

马红义,李 珊,曹 爽,等. MAPK 级联调控作物响应生物胁迫的研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(6):1-10.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.06.001

MAPK 级联调控作物响应生物胁迫的研究进展

马红义,李 珊,曹 爽,李承男,尹 晓

(宁夏大学葡萄酒与园艺学院,宁夏银川 750021)

摘要:促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)是一种蛋白激酶,可以催化底物蛋白质磷酸化,MAPK 级联则是植物中高度保守的信号转导模块,将细胞外刺激转导为细胞内反应,在植物信号转导生物胁迫中起着非常重要的作用。植物 MAPK 的早期研究主要集中在模式植物拟南芥的功能上。基于全基因组测序的结果显示,许多 MAPKs 已在大田作物和园艺作物中被鉴定,如水稻、小麦、玉米、苹果、葡萄和番茄等。生物胁迫(如病害、虫害和杂草危害等)是作物面临的重大挑战,开展作物 MAPK 级联信号通路在生物胁迫下的机理研究至关重要。本文对植物 MAPK 级联及其 3 个成员 MAPKKK、MAPKK、MAPK 基因进行分类,并简要介绍 MAPKKK、MAPKK、MAPK 各亚家族的成员和基本特征。此外,对近些年模式植物拟南芥,大田作物水稻、玉米、小麦和马铃薯等以及一些重要的园艺作物苹果、葡萄、香蕉和梨等的 MAPK 信号通路响应生物胁迫(如病原菌感染、病毒攻击)进行分析和归纳总结,并对其进一步的研究工作进行展望,为 MAPK 级联调控响应生物胁迫在未来的研究过程中提供参考。

关键词:MAPK 级联;作物;生物胁迫;信号转导

中图分类号:S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)06-0001-10

水稻(*Oryza sativa* L.)、玉米(*Zea mays* L.)、小麦(*Triticum aestivum* L.)、马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)等主要大田作物,蔬菜、果树等园艺作物在世界各地都具有重要的经济价值。然而,在生长发育过程中,它们经常受到生物胁迫的影响,严重影响品质和产量^[1]。为了提高作物的抗性水平,作物通常会在抵抗生物胁迫的过程中进化出非常精密又有效的防御机制,包括信号感知、信号转导、转录调控和免疫反应,以减少或避免损伤^[2]。在真核生物中,促分裂原活化蛋白激酶(mitogen activated protein kinase,简称 MAPK)级联是主要的信号转导通路之一,它控制植物中各种生物胁迫^[3]及其他机制如细胞分化^[4-5]、成熟转导^[6]和生长发育^[7]。生物胁迫与非生物胁迫一样,也会通过损害植物来响应生物胁迫^[8]。已有研究证明 MAPK 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)、马铃薯、水稻、玉米、葡萄(*Vitis vinifera* L.)、番茄(*Lycopersicon esculentum*

Mill.)和苹果(*Malus domestica* Borkh.)等不同植物的生物胁迫防御中发挥着关键作用^[9]。目前,研究生物胁迫对作物的伤害以及作物对生物胁迫的响应机制已成为作物抗病性研究的热点之一。

MAPK 级联途径是一种特殊的信号转导机制,在许多植物中具有重要作用。典型的 MAPK 级联由 MAPK(MPK)、MAPK 激酶(MAPKK、MAP2K、MKK 或 MEK)和 MAPK 激酶激酶(MAPKKK、MAP3K 或 MEKK)组成^[10-11]。在经典的 MAPK 级联信号中,MAPKKK 被受刺激的质膜受体激活并向下游传输信号^[12],它是通过对其结构域 S/T-XXXXX-S/T(S/T 是丝氨酸/苏氨酸,X 是任意氨基酸)进行磷酸化而激活的。然后,MAPKK 将 MAPK 活化环中的 TXY(T 为苏氨酸,Y 为酪氨酸,X 为任意氨基酸)基序磷酸化,从而激活 MAPK^[13]。最后,MAPK 激活下游激酶、转录因子、酶和其他反应因子,并将细胞外环境信号传递到细胞中。通过逐级磷酸化,MAPK 级联将信号传递到下游蛋白并激活抗性基因的表达^[14](图 1)。大量研究表明,MAPK 级联通路与作物生长周期的基本发育过程有关,当作物受到生物胁迫时,它能够刺激作物产生生物学响应,以确保植物存活^[15-16]。植物中的 MAPK 级联信号通路具有 2 个主要特征。首先,刺激信号通过 MAPK 级联通路磷酸化的过程逐级向

收稿日期:2023-04-18

基金项目:宁夏自然科学基金(编号:2022AAC03010);宁夏重点研发计划(编号:2022BBF03004)。

作者简介:马红义(1998—),男,宁夏隆德人,硕士研究生,从事果树分子育种相关研究。E-mail:mhy15709587677@163.com。

通信作者:尹 晓,博士,讲师,从事果树分子育种教学和相关研究。
E-mail:yinxiao90@nxu.edu.cn。

下传递,达到信号放大的效果,从而触发细胞内的一系列反应^[17]。其次,MAPK 级联 3 个成员之间的相互作用在不同的细胞活动(如细胞分裂、分化和程序性死亡以及对生物胁迫的各种反应)中是特异性的。越来越多的研究表明,调控 MAPK 表达量可

以增强植物对生物胁迫的耐受性^[18]。近年来,园艺作物和大田作物中的 MAPK 级联功能受到广泛关注。本文综述了大田作物和园艺作物中 MAPK 级联的组成、分类及其在生物胁迫应答中的作用,为研究作物抵抗生物胁迫提供依据。

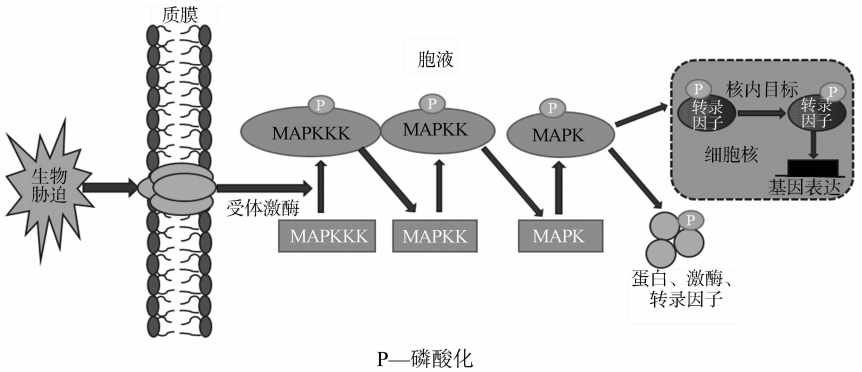


图1 MAPK 级联途径模式

1 作物 MAPK 级联的组成与分类

作物 MAPK 级联通常由 3 个部分组成: MAPKKK、MAPKK、MAPK^[19]。作物基因组中的数量在 MAPK 级联家族中最多,其次是 MAPK,最少的是 MAPKK。近几年来,人们已经陆续从作物中鉴定出许多 MAPK 级联组分(表 1)。在拟南芥中报道了 80 个 MAPKKK、10 个 MAPKK 和 20 个 MAPK^[20]。大田作物中,水稻存在 75 个 MAPKKK、8 个 MAPKK 和 15 个 MAPK^[21];玉米中有 71 个 MAPKKK、9 个 MAPKK 和 19 个 MAPK^[22];小麦中有 155 个 MAPKKK、18 个 MAPKK 和 54 个 MAPK^[23-24];马铃薯基因组中共鉴定出 21 个 MAPK 基因、6 个 MAPKK 基因和 81 个 MAPKKK 基因^[25];棉花(*Gossypium herbaceum* L.)中有 166 个 MAPKKK、23 个 MAPKK 和 52 个 MAPK^[26]。另外,在园艺作物中也有相关报道。苹果基因组中存在 120 个 MAPKKK、9 个 MAPKK 和 26 个 MAPK^[27];葡萄基因组包含 14 个 MAPK、5 个 MAPKK 和 62 个 MAPKKK^[28];香蕉(*Musa acumate* L.)中报道了 77 个 MAPKKK、10 个 MAPKK 和 25 个 MAPK^[29];梨(*Pyrus bretschneideri* R.)中有 100 个 MAPKKK、8 个 MAPKK 和 23 个 MAPK^[30];在番茄中找到 89 个 MAPKKK、5 个 MAPKK 和 16 个 MAPK^[31];辣椒(*Capsicum annuum* L.)中有 60 个 MAPKKK、5 个 MAPKK 和 14 个 MAPK^[25];在黄瓜(*Cucumis sativus* L.)基因组测序中,发现 59 个 MAPKKK、6 个 MAPKK 和 14 个 MAPK^[32];

茄子(*Solanum melongena* L.)基因组中包含 47 个 MAPKKK、4 个 MAPKK 和 12 个 MAPK^[25];在白菜(*Brassica campestris* L.)中找到 112 个 MAPKKK 基因、14 个 MAPKK 和 34 个 MAPK 基因^[33]。

表 1 作物 MAPK 级联的分类和数量

作物类型	作物名称	MAPK 级联基因数量(个)				参考文献
		MAPKKK	MAPKK	MAPK	总数	
模式植物	拟南芥	80	10	20	110	[20]
大田作物	水稻	75	8	15	98	[21]
	玉米	71	9	19	99	[22]
	小麦	155	18	54	227	[23-24]
	马铃薯	81	6	21	108	[25]
	棉花	166	23	52	241	[26]
园艺作物	苹果	120	9	26	155	[27]
	葡萄	62	5	14	81	[28]
	香蕉	77	10	25	112	[29]
	梨	100	8	23	131	[30]
	番茄	89	5	16	110	[31]
	辣椒	60	5	14	79	[25]
	黄瓜	59	6	14	79	[32]
	茄子	47	4	12	63	[25]
	白菜	112	14	34	160	[33]

1.1 MAPKKK

MAPKKK 位于 MAPK 级联途径的最上游,目前在 MAPK 级联家族中它的基因数量最多(表 2)。MAPKKK 在高等植物中分为 3 类:MEKK 亚型、Raf 亚型、ZIK 亚型^[34]。在 MEKK 亚型中,鉴定到 1 个

具有 G(T/S)Px(W/Y/F)MAPEV 的蛋白激酶结构域,大部分 ZIK 亚型都含有 GTPEFMAPE(L/V)Y 结构域,而 Raf 亚型则含有 GTxx(W/Y)MAPE 结构域。在拟南芥中有 80 个 MAPKKK 基因,其中有 21 个属于 MEKK 亚型,48 个属于 Raf 亚型,11 个属于 ZIK 亚型^[20]。随后,人们也相继对大田作物的 MAPKKK 基因进行了系统发育分析,发现水稻的 75 个 MAPKKK 基因中分别有 22 个 MEKK 亚型、43 个 Raf 亚型、10 个 ZIK 亚型^[21];玉米中 MAPKKK 有 71 个成员,其中 26 个属于 MEKK 亚型,37 个属于 Raf 亚型,8 个属于 ZIK 亚型^[22];在小麦中有 155 个 MAPKKK 基因,29 个属于 MEKK 亚型,115 个属于 Raf 亚型,11 个属于 ZIK 亚型^[23];在马铃薯中有 81 个 MAPKKK 基因,22 个属于 MEKK 亚型,43 个属于 Raf 亚型,16 个属于 ZIK 亚型^[25];棉花的 166 个 MAPKKK 基因中有 44 个属于 MEKK 亚型,98 个属于 Raf 亚型,24 个属于 ZIK 亚型^[26]。也有研究对很多园艺植物进行了分析,发现苹果的 120 个 MAPKKK 基因中分别有 11 个 MEKK 亚型、72 个 Raf 亚型、37 个 ZIK 亚型^[27];在葡萄中鉴定出 62 个 MAPKKK,21 个属于 MEKK 亚型,只有 12 个属于 ZIK 亚型,29 个被归入 Raf 亚型^[28];香蕉中 MAPKKK 有 77 个成员,14 个属于 MEKK 亚型,48 个属于 Raf 亚型,15 个属于 ZIK 亚型^[29];在梨中, Raf 亚型中共有 57 个,ZIK 亚型中有 19 个,MEKK 亚型中有 24 个^[30];番茄的 89 个 MAPKKK 成员中, MEKK 亚型有 33 个, Raf 亚型有 40 个,ZIK 亚型有 16 个^[31];在辣椒中有 60 个 MAPKKK 基因,17 个属于 MEKK 亚型,37 个属于 Raf 亚型,6 个属于 ZIK 亚型^[25];黄瓜的 59 个 MAPKKK 基因中分别有 18 个 MEKK 亚型、31 个 Raf 亚型、10 个 ZIK 亚型^[32];在茄子中有 47 个 MAPKKK 基因,14 个属于 MEKK 亚型,28 个属于 Raf 亚型,5 个属于 ZIK 亚型^[25];白菜的 112 个 MAPKKK 基因中分别有 22 个 MEKK 亚型、72 个 Raf 亚型、18 个 ZIK 亚型^[33]。

1.2 MAPKK

MAPKK 共包含 11 个保守的亚型,按照它的蛋白催化区和结构将它分为 4 个不同的亚型,除了 D 亚型之外,其他 3 种亚型在它的第 7 个和第 8 个亚结构域之间都包含着 1 个非常保守的 S/TxxxxS/T 基序。

目前,对于 MAPKK 的发现并不多(表 3),拟南芥中仅有 10 个 MAPKK 成员,其中 3 个为 A 亚型,1

表 2 作物 MAPKKK 的分类和数量

作物类型	作物名称	MAPKKK 基因各亚型的数量(个)				参考文献
		MEKK	Raf	ZIK	总数	
模式植物	拟南芥	21	48	11	80	[20]
大田作物	水稻	22	43	10	75	[21]
	玉米	26	37	8	71	[22]
	小麦	29	115	11	155	[23]
	马铃薯	22	43	16	81	[25]
	棉花	44	98	24	166	[26]
园艺作物	苹果	11	72	37	120	[27]
	葡萄	21	29	12	62	[28]
	香蕉	14	48	15	77	[29]
	梨	24	57	19	100	[30]
	番茄	33	40	16	89	[31]
	辣椒	17	37	6	60	[25]
	黄瓜	18	31	10	59	[32]
	茄子	14	28	5	47	[25]
	白菜	22	72	18	112	[33]

个为 B 亚型,2 个为 C 亚型,4 个为 D 亚型^[20]。在大田作物中,水稻有 8 个 MAPKK 成员,A、C 亚型各有 2 个成员,B 亚型 1 个成员,D 亚型 3 个成员^[21];9 个玉米 MAPKK 成员中,A、C、D 亚型分别含有 2 个 MAPKK 成员,B 亚型含有 3 个^[22];小麦共有 18 个 MAPKK 成员,4 个亚型分别有 3、2、1、12 个^[24];马铃薯的 5 个 MAPKK 成员中,A 亚型有 2 个,B、C、D 亚型各有 1 个^[25];棉花中有 23 个 MAPKK 成员,其中 8 个为 A 亚型,2 个为 B 亚型,4 个为 C 亚型,9 个为 D 亚型^[26]。对园艺作物 MAPKK 基因进行系统发育分析,发现苹果中 A、B、C、D 亚型分别占 3、1、2、3 个^[27];在葡萄 MAPKK 家族成员中,VvMAPKK2 和 VvMAPKK3 与拟南芥 A 组 MAPKK(*AtMAPKK1*、*AtMAPKK2* 和 *AtMAPKK6*)高度同源,VvMAPKK5 与拟南芥 B 组 MAPKK(*AtMAPKK3*)高度同源,VvMAPKK4 与拟南芥 C 组 MAPKK(*AtMAPKK4* 和 *AtMAPKK5*)高度同源,VvMAPKK1 与拟南芥 D 组 MAPKK(*AtMAPKK8*)高度同源^[28];在香蕉的 10 个 MAPKK 成员中,A 亚型只有 1 个,其他 3 种亚型各占 3 个^[29];梨中有 8 个 MAPKK 成员,其中 2 个为 A 亚型,1 个为 B 亚型,2 个为 C 亚型,3 个为 D 亚型^[30];在 5 个番茄 MAPKK 中发现,SIMAPKK1 和 SIMAPKK3 属于 A 亚型,SIMAPKK5 属于 B 亚型,SIMAPKK2 属于 C 亚型,SIMAPKK4 属于 D 亚型^[31];辣椒的 5 个 MAPKK 成员中,只有 A 亚型有 2 个,其他 3 种亚型各有 1 个^[25];6 个黄瓜 MAPKK 成员中,

B、C、D 亚型各有 1 个,A 亚型有 3 个^[32];茄子的 4 个 MAPKK 成员中,每个亚型分别有 1 个^[25];14 个白菜 MAPKK 成员中,A、C 亚型各有 4 个,B 亚型有 1 个,D 亚型有 5 个^[33]。

表 3 作物 MAPKK 的分类和数量

作物种类	作物名称	MAPKK 基因各亚型的数量(个)					参考文献
		A 亚型	B 亚型	C 亚型	D 亚型	总数	
模式植物	拟南芥	3	1	2	4	10	[20]
大田作物	水稻	2	1	2	3	8	[21]
	玉米	2	3	2	2	9	[22]
	小麦	3	2	1	12	18	[24]
	马铃薯	2	1	1	1	5	[25]
	棉花	8	2	4	9	23	[26]
园艺作物	苹果	3	1	2	3	9	[27]
	葡萄	2	1	1	1	5	[28]
	香蕉	1	3	3	3	10	[29]
	梨	2	1	2	3	8	[30]
	番茄	2	1	1	1	5	[31]
	辣椒	2	1	1	1	5	[25]
	黄瓜	3	1	1	1	6	[32]
	茄子	1	1	1	1	4	[25]
	白菜	4	1	4	5	14	[33]

1.3 MAPK

MAPK 是一类广泛存在的丝氨酸/苏氨酸蛋白酶和磷酸化底物,已在 40 多个物种鉴定出来。MAPK 按照其所依赖的 TXY 结构域分成 2 类,一类含有 TEY 结构域,一类含有 TDY 结构域,其中 TEY 基序的亚型可根据其结构特征和序列分为 3 组^[35]。因此,MAPK 成员也分为 A、B、C、D 等 4 个亚型,其中 D 亚型成员较多。在拟南芥的 20 个 MAPK 基因中就有 8 个 D 亚型^[20];水稻中含有 15 个 MAPK,其中有 10 个为 D 亚型^[21];玉米的 19 个 MAPK 中,D 亚型有 11 个^[22];小麦中共有 54 个 MAPK,36 个为 D 亚型^[24];马铃薯中有 21 个 MAPK,14 个为 D 亚型^[25];棉花中有 52 个 MAPK,19 个为 D 亚型^[26]。与其他作物相比,苹果中的 MAPK 基因家族是迄今为止最大的,A、C 亚型均有 5 个,其次是 B 亚型,有 6 个,D 亚型构成最大的进化支,包含 10 个 *MdMAPK*^[27]。虽然葡萄基因组包含的 MAPK 少于拟南芥基因组,但 *VvMAPK* 已分为 5 个亚型,这与其他植物不同,其中 *VvMAPK12* 和 *VvMAPK14* 属于 A 亚型,*VvMAPK9*、*VvMAPK11*、*VvMAPK13* 属于 B 亚型,*VvMAPK4* 和 *VvMAPK8* 属于 C 亚型,D 亚型 MAPK 包括 *VvMAPK1*、*VvMAPK3*、*VvMAPK5*、

VvMAPK6 和 *VvMAPK7*,以及 *VvMAPK2* 和 *VvMAPK10* 属于 E 亚型^[28]。香蕉和梨中分别有 25、23 个 MAPK 成员^[29-30];在番茄基因组中,3 个 MAPK 基因属于 A 亚型,4 个 MAPK 基因属于 B 亚型,2 个 MAPK 基因属于 C 亚型,7 个 MAPK 基因属于 D 亚型^[31]。辣椒、黄瓜、茄子和白菜中分别有 14、14、12、34 个 MAPK 成员^[25,32-33]。

2 生物胁迫下不同作物 MAPK 级联的作用

作物在生长和发育的过程中,除了受多种非生物胁迫的影响,还受病原体入侵、昆虫取食等生物胁迫的威胁^[36]。生物胁迫不仅会损害作物,而且还会减缓其在各个阶段的生长和发育。在过去,很多植物完全被细菌和真菌病害破坏,MAPK 基因家族在响应病原体攻击中就发挥了重要作用,并在各种生物胁迫下调节植物生长和发育^[37]。有研究发现,植物的长期进化形成了一系列抵抗病原体感染的防御机制,如程序性细胞死亡、细胞壁增厚、活性氧(ROS)积累、致病相关蛋白合成、防御基因的转录激活等^[38]。通常情况下,植物在遇到一般危害(如 H₂O₂) 时,水杨酸诱导的蛋白激酶(SA-induced protein kinase,简称 SIPK)和 ROS 共同参与的系统获得抗性(systemic acquired resistance,SAR)后相互协同,构建的体系能长期维持对各种病原菌的抵抗力;当受到诸如病原菌侵染等伤害时,会触发氧化爆发(oxidative burst,简称 OXB)并产生过敏反应。在发生氧化爆发的时候,植物细胞能够生成大量的活性氧,并将与防御基因有关的信号转导通路激活;过敏反应是病原菌胁迫下植物细胞最典型的防御反应之一^[39]。在各种作物中,MAPK 级联已被用于生物胁迫(表 4),并在作物生长发育过程中起着关键作用。

2.1 模式植物

在拟南芥中,MEKK1 不仅在植物生长和对非生物胁迫的反应中起作用,而且在对细菌和真菌病原体的反应中也起作用。Asai 等确定了完整的植物 MAPK 级联通路(MEKK1、MKK4/MKK5 和 MPK3/MPK6),它在鞭毛蛋白受体 FLAGELLIN-SENSING2(FLS2)的下游发挥作用,FLS2 是一种富含亮氨酸重复受体激酶^[40]。该结果也证实,MAPK 通路的活化导致拟南芥对病原菌的耐受性,说明由多种病害引起的信号转导过程会汇集在一起形成一个完整的 MAPK 通路。另一项研究表明,MEKK1、

表 4 MAPK 在不同作物中参与生物胁迫的反应

作物种类	作物名称	基因名称	病原菌	表达量	参考文献
模式植物	拟南芥	<i>MPK3</i> 、 <i>MPK36</i>	灰葡萄孢菌	上调	[43]
大田作物	水稻	<i>MoMKK1</i>	稻瘟病菌	—	[48]
		<i>OsMPKK10.2</i>	水稻条纹病病菌	上调	[50]
	玉米	<i>StBCK1</i>	大斑病菌	—	[54]
	小麦	<i>TaMAPK4</i>	条形柄锈菌	上调	[56]
	马铃薯	<i>StMKK1</i>	致病疫霉、青枯病菌	下调	[59]
		<i>StMKK1</i>	灰霉菌	上调	[59]
		<i>StMPK7</i>	致病疫霉、寄生疫霉	上调	[60]
	棉花	<i>GhMAP3K65</i>	青枯病菌	上调	[64]
园艺作物	苹果	<i>MdMEK4</i> 、 <i>MdMPK3</i>	果生炭疽菌	—	[66]
	葡萄	<i>VviMAPKKK31</i> 、 <i>VviMAPKKK32</i> 、 <i>VviMAPKKK34</i> 、 <i>VviMAPKKK38</i> 、 <i>VviMAPKKK39</i> 、 <i>VviMAPKKK46</i> 、 <i>VviMAPKKK50</i>	白粉菌	上调	[68]
		<i>VviMAPKKK4</i> 、 <i>VviMAPKKK51</i> 、 <i>VviMAPKKK54</i>	白粉菌	下调	[68]
		<i>VvMAPK5</i> 、 <i>VvMAPK6</i>	白粉菌	下调	[69]
		<i>VvMAPK1</i> 、 <i>VvMAPK9</i> 、 <i>VvMAPK10</i>	白粉菌	上调	[69]
		<i>VdMAPK7</i>	尖孢炭疽菌	上调	[70]
	香蕉	<i>MaMAPK1</i> 、 <i>MaMAPK2</i> 、 <i>MaMAPK3</i> 、 <i>MaMAPK6</i>	尖孢镰刀菌	—	[71]
	梨	<i>PbrMAPKKK12</i> 、 <i>PbrMAPKKK13</i> 、 <i>PbrMAPKKK53</i> 、 <i>PbrMAPKKK60</i> 、 <i>PbrMAPKKK65</i> 、 <i>PbrMAPKKK82</i> 、 <i>PbrMAPKKK83</i> 、 <i>PbrMAPKKK96</i>	链格孢菌	上调	[72]
		<i>PbrMAPKKK3</i> 、 <i>PbrMAPKKK9</i> 、 <i>PbrMAPKKK11</i> 、 <i>PbrMAPKKK34</i> 、 <i>PbrMAPKKK80</i> 、 <i>PbrMAPKKK81</i> 、 <i>PbrMAPKKK99</i> 、 <i>PbrMAPKKK100</i>	链格孢菌	上调	[72]
	番茄	<i>MAP3Kε</i>	野油菜黄单胞菌	下调	[76]
		<i>MAP3Kε</i> 、 <i>MAP3Kα</i>	丁香假单胞菌	下调	[76]
		<i>SlMAPKKK</i>	革兰氏阴性细菌、野油菜黄单胞菌、丁香假单胞菌	下调	[75]
	辣椒	<i>MAPK7</i>	大豆疫霉菌、辣椒疫霉菌	—	[78]
	黄瓜	<i>CsMAPKKs</i>	古巴疫霉菌	下调	[32]
		<i>CsMAPKs</i>	古巴疫霉菌	下调	[32]
	茄子	<i>MAPK</i>	青枯菌	—	[81]
	白菜	<i>MAPK</i>	核盘菌	—	[82]

MKK1/MKK2 和 MPK4 形成 MAPK 级联通路,负向调节植物免疫反应^[41]。Raf 基因 *AtEDR1* 负向调节防御并直接调节 MKK4/MKK5 – MPK3/MPK6 级联以微调作物免疫。此外,EDR1 突变体具有高度活化的 MPK3/MPK6 激酶活性和比野生型更高水平的 MPK3/MP6 蛋白,显示 EDR1 负向影响 MKK4/MKK5 蛋白水平^[42]。*MPK3* 和 *MPK6* 对 ACS2 和 ACS6 转录和翻译后上调,对于病原体诱导的乙烯生物合成至关重要^[43]。真菌病原菌灰葡萄孢菌 (*Botrytis cinerea*) 诱导的拟南芥乙烯生物合成受乙烯信号通路的负反馈调控,进一步发现乙烯反应因子 ERF1A 作用于乙烯信号下游,通过间接抑制 ACS2 和 ACS6 的表达,负调控灰葡萄孢诱导的乙烯生物合成。ERF1A 是 MPK3 和 MPK6 的底物,MPK3 和 MPK6 通

过磷酸化激活 ERF1A,增强 ERF1A 抑制乙烯合成和诱导防御素基因表达的功能^[43]。最近的研究表明,MEKK3/MEKK5 – MKK4/MKK5 – MPK3/MPK6 级联路径在植物防御病原体的过程中涉及多条途径,主要包括乙烯与植物保护素的合成、吲哚硫代葡萄糖苷生物合成途径和气孔免疫^[44–47]。由此可见,MAPK 级联途径交互作用构建了拟南芥的防御系统,增强了拟南芥对病原菌的抗性。

2.2 大田作物

在稻瘟病菌 (*Magnaporthe oryzae*) 侵染水稻过程中,内质网胁迫能够活化 MoAtg1 (核心自噬机制中唯一确定的激酶),且能够特异地磷酸化 *MoMKK1* (酿酒酵母 *MKK1/MKK2* 的同源基因),而这种磷酸化是稻瘟菌细胞完整性 (CWI) 通路的激活和致病

性的关键^[48]。在水稻白叶枯病中,过量表达 *OsMKK3* 和 *OsMPK7* 可提高水稻对白叶枯病的抗性,并激活 *OsMKK3 - OsMPK7* 级联反应^[49]。*OsMPKK10.2* 的表达在受水稻条斑病细菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*) 侵染后明显升高,且 *OsMPKK10.2 - OsMPK6* 级联能够正向调节水稻对条斑病的抗性^[50]。另外,水稻中 *AtEDR1* 的同源基因可被茉莉酸 (JA)、水杨酸 (SA) 和内皮素诱导。*EDR1* 抑制基因敲除植物在叶子上出现自发性病变,增强水稻对枯萎病的抵抗性,这种抵抗性与 SA 和 JA 的积累有关^[51]。与水稻中的另一个 Raf 基因 *EDR1* 相似, *ILAI* 也负向调节免疫反应。*ILAI* 主要磷酸化 *MAPKK4* 的 N 末端结构域的苏氨酸,这可能影响 *MAPKK4* 的稳定性。*ILAI* 可以通过磷酸化 *MAPKK4* 的 N 末端结构域来抑制下游 *MAPKK4 - MAPK* 级联通路,从而增强水稻对细菌引起的白叶枯病的抗性^[52]。在研究水稻病毒胁迫方面,水稻被黑条矮缩病毒 (rice black - streaked dwarf virus, RBSDV) 侵染后,会显著诱导受体类蛋白 *OsRPL1* 的表达。通过对 T - DNA 突变体、过表达转基因以及敲除突变体接种病毒,发现 *OsRPL1* 在作物防御病毒侵染中发挥重要作用。进一步研究表明, *OsRPL1* 主要通过影响 PTI 相关基因的表达和 MAPK 的激活,参与病毒诱导的 PTI 反应^[53]。玉米大斑病是由玉米大斑病菌 (*Setosphaeria turcica*) 引起的重要玉米病害,研究克隆玉米大斑病菌 CWI - MAPK 途径中的一个 *MAPKKK* 基因,命名为 *StBCK1*,通过试验分析发现玉米大斑病菌 *StBCK1* 基因调控病菌的致病性^[54]。另外,从玉米中分离出 1 个新的 D 组 MAPK 基因 *ZmMPK17*,发现过表达 *ZmMPK17* 的植物对病毒病原体的抗性增强,致病相关基因的表达显著增加,表明 *ZmMPK17* 可能参与 SA 介导的病原体防御信号通路^[55]。小麦专化型条形柄锈菌 (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, Pst) 利用毒力效应物干扰寄主免疫,引起毁灭性的条锈病。Hasp98 (Pst 效应因子) 与小麦丝裂原活化蛋白激酶 TaMAPK4 相互作用, TaMAPK4 是作物抗条锈病的正调节因子。另外,还证明了 Hasp98 抑制 TaMAPK4 的激酶活性,并且 TaMAPK4 的稳定沉默损害了小麦对条锈菌的抗性。这也表明 Hasp98 作为一种毒力效应因子干扰小麦 MAPK 信号通路,从而促进条锈菌侵染^[56]。在马铃薯致病疫霉的情况下,研究了名为 *StMEK1 - StMPK1/StWIPK* (拟南芥

AtMEK4/AtMEK5 - AtMPK6/AtMPK3 的直系同源物) 的 MAPK 级联,其在生物胁迫下有助于增强马铃薯中的免疫性^[57]。*StMKK1* 的马铃薯负性免疫调节因子也被致病疫霉 RXLR 效应子稳定和靶向^[58]。另外, *StMKK1* 通过负调控 PTI (PAMP - triggered immunity) 反应以及水杨酸 (SA) 信号通路,降低马铃薯对致病疫霉 (*Phytophthora infestans*) 和青枯假单胞杆菌 (*Ralstonia solanacearum*) 的抗性,提高马铃薯对灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 的抗性,从而在植物免疫中发挥双重功能^[59]。同时,对马铃薯 *StMKK1* 的上游 MAPK 蛋白进行研究,结果表明, *StMPK7* 与 *StMKK1* 之间存在着相互作用,并被 *StMKK1* 磷酸化,所以 *StMPK7* 是 *StMKK1* 的直接上游信号分子,而且 *StMPK7* 还对致病疫霉菌和寄生疫霉菌 (*P. parasitica*) 的抗性进行正调控^[60];同时,组成性激酶活性的 *StMPK7* 在本氏烟草叶片中过表达能够触发依赖于 *SGT1/RAR1* 基因的植物细胞死亡,而 *StMPK7* 引发的植物细胞死亡则可以被水杨酸羟化酶 (NahG) 完全抑制,这说明 *StMPK7* 可以通过对水杨酸信号途径的影响来调节植物的免疫反应^[60]。在马铃薯中也鉴定出 3 种 MAPK: *StMPK4*、*StMPK6* 和 *StMPK7/WRY33*,它们是拟南芥属 MAPK *AtMPK4*、*AtMPK5*、*AtMPK11* 和 *AtMPK12* 的直系同源物^[61];同样,活化的 *MPK3/MPK6* 随后增强防御相关基因的表达,如编码果糖激酶 *FRK1* 和转录因子 *WRKY22* 和 *WRKY29* 的基因,从而提高马铃薯对细菌和真菌的免疫力^[62]。在对马铃薯 Y 病毒的应答中, *StMKK6* 是受最强调控的基因,被一些转录因子如 SIMK 和 SAMK 激活。通过亚细胞定位研究发现, *StMKK6* 在马铃薯防御反应中的参与被证实^[63]。在棉花中, *GhMAP3K65* 通过 SA/JA/ET 和 ROS 信号通路响应病原体感染。*GhMAP3K65* 基因沉默可增强棉花对青枯假单胞杆菌的抗性。相反, *GhMAP3K65* 的过表达增强了对青枯假单胞杆菌的易感性^[64]。又有研究利用病毒介导的基因沉默 (VIGS) 技术,分别获得转基因植株 *GhMKK4*、*GhMPK20*、*GhWRKY40*,并通过酵母双杂交、免疫共沉淀等方法验证三者之间的互作关系;随后,在烟草中过表达 *GhMKK4*、*MPK20*、*GhWRKY40*,发现其对枯萎病高度敏感,证明 *GhMKK4*、*MPK20*、*WRKY40* 对枯萎病抗性具有负向调节作用^[65]。

2.3 园艺作物

有研究在易感苹果品种 Gala 中发现了由果生

炭疽菌(*Colletotrichum fructicola*)感染显著诱导的转录因子 *MdWRKY17*, 过表达 *MdWRKY17* 转基因 *Gala* 表现出对炭疽菌的易感性增强, *MdMPK3* 直接与 *MdWRKY17* 相互作用并磷酸化, 这说明 MAPK 在调节苹果病原菌防御中有着重要作用^[66]。在葡萄中, 由生物营养型子囊菌引起的白粉病对葡萄树生长、浆果品质和葡萄产量具有不利影响^[67]。葡萄在受到白粉菌(*Erysiphe necator* Schw)侵染时, 导致大多数 MAPKKK 基因(*VviMAPKKK46*、*VviMAPKKK50*、*VviMAPKKK31*、*VviMAPKKK32*、*VviMAPKKK39*、*VviMAPKKK38* 和 *VviMAPKKK34*)上调表达, 尤其是 *VviMAPKKK50* 显示出最高表达量。一些 MAPKKK 基因(*VviMAPKKK4*、*VviMAPKKK54* 和 *VviMAPKKK51*)由于白粉病病菌感染而显著下调, 尤其是 *VviMAPKKK54*^[68]; 导致 *VvMAPK5* 和 *VvMAPK6* 基因下调表达, *VvMAPK1* 和 *VvMAPK10* 在被侵染 12、48 h 后上调表达, *VvMAPK9* 基因的表达量还随着被侵染时间而提高^[69]。此外, 有研究发现, *VdMAPK7* 基因受尖孢炭疽菌(*Colletotrichum acutatum*)侵染后, 其表达量呈递增趋势, 表明 *VdMAPK7* 基因过表达能提高番茄对尖孢炭疽菌的抗性^[70]。人们在研究香蕉抗病原菌时, 从香蕉根中克隆了 6 个香蕉 MAPK 基因(*MaMAPK1*、*MaMAPK2*、*MaMAPK3*、*MaMAPK4*、*MaMAPK5* 和 *MaMAPK6*), 经激素诱导 *MaMAPKs* 后, 发现 *MaMAPK1*、*MaMAPK2*、*MaMAPK3* 和 *MaMAPK6* 基因在接种尖孢镰刀菌 4 号生理小种(*Fusarium Oxysporum* f. sp *cubense* Tropical Race 4, FocTR4)后, 在抗性品种中的表达显著上调, 表明这些基因可能参与了香蕉对 FocTR4 的抗性, *MaMAPKs* 可能在香蕉对 FocTR4 感染的抗性中发挥了重要作用^[71]。梨在受到链格孢菌(*Alternaria alternate*)侵染时, 发现大多数 MAPKKK 基因(*PbrMAPKKK12*、*PbrMAPKKK13*、*PbrMAPKKK53*、*PbrMAPKKK60*、*PbrMAPKKK65*、*PbrMAPKKK82*、*PbrMAPKKK83* 和 *PbrMAPKKK96*)与黑斑病抗性相关。另外一些 MAPKKK 基因(*PbrMAPKKK3*、*PbrMAPKKK9*、*PbrMAPKKK11*、*PbrMAPKKK34*、*PbrMAPKKK80*、*PbrMAPKKK81*、*PbrMAPKKK99* 和 *PbrMAPKKK100*)与黑斑病易感性相关, 而 *PbrMAPKKK* 基因正响应梨对黑斑病的抗性生命过程。此外, 病毒诱导的基因沉默(VIGS)表明 *PbrMAPKKK82* 基因增强了对梨黑斑病的抗性^[72]。另外, 也有研究特别证实了 MAPK 信号通路中转录

因子可能在青霉菌侵染梨果实中发挥重要作用, 但是尚无具体的 MAPK 基因功能研究^[73]。在研究番茄抵抗生物胁迫时, 人们发现番茄中的 *MAP3Kε* 可激活 MEK2、创伤诱导蛋白激酶(WIPK)、水杨酸诱导蛋白激酶(SIPK)等下游因子, 从而正向调节与作物免疫相关的细胞死亡, 增强作物免疫力。*MAP3Kε* 基因的敲除, 降低了番茄对野油菜黄单胞菌(*Xanthomonas campestris*)和丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)的抗性。与 *MAP3Kε* 相似, *MAP3Kα* 也属于 MEKK 亚家族, 它是过敏反应和对丁香假单胞菌抗性所必需的。*MAP3Kα* 和 *MAP3Kε* 均通过激活 MEK2 - WIPK/SIPK 来调控细胞死亡^[74-76]。研究表明, *SIMPK1*、*SIMPK2* 和 *SIMPK3* 通过调节番茄茉莉酸的合成和茉莉酸依赖的防御基因表达, 在系统素介导的番茄对昆虫取食的应答中发挥重要作用^[77]。*SIMAPKKK* 通过介导 *SIMAPKKK* - MEK2 - WIPK/SIPK 级联反应, 参与过敏反应(HR)诱导的番茄细胞死亡和对革兰氏阴性细菌(Gram - negative bacteria)病原体的抗病性。*SIMAPKKK* 的沉默降低了番茄对野油菜黄单胞菌和丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)菌株, 导致疾病症状的出现和细菌生长的增强^[76]。研究发现, *MPK7* 在辣椒中参与 ROS 解毒、孢囊萌发、有性卵孢子产生和大豆疫霉菌(*Phytophthora sojae*)感染^[78]。应激激活的 MAPK、*SAK1* 相对表达随着自身 DNA 的应用而增加, 但 *MPK7* 没有。*SAK1* 相对表达的增加表明自身 DNA 介导的信号影响该 MAPK。*SAK1* 参与游动孢子的发育并且是疫霉菌的致病性所必需的。由此可以预测 *MPK7* 的类似组成型表达在辣椒疫霉菌(*Phytophthora capsici*)中^[79]。黄瓜中木霉诱导的 MAPK 参与真菌防御反应^[80]。此外, 使用 qRT - PCR 分析来检查 *CsMAPK* 基因响应于古巴疫霉菌(*Phytophthora cubana*)的表达水平。结果表明, 所有检测的 *CsMAPKs* 在古巴疫霉菌处理后均下调, 并且 *CsMAPKs* 的表达水平在古巴疫霉菌处理后不规则地增加或减小^[32]。在研究茄子青枯病时, 发现 *SmTCP7a* 正向调节由青枯菌引起的青枯病。本研究涉及苯丙素生物合成、MAPK 信号通路、作物激素信号转导和作物病原体之间的相互作用, 并且 MAPK 信号通路在茄子抵抗青枯假单胞杆菌侵染时起到重要作用^[81]。有研究对白菜进行了生理、生化和转录组学分析, 发现大丽轮枝孢激活蛋白(*Verticillium dahliae* Asp2 - like protein, 简称

VDAL) 侵染核盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 的抗性作物时,VDAL 处理的叶片基因差异性表达,这些都是 MAPK 信号通路、作物激素信号转导和作物病原体相互作用,并且与作物免疫相关,表明 VDAL 具有增强白菜作物抗真菌性的巨大潜力^[82]。

3 展望

生物胁迫是大田作物和园艺作物生长发育的主要障碍。MAPK 级联反应通过磷酸化和去磷酸化增强和传递多种应激信号给下游的应答因子,引起一系列应激反应。为了提高作物的生物胁迫耐受性,基因工程技术提供了各种应用^[83];MAPK 级联及其作用机制至关重要。

大量的 MAPKs 基因已被用于研究不同的生物胁迫。有很多试验尽管已在其他作物如玉米、葡萄、马铃薯、水稻、番茄中,进行了多种 MAPKs 基因研究,但很多仅研究了一些基因,这些基因需要鉴定和分析它们在各种生物胁迫条件下的功能仍需进一步研究。在不久的将来,转录组学、蛋白质组学、代谢组学、生物信息学、基因沉默、基因编辑、microRNA 技术、基因突变、DNA 测序等先进方法被用于调控网络的功能分析,可通过在作物中鉴定更多的 MAPKs 基因来控制生物胁迫响应。此外,利用这些先进的方法可以进一步对 MAPKs 进行鉴定和功能分析,获得 MAPKs 突变体和基因工程基因家族,并将其转化到作物中,使其耐受生物胁迫,从而提高大田作物与园艺作物的产量和品质。

参考文献:

- [1] 陈永快,王 涛,廖水兰,等. 逆境及生长调节剂对作物抗逆性的影响综述[J]. 江苏农业科学,2019,47(23):68-72.
- [2] 刘长英. 桑树 G 蛋白信号基因的鉴定与非生物胁迫调控分子机理研究[D]. 重庆:西南大学,2018:19-29.
- [3] 朱晓果. 小麦条锈菌 MAPK 信号通路介导的致病机理及其在抗锈育种中的应用[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2017:16-29.
- [4] 陈 亮,侯岁稳. 植物气孔发育的分子遗传调控[J]. 中国科学(生命科学),2017,47(8):798-807.
- [5] Zhao F Y, Hu F, Zhang S Y, et al. MAPKs regulate root growth by influencing auxin signaling and cell cycle-related gene expression in cadmium-stressed rice[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2013, 20(8):5449-5460.
- [6] 许 燕. *OsMPK4* 在早期胚胎形成中的功能及水稻 MAPK 功能获得型系统构建[D]. 杭州:浙江大学,2020:13-30.
- [7] 单鸿轩,付 畅. 逆境胁迫下植物 MAPK 级联反应途径研究新进展[J]. 核农学报,2017,31(4):680-688.
- [8] Lee H K, Cho S K, Son O, et al. Drought stress-induced RmlH1, a RING membrane-anchored E3 ubiquitin ligase homolog, regulates aquaporin levels via ubiquitination in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. The Plant Cell, 2009, 21(2):622-641.
- [9] 郝丽芬,燕孟娇,房永雨,等. 黑胫病菌侵染过程中油菜响应基因的表达分析[J]. 西北植物学报,2021,41(2):197-211.
- [10] 刘亚菲,张 帆,梁卫红. 水稻 MAPK 级联的功能和作用机制[J]. 中国生物化学与分子生物学报,2021,37(12):1569-1576.
- [11] Cristina M, Petersen M, Mundy J. Mitogen-activated protein kinase signaling in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61:621-649.
- [12] 张文宣,梁晓梅,戴 成,等. 利用 CRISPR/Cas9 技术突变 *BnaMPK6* 基因降低甘蓝型油菜的耐盐性[J]. 作物学报,2023,49(2):321-331.
- [13] 张振才,梁 燕,李 翠. 植物 MAPK 级联途径及其功能研究进展[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2014,42(4):207-214.
- [14] Xie C, Yang L, Gai Y P. MAPKKs in plants: multidimensional regulators of plant growth and stress responses[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(4):4117.
- [15] Zhou H Y, Ren S Y, Han Y F, et al. Identification and analysis of mitogen-activated protein kinase (MAPK) cascades in *Fragaria vesca*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(8):1766.
- [16] de Zelicourt A, Colcombet J, Hirt H. The role of MAPK modules and ABA during abiotic stress signaling[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(8):677-685.
- [17] Zhou M Y, Zhao B B, Li H S, et al. Comprehensive analysis of MAPK cascade genes in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) reveals *SbMPK14* as a potential target for drought sensitivity regulation[J]. Genomics, 2022, 114(2):110311.
- [18] Salisu B S. 陆地棉非生物胁迫相关 MAPK 基因的功能分析[D]. 北京:中国农业科学院,2021:19-23.
- [19] 濮 雪,王凯彤,张 宁,等. 马铃薯 *StMAPKK4* 基因表达分析及互作蛋白筛选与鉴定[J]. 作物学报,2023,49(1):36-45.
- [20] Colcombet J, Hirt H. *Arabidopsis* MAPKs: a complex signalling network involved in multiple biological processes[J]. Biochemical Journal, 2008, 413(2):217-226.
- [21] Rohila J S, Yang Y N. Rice mitogen-activated protein kinase gene family and its role in biotic and abiotic stress response[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49(6):751-759.
- [22] 周秒依,任 雯,赵冰兵,等. 植物 MAPK 级联途径应答的非生物胁迫研究进展[J]. 中国农业科技导报,2020,22(2):22-29.
- [23] Wang M, Yue H, Feng K W, et al. Genome-wide identification, phylogeny and expression profiles of mitogen activated protein kinase kinase kinase (MAPKKK) gene family in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1):668.
- [24] Zhan H S, Yue H, Zhao X, et al. Genome-wide identification and analysis of MAPK and MAPKK gene families in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Genes, 2017, 8(10):284.
- [25] Iftikhar H, Naveed N, Virk N, et al. *In silico* analysis reveals widespread presence of three gene families, MAPK, MAPKK and

- MAPKKK, of the MAPK cascade from crop plants of Solanaceae in comparison to the distantly - related syntenic species from Rubiaceae, coffee[J]. Peer J, 2017, 5: e3255.
- [26] Yin Z J, Zhu W D, Zhang X P, et al. Molecular characterization, expression and interaction of MAPK, MAPKK and MAPKKK genes in upland cotton[J]. Genomics, 2021, 113(1): 1071 - 1086.
- [27] Sun M H, Xu Y, Huang J G, et al. Global identification, classification, and expression analysis of MAPKKK genes; functional characterization of *MdRaf5* reveals evolution and drought - responsive profile in apple[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 13511.
- [28] Çakır B, Kılıçkaya O. Mitogen - activated protein kinase cascades in *Vitis vinifera*[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 556.
- [29] Wang L Z, Hu W, Tie W W, et al. The MAPKKK and MAPKK gene families in banana; identification, phylogeny and expression during development, ripening and abiotic stress [J]. Scientific Reports, 2017, 7: 1159.
- [30] Liang Q, Lin X J, Liu J H, et al. Genome - wide identification of MAPKK and MAPKKK gene family members and transcriptional profiling analysis during bud dormancy in pear (*Pyrus × bretschneideri*) [J]. Plants, 2022, 11(13): 1731.
- [31] Kong F L, Wang J, Cheng L, et al. Genome - wide analysis of the mitogen - activated protein kinase gene family in *Solanum lycopersicum*[J]. Gene, 2012, 499(1): 108 - 120.
- [32] Wang J, Pan C T, Wang Y, et al. Genome - wide identification of MAPK, MAPKK, and MAPKKK gene families and transcriptional profiling analysis during development and stress response in cucumber[J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 386.
- [33] Wu P, Wang W L, Li Y, et al. Divergent evolutionary patterns of the MAPK cascade genes in *Brassica rapa* and plant phylogenetics[J]. Horticulture Research, 2017, 4: 17079.
- [34] 李 娜. 条斑紫菜 *PyMAPK2/3* 在逆境胁迫下的表达分析及 MAPKKK 基因家族的特性解析[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2018: 6 - 27.
- [35] 许机分, 陈泓妃, 王 娜, 等. 真菌 Hog1 MAPK 信号通路研究进展[J]. 生物技术通报, 2022, 38(11): 32 - 40.
- [36] 李子正, 隋鲁鹏, 张蕾蕾, 等. 植物内生昆虫病原真菌在病虫害防治中的研究进展[J]. 中国植保导刊, 2022, 42(12): 18 - 28.
- [37] 周 琪, 付 畅. 植物 MAPK 基因及其在逆境胁迫下的作用[J]. 黑龙江农业科学, 2015(5): 149 - 152.
- [38] 柯晶晶. 青枯菌果胶外切酶 PehC 介导的番茄免疫与应用潜能[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022: 1 - 28.
- [39] 钱恒伟, 迟梦宇, 赵 颖, 等. 稻瘟菌 Rac1 蛋白的原核表达与纯化[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2017, 34(2): 126 - 132.
- [40] Asai T, Tena G, Plotnikova J, et al. MAP kinase signalling cascade in *Arabidopsis* innate immunity [J]. Nature, 2002, 415(6875): 977 - 983.
- [41] Kong Q, Qu N, Gao M, et al. The MEKK1 - MKK1/MKK2 - MPK4 kinase cascade negatively regulates immunity mediated by a mitogen - activated protein kinase kinase kinase in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2012, 24(5): 2225 - 2236.
- [41] Kong Q, Qu N, Gao M H, et al. The MEKK1 - MKK1/MKK2 - MPK4 kinase cascade negatively regulates immunity mediated by a mitogen - activated protein kinase kinase kinase in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2012, 24(5): 2225 - 2236.
- [42] Zhao C Z, Nie H Z, Shen Q J, et al. EDR1 physically interacts with MKK4/MKK5 and negatively regulates a MAP kinase cascade to modulate plant innate immunity [J]. PLoS Genetics, 2014, 10(5): e1004389.
- [43] Wang X Y, Meng H C, Tang Y X, et al. Phosphorylation of an ethylene response factor by MPK3/MPK6 mediates negative feedback regulation of pathogen - induced ethylene biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2022, 49(8): 810 - 822.
- [44] Sun T J, Nitta Y, Zhang Q, et al. Antagonistic interactions between two MAP kinase cascades in plant development and immune signaling[J]. EMBO Reports, 2018, 19(7): e45324.
- [45] Xu J, Meng J, Meng X Z, et al. Pathogen - responsive *MPK3* and *MPK6* reprogram the biosynthesis of indole glucosinolates and their derivatives in *Arabidopsis* immunity [J]. The Plant Cell, 2016, 28(5): 1144 - 1162.
- [46] Su J B, Zhang M M, Zhang L, et al. Regulation of stomatal immunity by interdependent functions of a pathogen - responsive MPK3/MPK6 cascade and abscisic acid[J]. The Plant Cell, 2017, 29(3): 526 - 542.
- [47] Bi G Z, Zhou Z Y, Wang W B, et al. Receptor - like cytoplasmic kinases directly link diverse pattern recognition receptors to the activation of mitogen - activated protein kinase cascades in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2018, 30(7): 1543 - 1561.
- [48] Yin Z Y, Feng W Z, Chen C, et al. Shedding light on autophagy coordinating with cell wall integrity signaling to govern pathogenicity of *Magnaporthe oryzae*[J]. Autophagy, 2020, 16(5): 900 - 916.
- [49] Jalmi S K, Sinha A K. Functional involvement of a mitogen activated protein kinase module, OsMKK3 - OsMPK7 - OsWRK30 in mediating resistance against *Xanthomonas oryzae* in rice [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 37974.
- [50] Ma H G, Chen J E, Zhang Z Z, et al. MAPK kinase 10.2 promotes disease resistance and drought tolerance by activating different MAPKs in rice[J]. The Plant Journal, 2017, 92(4): 557 - 570.
- [51] Shen X L, Liu H B, Yuan B, et al. *OsEDR1* negatively regulates rice bacterial resistance via activation of ethylene biosynthesis [J]. Plant, Cell & Environment, 2011, 34(2): 179 - 191.
- [52] Chen J, Wang L H, Yang Z Y, et al. The rice raf - like MAPKKK *OsILAI* confers broad - spectrum resistance to bacterial blight by suppressing the *OsMAPKK4 - OsMAPK6* cascade [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(10): 1815 - 1842.
- [53] Zhang H H, Chen C H, Li L L, et al. A rice LRR receptor - like protein associates with its adaptor kinase OsSOBIR1 to mediate plant immunity against viral infection [J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(11): 2319 - 2332.
- [54] 王梅娟. 玉米大斑病菌 CWI - MAPK 级联途径中 *SlBCK1* 基因功能的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2012: 10 - 13.
- [55] Pan J W, Zhang M Y, Kong X P, et al. *ZmMPK17*, a novel maize

- group D MAP kinase gene, is involved in multiple stress responses [J]. *Planta*, 2012, 235(4): 661–676.
- [56] Wei J P, Wang X D, Hu Z Y, et al. The *Puccinia striiformis* effector Hsp98 facilitates pathogenicity by blocking the kinase activity of wheat *TaMAPK4* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(1): 249–264.
- [57] Yamamizo C, Kuchimura K, Kobayashi A, et al. Rewiring mitogen – activated protein kinase cascade by positive feedback confers potato blight resistance [J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(2): 681–692.
- [58] Du Y, Chen X K, Guo Y L, et al. *Phytophthora infestans* RXLR effector *PITG20303* targets a potato MKK1 protein to suppress plant immunity [J]. *The New Phytologist*, 2021, 229(1): 501–515.
- [59] Chen X K, Wang W B, Cai P P, et al. The role of the MAP kinase – kinase protein *StMKK1* in potato immunity to different pathogens [J]. *Horticulture Research*, 2021, 8: 117.
- [60] Zhang H X, Li F F, Li Z Z, et al. Potato *StMPK7* is a downstream component of *StMKK1* and promotes resistance to the oomycete pathogen *Phytophthora infestans* [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2021, 22(6): 644–657.
- [61] Virk N, Liu B, Zhang H J, et al. Tomato *SLMPK4* is required for resistance against *Botrytis cinerea* and tolerance to drought stress [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(4): 1211–1221.
- [62] 刘 杰. 马铃薯种质资源的晚疫病抗性评价及转录组分析 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019: 1–15.
- [63] Majeed Y, Zhu X, Zhang N, et al. Functional analysis of mitogen – activated protein kinases (MAPKs) in potato under biotic and abiotic stress [J]. *Molecular Breeding*, 2022, 42(6): 31.
- [64] Zhai N, Jia H H, Liu D D, et al. *GhMAP3K65*, a cotton raf – like MAP3K gene, enhances susceptibility to pathogen infection and heat stress by negatively modulating growth and development in transgenic *Nicotiana benthamiana* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(11): 2462.
- [65] Wang C, He X W, Li Y Z, et al. The cotton MAPK kinase *GhMPK20* negatively regulates resistance to *Fusarium oxysporum* by mediating the MKK4 – MPK20 – WRKY40 cascade [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(7): 1624–1638.
- [66] Shan D Q, Wang C Y, Zheng X D, et al. *MKK4 – MPK3 – WRKY17* – mediated salicylic acid degradation increases susceptibility to *Glomerella* leaf spot in apple [J]. *Plant Physiology*, 2021, 186(2): 1202–1219.
- [67] 郑 婷. 葡萄伤流期树液成分鉴定及其抗病功能研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2019: 15–31.
- [68] Wang G, Lovato A, Polverari A, et al. Genome – wide identification and analysis of mitogen activated protein kinase kinase gene family in grapevine (*Vitis vinifera*) [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 219.
- [69] 王 刚. 葡萄 MAPK 类基因家族的鉴定、表达分析及部分基因的功能验证 [D]. 南京: 南京农业大学, 2014: 65–115.
- [70] 雷 隽, 陈 婷, 刘鑫铭, 等. 刺葡萄 *VdMAPK7* 参与炭疽病胁迫响应的功能分析 [J]. *果树学报*, 2022, 39(11): 2036–2045.
- [71] Wang Z, Jia C H, Li J P, et al. Identification of six mitogen – activated protein kinase (MAPK) genes in banana (*Musa acuminata* L. AAA group, cv. Cavendish) under infection of *Fusarium Oxysporum* f. sp. *cubense* Tropical Race 4 [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(6): 115.
- [72] Zhang Z, Jia L T, Chen Q M, et al. Genome – wide identification of the mitogen – activated protein kinase kinase kinase (MAPKKK) in pear (*Pyrus bretschneideri*) and their functional analysis in response to black spot [J]. *Planta*, 2023, 257(1): 5.
- [73] Zhao L N, Shu Y L, Quan S H, et al. Screening and regulation mechanism of key transcription factors of *Penicillium expansum* infecting postharvest pears by ATAC – seq analysis [J]. *Foods*, 2022, 11(23): 3855.
- [74] Xu Y, Shang K J, Wang C C, et al. *WIPK – NtLTP4* pathway confers resistance to *Ralstonia solanacearum* in tobacco [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(1): 249–261.
- [75] Tajti J, Németh E, Glatz G, et al. Pattern of changes in salicylic acid – induced protein kinase (SIPK) gene expression and salicylic acid accumulation in wheat under cadmium exposure [J]. *Plant Biology*, 2019, 21(6): 1176–1180.
- [76] Melech – Bonfil S, Sessa G. Tomato *MAPKKKε* is a positive regulator of cell – death signaling networks associated with plant immunity [J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(3): 379–391.
- [77] Kandath P K, Ranf S, Pancholi S S, et al. Tomato MAPKs *LeMPK1*, *LeMPK2*, and *LeMPK3* function in the systemin – mediated defense response against herbivorous insects [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(29): 12205–12210.
- [78] Gao J, Cao M N, Ye W W, et al. *PsMPK7*, a stress – associated mitogen – activated protein kinase (MAPK) in *Phytophthora sojae*, is required for stress tolerance, reactive oxygenated species detoxification, cyst germination, sexual reproduction and infection of soybean [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 16(1): 61–70.
- [79] Ferrusquía – Jiménez N I, Serrano – Jamaica L M, Martínez – Camacho J E, et al. Extracellular self – DNA plays a role as a damage – associated molecular pattern (DAMP) delaying zoospore germination rate and inducing stress – related responses in *Phytophthora capsici* [J]. *Plant Pathology*, 2022, 71(5): 1066–1075.
- [80] 王淑霞. 木霉诱导黄瓜对灰霉病的系统抗性及其机理研究 [D]. 石家庄: 河北师范大学, 2012: 11–53.
- [81] Xiao X O, Lin W Q, Feng E Y, et al. Genome – wide identification of binding sites for *SmTCP7a* transcription factors of eggplant during bacterial wilt resistance by ChIP – seq [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(12): 6844.
- [82] Jiang S F, Zheng W W, Li Z W, et al. Enhanced resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in *Brassica rapa* by activating host immunity through exogenous *Verticillium dahliae* Asp2 – like protein (VDAL) treatment [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(22): 13958.
- [83] 崔 雯, 白雪松, 王 建, 等. 脱落酸调控与植物抗病相关次生代谢产物生物合成的研究进展 [J]. *植物医学*, 2022, 1(6): 1–11.