 也发现相似现象, 说明1-戊烯-3-酮激活了NADPH氧化酶持续产生H₂O₂, 诱导植物产生抗虫性。

H₂O₂、Ca²⁺、H⁺都是响应1-戊烯-3-酮的早期信号。以上研究发现, 1-戊烯-3-酮能够诱导拟南芥叶肉细胞持续产生H₂O₂, 诱导Ca²⁺大量外排和H⁺内流。有研究认为, 质膜NADPH氧化酶活性受Ca²⁺浓度正向调节(Richards等2014)。为了探究三者之间的关系, 季亚溪等(2018)利用NADPH氧化酶抑制剂DPI对材料进行预处理, 发现该抑制剂能够显著抑制1-戊烯-3-酮诱导的Ca²⁺外排和H⁺内流, 说明1-戊烯-3-酮诱导的H₂O₂信号位于Ca²⁺信号和H⁺信号上游。该研究还发现, 用胞内钙库抑制剂钆红预处理拟南芥叶肉细胞, 再外源加入1-戊烯-3-酮处理, H⁺流速比仅用1-戊烯-3-酮处理减少了41%, 说明Ca²⁺信号诱导了H⁺的内流。综上所述, 1-戊烯-3-酮首先引起拟南芥叶肉细胞H₂O₂的积累, 进一步激活胞内钙库释放大量Ca²⁺到胞质中, 通过钙泵以及钙氢逆向转运体运至胞外, 同时介导了跨膜H⁺内流, 进而引起胞外碱化或质膜去极化, 激活下游相关防御信号转导途径。有趣的是, 张婷利用同样含有α, β-不饱和羰基结构的反式-2-己烯醛处理拟南芥叶肉细胞, 却发现反式-2-己烯醛首先通过某种途径激活了Ca²⁺通道, 使Ca²⁺浓度升高, 进而提

高质膜NADPH氧化酶的活性,产生 H_2O_2 ,引起 H_2O_2 积累,最终激活 H^+ 内向转运体或抑制质膜 H^+ -ATPase的活性,诱导 H^+ 相对内流增加,导致了胞外环境碱化和质膜去极化等防御信号事件(数据未发表)。这表明植物可以通过离子流的变化来识别不同的刺激。

3.2 1-戊烯-3-酮激活了JA相关途径

1-戊烯-3-酮诱导的抗虫性与JA信号途径密切相关。JA作为植物内源激素的重要成员,在调节植物生长发育和应对各种胁迫时扮演着不可或缺的角色(Wasternack和Hause 2013)。当植物受到机械损伤或植食性昆虫攻击时,植物体内的JA几分钟内就开始合成,JA的生物活性分子茉莉酸-异亮氨酸(jasmonic-isoleucine, JA-Ile)也很快在受伤部位和系统叶片迅速合成(Bosch等2014)。通过基因芯片技术研究发现,拟南芥遭受菜青虫取食后,与JA途径相关的大量基因发生转录水平的变化(Reymond等2000)。LOX为JA合成途径中的关键酶,当植物受到损伤时LOX可作为限速酶被迅速激活,调控亚麻酸转化为13S-HPOT。1-戊烯-3-酮熏蒸处理拟南芥0.5和2 h测得的转录组结果表明,LOX2和LOX3基因在两个时间点处理下均表达上调且随时间增加表达量增大;LOX4在2 h处理下表达上调;此外,AOS、OPR等合成JA前体物质12-OPDA关键酶的基因表达量均上调,说明1-戊烯-3-酮参与调控JA合成相关途径重要基因,启动了JA的合成,最终导致JA含量积累(数据未发表)。董杉杉利用液相色谱-质谱联用技术研究发现,经1-戊烯-3-酮熏蒸处理8 h后拟南芥叶片中JA含量为 $(182.99 \pm 56.40) \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,显著高于对照组的 $(23.17 \pm 0.87) \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,表明1-戊烯-3-酮能够激发拟南芥叶片中JA含量的增加(数据未发表)。Thi2.1、VSP1、PDF1.2和VSP2为防御相关标志基因,昆虫取食处理或虫害诱导挥发物熏蒸处理会诱导植物体内这些防御相关基因表达显著升高,且这些基因受JA信号途径调控(Hu等2013; Yang等2011)。

董杉杉等(2016)检测到,1-戊烯-3-酮熏蒸处理拟南芥0、4、8、18 h后防御基因VSP2、PDF1.2、Thi2.1表达量显著上调:VSP2基因在处理4、8、18 h表达量分别为对照组的2.6、3.4和5.5倍;PDF1.2

基因在三个时间点的表达量分别为对照组的6.1、4.5和2.5倍;Thi2.1基因在处理4 h时表达量与对照相比无显著差异,而在处理8和18 h的表达量分别为对照组的4.8和9.5倍,暗示1-戊烯-3-酮作为一种信号分子首先诱导JA合成,激活JA信号途径从而激活植株防御基因表达,诱导植物产生防御反应,表明1-戊烯-3-酮可能作为一种防御信号分子,通过JA信号途径起作用。

季亚溪进一步探究了1-戊烯-3-酮熏蒸处理野生型拟南芥和两种突变体拟南芥*rboh*d和*rboh*f后,防御基因Thi2.1、VSP1、PDF1.2和VSP2的表达情况。该研究设计了4个时间节点(0、2、8、16 h),发现在*rboh*d突变体中,Thi2.1和PDF1.2只有在2 h时表达量较对照组显著上调,但在8和16 h该基因的表达量显著降低,使整体表达量均低于对照组;在两种突变体中,1-戊烯-3-酮处理与否对VSP1和VSP2基因表达量均无显著影响,证明*rboh*d和*rboh*f的功能缺失整体抑制了1-戊烯-3-酮诱导的防御基因的上调表达,说明1-戊烯-3-酮首先激活了NADPH氧化酶的活性,进而作用于JA防御信号途径,引起拟南芥抗虫性的增强(数据未发表)。

4 结语及展望

综上所述,1-戊烯-3-酮作为一种气态信号分子在植物防御反应中发挥重要的作用。现有的研究证明1-戊烯-3-酮可以激活质膜NADPH氧化酶产生 H_2O_2 ,进而导致 Ca^{2+} 外排和 H^+ 内流,最终激活下游相关防御信号转导途径。1-戊烯-3-酮还与JA信号系统交叉,启动了JA防御信号网络,上调JA相关防御基因表达量,增强植物抗虫性。

尽管1-戊烯-3-酮在诱导植物防御反应的作用机制方面的研究取得了初步进展,但是依然存在许多亟待解决的问题:1-戊烯-3-酮调控NADPH氧化酶的具体机理还不清楚;1-戊烯-3-酮在除拟南芥外的其他植物中是否也具有相似的防御效应尚有待证明;1-戊烯-3-酮诱导的拟南芥防御反应与JA途径的相互关系仍需全面深入的研究。对这些问题的深入研究将进一步丰富人们对1-戊烯-3-酮作用机理的认识,对探索1-戊烯-3-酮用于植物病虫害的无公害防治提供理论参考。

参考文献(References)

- Alm eras E, Stolz S, Vollenweider S, et al (2003). Reactive electrophile species activate defense gene expression in *Arabidopsis*. *Plant J*, 34 (2): 205–216
- Bate NJ, Rothstein SJ (1998). C₆-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes. *Plant J*, 16 (5): 561–569
- Bosch M, Berger S, Schaller A, et al (2014). Jasmonate-dependent induction of polyphenol oxidase activity in tomato foliage is important for defense against *Spodoptera exigua* but not against *Manduca sexta*. *BMC Plant Biol*, 14: 257
- Dicke M, Gols R, Ludeking D, et al (1999). Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in Lima bean plants. *J Chem Ecol*, 25 (8): 1907–1922
- Dong SS, Zhang T, Yan SL, et al (2016). Defense response to *Plutella xylostella* in *Arabidopsis thaliana* induced by 1-penten-3-one. *Plant Physiol J*, 52 (5): 715–722 (in Chinese with English abstract) [董杉杉, 张婷, 闫素丽等 (2016). 1-戊烯-3-酮诱导拟南芥对小菜蛾的防御反应. *植物生理学报*, 52 (5): 715–722]
- Farmer EE, Alm eras E, Krishnamurthy V (2003). Jasmonates and related oxylipins in plant responses to pathogenesis and herbivory. *Curr Opin Plant Biol*, 6 (4): 372–378
- Gardner HW, Weisleder D, Plattner RD (1991). Hydroperoxide lyase and other hydroperoxide-metabolizing activity in tissues of soybean, *Glycine max*. *Plant Physiol*, 97 (3): 1059–1072
- Goff SA, Klee HJ (2006). Plant volatile compounds: sensory cues for health and nutritional value? *Science*, 311 (5762): 815–819
- Hu P, Zhou W, Cheng Z, et al (2013). *Jav1* controls jasmonate-regulated plant defense. *Mol Cell*, 50 (4): 504–515
- Ji YX, Xu LY, Jiao CY, et al (2018). Role of NADPH oxidase in early signal events induced by 1-penten-3-one in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol J*, 54 (7): 1213–1222 (in Chinese with English abstract) [季亚溪, 许玲玉, 焦春阳等 (2018). NADPH氧化酶在1-戊烯-3-酮诱导的拟南芥早期信号事件中的作用. *植物生理学报*, 54 (7): 1213–1222]
- Klee HJ (2010). Improving the flavor of fresh fruits: genomics, biochemistry, and biotechnology. *New Phytol*, 187: 44–56
- Kondo Y, Hashidoko Y, Mizutani J (1995). An enzymatic formation of 13-oxo-trideca-9,11-dienoic acid from 13-hydroperoxylinolenic acid by a homolytic hydroperoxide lyase in elicitor-treated soybean cotyledons. *Biochim Biophys Acta*, 1255: 9–15
- Li XG, Liu HX, Huang J (2008). Molecular mechanisms of insect pests induced plant defense. *Chin J Appl Ecol*, 19 (4): 893–900 (in Chinese with English abstract) [李新岗, 刘惠霞, 黄建 (2008). 虫害诱导植物防御的分子机理研究进展. *应用生态学报*, 19 (4): 893–900]
- Ma R, Dong D (2018). Research on the interaction mechanism between plants and insects. *Biol Teach*, 43 (1): 65–67 (in Chinese) [马瑞, 董冬 (2018). 植物与昆虫互作机理研究概述. *生物学教学*, 43 (1): 65–67]
- Mohanta TK, Occhipinti A, Zebelo SA, et al (2012). *Ginkgo biloba* responds to herbivory by activating early signaling and direct defenses. *PLoS ONE*, 7 (3): e32822
- Park SW, Li W, Viehhauser A, et al (2013). Cyclophilin 20-3 relays a 12-oxo-phytodienoic acid signal during stress responsive regulation of cellular redox homeostasis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (23): 9559–9564
- Porta H, Rocha-Sosa M (2002). Plant lipoxygenases. Physiological and molecular features. *Plant Physiol*, 130: 15–21
- Qi J, Wang J, Gong Z, et al (2017). Apoplastic ROS signaling in plant immunity. *Curr Opin Plant Biol*, 38: 92–100
- Reymond P, Weber H, Damond M, et al (2000). Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 12 (5): 707–719
- Richards SL, Laohavisit A, Mortimer JC, et al (2014). Annexin 1 regulates the H₂O₂-induced calcium signature in *Arabidopsis thaliana* roots. *Plant J*, 77: 136–145
- Salas JJ, Garc a-Gonz alez DL, Aparicio R (2006). Volatile compound biosynthesis by green leaves from an *Arabidopsis thaliana* hydroperoxide lyase knockout mutant. *J Agr Food Chem*, 54 (21): 8199–8205
- Salch YP, Grove MJ, Takamura H, et al (1995). Characterization of a C-5, 13-cleaving enzyme of 13(S)-hydroperoxide of linolenic acid by soybean seed. *Plant Physiol*, 108 (3): 1211–1218
- Shen J, Tieman D, Jones JB, et al (2014). A 13-lipoxygenase, TomloxC, is essential for synthesis of C5 flavour volatiles in tomato. *J Exp Bot*, 65 (2): 419–428
- Tieman D, Bliss P, McIntyre L, et al (2012). The chemical interactions underlying tomato flavor preferences. *Curr Biol*, 22 (11): 1035–1039
- van Poecke RMP, Posthumus MA, Dicke M (2001). Herbivore-induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: chemical, behavioral, and gene-expression analysis. *J Chem Ecol*, 27 (10): 1911–1928
- Vancanneyt G, Sanz C, Farmaki T, et al (2001). Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (14): 8139–8144

- War AR, Paulraj MG, Ahmad T, et al (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling Behav*, 7 (10): 1306–1320
- Wasternack C, Hause B (2013). Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Ann Bot*, 111: 1021–1058
- Weber H (2002). Fatty acid-derived signals in plants. *Trends Plant Sci*, 7 (5): 217–224
- Yan S (2015). Early defense signal in *Arabidopsis thaliana* against insect herbivory (dissertation). Beijing: Beijing Forestry University, 44–45 [闫素丽(2015). 拟南芥响应昆虫取食的早期信号研究(学位论文). 北京: 北京林业大学, 44–45]
- Yang H, Xie S, Wang L, et al (2011). Identification of up-regulated genes in tea leaves under mild infestation of green leafhopper. *Sci Hortic*, 130 (2): 476–481
- Yang Y, Zhang F, Zhao M, et al (2007). Properties of plasma membrane H⁺-ATPase in salt-treated *Populus euphratica* callus. *Plant Cell Rep*, 26 (2): 229–235
- Zebelo SA, Maffei ME (2015). Role of early signalling events in plant–insect interactions. *J Exp Bot*, 66 (2): 435–448

The role of 1-penten-3-one in plant defense responses

ZHANG Qing-Hua, CHEN Ying-Ying, ZHANG Hai-Long, SHEN Ying-Bai*

College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Herbivores wounding, as an important biotic stress, widely exists in nature. Plant defense response induced by insect feeding has become a hot research area. As a kind of volatile small molecule ketones induced by insect feeding, 1-penten-3-one plays an important role in both direct and indirect plant defense responses because of its α,β -unsaturated carbonyl structure. In order to illustrate its defense mechanism in *Arabidopsis thaliana* response to 1-penten-3-one, the initial signaling events, such as transmembrane H₂O₂, Ca²⁺ and H⁺ fluxes, and the expression patterns of downstream defense-related genes were particularly reviewed. The existing problems in the research field were pointed out, and suggestions on future research directions and key scientific issues were given. This review may assist further studies of the defense responses induced by 1-penten-3-one.

Key words: 1-penten-3-one; defense response; early signal; defense gene; non-invasive microassay

Received 2019-01-09 Accepted 2019-03-01

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31270655).

*Corresponding author (ybshen@bjfu.edu.cn).