



植物丝裂原活化蛋白激酶级联信号 转导通路研究进展

姜生秀, 李德禄*

(甘肃省治沙研究所, 民勤沙生植物园, 甘肃民勤 733300)

摘要: 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)是酵母、动物和植物等真核生物中普遍存在和高度保守的一类信号转导通路, 由 MAPKKK、MAPKK 和 MAPK 等 3 部分组成, 在应对生物非生物胁迫、激素、细胞分裂调控及植物生长发育等过程中发挥重要作用。该文对近年来国内外有关 MAPK 级联通路的组成、在植株体内的生物学功能以及 MAPK 通路的失活进行了概述, 旨在为今后 MAPK 通路介导的信号转导机制的研究提供参考依据。

关键词: 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK); 信号转导; 生物学功能

中图分类号: Q257 **文献标志码:** A

Research Progress of Mitogen-activated Protein Kinase Signal Transduction Pathway

JIANG Shengxiu, LI Delu*

(Gansu Psammophyte Engineering Technology Research Center, Minqin Desert Botanical Garden, Minqin, Gansu 733300, China)

Abstract: Mitogen-activated protein kinase(MAPK) cascades are highly conserved signaling modules found in all eukaryotes, including fungi, plants and animals. A MAPK cascade generally consists of three components: a MAPKKK (MAPKK kinase), a MAPKK (MAPK kinase) and a MAPK, and they play essential roles in abiotic stresses, hormones, cell division and plant growth and development. In this article, we outlined the compositions, biological functions, inactivation of MAPK cascades, which aimed at providing some references basis for the research of MAPK-mediated signal transduction mechanisms.

Key words: Mitogen-activated protein kinase(MAPK); signal transduction pathway; biological functions

各种外界和内部信号分子调节着植物的生长和发育, 细胞内的受体蛋白通过识别胞外信号分子并将其向下游传递, 从而引起一系列的生物化学反应及蛋白之间的相互作用, 这个过程被叫做细胞信号转导^[1]。信号转导是真核细胞应对外界信号及调节复杂胞内变化的一种重要途径, 在调控细胞增殖、新

陈代谢、变异和生存等细胞过程中发挥重要作用^[2]。

外界环境胁迫下, 植物信号转导通路可分为四大主要类型: 丝裂原活化蛋白激酶级联途径、Ca²⁺依赖信号转导通路、Ca²⁺依赖的盐过敏感(SOS)信号通路和 ABA 信号转导通路^[3]。其中, 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联途径是酵母、动物和植物等真核生物中普遍存在和高度保守的一类信号转导

收稿日期: 2015-12-29; 修改稿收到日期: 2016-05-19

基金项目: 甘肃省自然科学基金(1308RJYA091); 典型沙生植物生态适应机制及其进化策略研究(145RJIA335)

作者简介: 姜生秀(1987—), 女, 硕士, 研究实习员, 主要从事植物抗逆分子生物学研究。E-mail: yanyunjiang1987@163.com

* 通信作者: 李得禄, 副研究员, 主要从事荒漠植物及荒漠化防止研究。E-mail: lidlu2008@163.com

通路^[4]。MAPK 级联途径包括三个功能性串联的蛋白激酶:丝裂原活化蛋白激酶激酶激酶(MAPKKK)、丝裂原活化蛋白激酶激酶(MAPKK)和丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)^[5]。不同的 MAPK 通路感应不同的外界信号刺激。现已证明,在植物中,MAPK 通路在应对生物非生物胁迫、激素、细胞分裂调控及植物生长发育等过程中发挥着重要作用^[4]。

1 MAPK 级联通路的组成

MAPK 级联途径由 MAPKKK-MAPKK-MAPK 三级激酶系统组成,MAPKK 被上游的 MAPKKK 磷酸化,磷酸化位点为 Ser/Thr 残基,该位点氨基酸序列为 SXXXS/T(X 代表任何氨基酸),反过来,MAPKK 磷酸化 MAPK,磷酸化位为 Thr 或 Thr 残基,由此使信号逐级放大并传递到下游^[5]。

1.1 丝裂原活化蛋白激酶激酶激酶(MAPKKK)

MAPKKK 是级联反应的第一部分,被认为是目前 MAPK 级联途径中最复杂和数量最多的部分。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中已被确认有 80 多种,被分为 3 个亚族:MEKKs 亚族,有 21 个;Rafs 亚族,有 48 个;ZIKs 亚族,有 11 个成员^[6]。在 Rafs 亚族中,各蛋白激酶的结构域十分保守,其中功能缺失突变基因 *CTR1*(Constitutive triple response 1)在乙烯介导的信号转导途径中组成性表达,编码负调节子,抑制乙烯诱导基因的表达^[7],Raf 型 *CTR1* 基因 *EDR1* 在植物防御响应中起到负调节作用^[8],*Atlg73660* 是一种 Raf 型 MAPKKK 成员,可以减弱拟南芥的耐盐性^[9]。MAP3K 中的 MEEK 可以被磷酸化激活(即为 MAP4K),也可以被 Ras 或 Rho 家族的小 GTP 结合蛋白结合而产生活性^[10]。MEKKK 型 *ANP1* 基因具有应对氧化胁迫、诱导特异胁迫应答基因的表达及阻止植物激素的功能^[11],如烟 草(*Nicotiana tabacum*) MEKKK 型基因 *NPK1* 能增强转基因植物对非生物胁迫的耐受性^[12]。*AtMEKK1* 和 *AtMEKK4* 可受到渗透、机械损伤和病原的诱导^[6],*AtMEKKs* 亚组中的 *ANPK1s* 与调控 H_2O_2 的信号传导有关^[13]。*NPK1* 蛋白激酶大量存在于侧根原基和根茎顶端分生组织之间,与植物细胞的分裂和增殖有关^[14]。*ZIKs* 亚族中的蛋白激酶主要与 MAPKs 途径的调节子 *ZR1* 的表达作用有关^[15]。

1.2 丝裂原活化蛋白激酶激酶(MAPKK)

植物 MAPKK 在 MAPK 级联途径中的成员数量最小,到目前为止,拟南芥基因组中已报道了至少 60 个 MAPKKK 和 20 个 MAPK,但只有 10 个 MAPKK 被发现。上游的 MAPKKK 感应外界信号,通过 10 个 MAPKK 传递到 20 个 MAPK 中,表明 MAPKK 是上游逆境信号的聚集点,也是下游 MAPK 的分枝点^[5]。MAPKK 是双重特异性激酶,植物 MAPKK 最少的信号序列是 S-T-XX-G-T-X-X-Y-M-X-P-E-R,植物 MAPKK 有保守的 S/T-X5-S/T 序列,而动物激酶的序列为 S/T-X3-S/T;根据氨基酸序列比对将拟南芥的 MAPKK 分为 4 个组,分别为 A、B、C 和 D,其中 C 组和 D 组的 MAPKK 的编码基因不含内含子。植物 MAPKK 的 N 端延伸表明了有一个假定的 MAPK 切入点,序列为[K/R][K/R][K/R]_{x(1-5)}[L/I]_x[L/I],类似在动物 MAPKK 中发现的序列^[15]。另外,MAPKK 有很高的底物特异性。

1.3 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)

MAPK 是级联反应的最后一部分,在连接上游组分和下游底物中起到重要作用^[16],MAPK 能磷酸化特异效应蛋白,从而激活细胞的响应元件。自从苜蓿(*Medicago sativa* Linn.)中首次发现 MAPK 以来,至今在植物中已有大量 MAPK 被发现,基因组测序技术显示在拟南芥中有 20 个 MAPK^[17],水稻(*Oryza sativa*)有 17 个^[18],杨树(*Populus*)有 21 个^[19]。根据编码的蛋白序列的 TXY 基序的不同,可将其分为 TEY 类和 TDY 类,根据系统发生关系将 TEY 类进而划分为 A、B、C 组,TDY 类单独列为 D 组^[20]。据报道,A 类有 *AtMPK3*、*AtMPK6* 和 *OsMAPK5*;B 类有 *AtMPK4* 和 *ZmSIMK1*;C 类有 *AtMPK1*、*AtMPK2*、*PsMPK2* 和 *GhMPK7*。这些 MAPK 在植物胁迫响应和生长发育过程中都发挥着重要作用^[21],如拟南芥的 *AtMPK3* 可被多种环境胁迫激活,氧化胁迫也能激活该激酶^[22];应用 MPK4 的特异性抗体分析显示 *AtMPK4* 参加生物和非生物胁迫应答^[23]; *PsMPK2* 在拟南芥中过表达其活性受机械伤害以及其他胁迫信号诸如 ABA、 H_2O_2 等诱导^[24]。从单子叶植物中获得了详细的 D 类 MAPK 功能资料,如 *OsBWMK1* 诱导 *PR* 基因的表达,并增强了植物抵抗真菌和细菌感染的能力^[25]; *AtMPK9* 优先在保卫细胞中表达,具有功能冗余性,在 ABA 信号通路中对活性氧下游起到正调控的作用^[26]; *AtMPK18* 有能

调节植物细胞皮层微管的功能^[27];棉花(*Gossypium* spp.)*GhMPK16* 的表达受化学和生物信号的诱导^[28]。

2 MAPK 级联反应的功能

植物在整个生命周期中经常受到各种生物和非生物胁迫,干旱、盐和低温等是造成植物减产的主要因素,为应对它们生存的限定因素,植物具有感知和传递刺激信号的能力,其中,MAPK 级联通路将感知到的刺激信号传递到细胞中,然后生物体通过蛋白质的磷酸化和去磷酸化实现对逆境的调控^[29]。

2.1 MAPK 参与的植物化学信号途径

目前已有很多证据证明 MAPK 途径参与了植物化学信号途径,研究较多的植物内源信号分子中,有水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)和吲哚乙酸(IAA)等。*OsBIMK1* 基因的表达受化学分子如 JA、BTH 的诱导^[30]; *OsMSRMK2* 表达受 JA 诱导^[31]; *OsSIPK* 稳定期的 mRNA 分析表明该基因在 2 周大的水稻幼苗中微弱组成型表达,当用环己酰亚胺(CHX)、JA 和 SA 处理时, *OsSIPK* 的转录水平会增强^[32]; *AtMPK4* 在 SA 通路中起到负调控作用,而在 JA 通路中起到正调控作用^[33]。SA 含量的积累不仅造成细胞的死亡,也会激活 MAPK 信号通路。如 Liu 等^[34]发现大豆(*Glycine max*)中 *GmMPK4s* 的沉默导致叶片细胞的死亡和 SA 含量的升高。

2.2 MAPK 参与植物生物胁迫下的信号传导

自然界各种病原体威胁着植物的生长,植物自身形成了多种防御措施,除了化学和物理障碍措施外,还通过病原体诱导措施来保护自己,包括细胞壁增厚、产生植物抗毒素、激活防御基因活性等^[35]。Suzuki 等^[36]用从疫霉菌(*Phytophthora infestans*)衍生而来的一种诱导子处理烟草悬浮细胞时发现,47 kDa 的 MAPK 快速而短暂地被激活。Zhang 等^[37]发现当烟草感染花叶病毒时,烟草中有 2 种 MAPK 被激活,分别是 48 kD 的水杨酸(SA)诱导蛋白激酶(*SIPK*)和 44 kD 的创伤诱导蛋白激酶(*WIPK*)。He 等^[38]从水稻中克隆获得了一种 MAPK 基因 *BWMK1*,该基因在水稻感染稻瘟菌 4 h 后表达。据最近的报道, *AhMPK3* 在转基因烟草中过表达增强了烟草对斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的耐受性^[39], *GhMPK16* 在拟南芥中的异位表达增强了植物的抗病性^[38]。Northern 杂交显示, *GhMPK7* 的转录水平受病原体诱导,转化烟草后,转基因烟草表现出了很强的抵抗烟草炭疽病菌

(*Colletotrichum nicotiana*)和病毒 PVY 的能力,并且 SA 通路基因的转录水平也得到了快速的增强^[40]。可见,MAPK 参与植物生物胁迫下的信号传导。

2.3 MAPK 途径在植物激素信号转导通路中的作用

脱落酸(ABA)在种子萌发、气孔调节和干旱、盐、低温等非生物胁迫中都起到一定的作用,ABA 对逆境胁迫的适应作用主要是通过诱导必要的胁迫相关基因的表达来实现。在糊粉层细胞中,ABA 快速而短暂地激活 MAPK 的活性,而赤霉素(GA)则抑制 MAPK 的转录水平。*PsMAPK3* 在豌豆(*Pisum sativum*)中的表达受 GA、6-BA 诱导^[41],而转 *PsMPK2* 基因拟南芥中 *PsMPK2* 和 *AtMPK1* 及 *AtMPK2* 一样具有 ABA 和 H₂O₂ 耐受性^[42];拟南芥中 ABA 激活 *AtMPK3* 和 *p46MAPK* 的活性^[43],而水稻中 *OsMAPK5* 的活性受 ABA 的激活^[44];棉花 *GhMPK6* 基因参与 ABA 诱导的 *CAT1* 的表达^[45];ABA 可以诱导玉米 *ZmMPK5* 少量表达^[46]; *GhMPK2* 在烟草中过表达致使植物降低对 ABA 的敏感性^[47]。

乙烯是植物生命活动中的重要调节物质,参与植物的果实成熟和花叶衰老等过程,也有诱导防御体系的功能,例如,当烟草受到病原体侵害时,其叶片就会快速诱导蛋白的磷酸化,从而对病原菌起抑制作用^[48]。*TR1*、*ETR2* 和 *EIN4* 是乙烯的受体, *CTR1* 编码一种和 Raf 家族相似的蛋白; *CTR1* 在乙烯信号通路中作为负调控因子,它在乙烯受体的下游,乙烯受体结合并激活 *CTR1*^[49]。很多人认为 MAPK 通路参与了乙烯信号转导,如用乙烯处理烟草叶片后会激活一种 50 kD 大的 MBP 激酶,这种激酶是 *CTR1* 下游的一种 MAPK 激酶^[50]。

植物生长素在植物生长和发育过程中也起到很重要的调节作用,如顶端优势、侧根和根须的形成及微管的变异等。很多研究发现了蛋白激酶和磷酸酶在生长素信号通路中的作用,首先证明了 MAPK 是参与生长素信号转导的一种激酶,将缺少生长素的烟草 BY-2 细胞用合成生长素,即 2,4-二氯苯乙酸(2,4-D)进行处理,结果 46 kD 的 MBP 激酶被快速激活^[51];此外,用生长素处理后,一种磷酸化重组 *AtMPK2* 蛋白激酶的活性也得到了增强。这些结果表明 MAPKK 和 MAPK 在生长素介导的信号转导中发挥着一定的作用^[52]。

2.4 MAPK 与非生物胁迫信号的关系

植物在生存的过程中要应对各种非生物胁迫,包括干旱、高温低温和渗透胁迫等。例如,在拟南芥中,冷和盐胁迫能诱导完整的 MAPK 级联途径:MEKK1-MKK2-MPK4^[53],MAPKK4 和 MAPKK6 被冷和盐诱导,而 MAPKK1 被盐和干旱诱导,MAPKK10-2 只被冷胁迫诱导^[54];烟草的一个 MAPKK 家族 SIPKK,当植物受到创伤之后其表达量升高^[55];大豆 GMK1 的活性在盐胁迫下被激活^[56];黄瓜(*Cucumis sativus* Linn.)CsNMAPK 在转基因烟草中受到盐胁迫和渗透胁迫诱导^[57];苹果砧木山定子(*Malus hupehensis* Rehd. var. *pinyiensis* Jiang)的叶和根中 MhMAPK 的 mRNA 水平被干旱和盐所诱导^[58];在盐和渗透胁迫下,TMKP1 在小麦(*Triticum aestivum* Linn.)中被诱导表达^[59];海蓬子(*Salicornia brachiata*) SbMAPKK 的转录水平被早、冷和盐诱导,并在盐诱导下的转录水平最高^[60]。ZmSIMK1 在拟南芥中的过表达增强了植物的耐盐性,并且诱导了胁迫相关基因 RD29 和 P5CS1 的表达^[61]。水稻中 OsMAPK44 的活性受盐、干旱和氧化胁迫诱导,但不受冷胁迫诱导^[62],而 OsMAPK33 在干旱胁迫下其转录水平升高,而在盐胁迫下转录水平下降^[63]。棉花中, GhMPK2 和 GhMPK16 具有耐受渗透胁迫的能力^[64],将 GhMPK3 转化烟草中增强了转基因烟草的耐旱性和抗氧化性^[65]。

活性氧(ROS)是多种胁迫信号通路的中间信号分子,非生物胁迫导致 ROS 在植物体内的积累,MAPK 级联通路不仅可以被 ROS 诱导,也可以调节 ROS 含量。在渗透胁迫下,烟草中过表达的 ZmMPK7 基因通过调节过氧化物酶(POD)活性降低 ROS 造成的伤害^[66]。水稻中,MAPKKK 的 DSM1 通过 ROS 的清除参与和干旱胁迫有关的信号通路^[67]。当植物受到创伤时,AtMPK8 通过整合 ROS、Ca²⁺ 和蛋白的磷酸化作用对 ROS 的体内平衡起到调节作用^[68]。

另外,已有证据表明低温影响许多植物蛋白的磷酸化位点。Northern 杂交结果表明,ZmMPK17 的转录水平受多种逆境胁迫诱导,在烟草中的过表达增强了植物对低温的耐受性^[69]。Berberich 等^[70]从玉米中分离出了 ZmMPK4,转入烟草中发现该基因增强了转基因植株对低温的耐受性。马郁兰(*Origanum onites* L.) OoMAPKK1 在低温胁迫下表达量明显升高^[71]。在低温条件下,OsMAPK2 的

mRNA 积累量显著升高^[72]。

3 MAPK 通路的失活

MAPK 级联途径的失活和活化同等重要,MAPK 的失活是通过 TXY 域里 Ser 或 Tyr 的去磷酸化来调节。目前,已克隆获得了一些酵母和动物的磷酸化酶,发现它们具有使 MAPK 失活的功能,这类酶至少可以被分为 3 类:双特异性磷酸酶(DsPTPases),能使 MAPK 在 Ser 或 Tyr 位点去磷酸化;酪氨酸磷酸化酶(PTPases),只在 Tyr 位点去磷酸化;丝氨酸/苏氨酸磷酸化酶(PPases)^[52]。DsPTPases 具有活性位点 VXVHCXXGXSR SX-TXXXAY(L/I)M,这个特异的域和 PTPase 有同源性,因此,又可把 PTPase 和 DsPTPases 归为同一类^[73]。

迄今,有很多研究证明了高等植物中 MAPK 的激活伴随蛋白激酶中 Tyr 的磷酸化,这些研究为 MAPK 自磷酸化或 Tyr 位点被磷酸化提供了证据,同时也证明了植物具有酪氨酸磷酸化酶,在 Tyr 位点去磷酸化并且使 MAPK 失活^[74]。拟南芥双特异性磷酸酶 AtDsPTP1 在 Tyr 位点去磷酸化,并使 AtMPK4 失活,导致 AtDsPTP1 在不同的胁迫下于不同组织中组成型表达^[73]。另外,编码 PTPase 的一些基因的表达并不受 MAPK 通路的调节^[75]。拟南芥 AtPTP1 的转录水平受到高盐胁迫诱导和低温的抑制,AtPTP1 具有去磷酸化功能,在体外能使一种 MAPK 失活^[76]。Gupta 等^[77]在研究 MAPK 活性的实验中发现,AtMPK6 的活性受 H₂O₂ 调节,在体外 AtPTP1 能使 AtMPK6 失活;最近从豌豆和大豆中也分离得到 AtPTP1^[78]。Haring 等^[79]从衣藻属(*Chlamydomonas*)中分离出了一种双特异性磷酸酶 VH-PTP13,具有去磷酸化的功能,因此在体外能使紫花苜蓿中的 SIMK 和 MMK2 失活。

4 展 望

MAPK 级联途径作为细胞信号转导途径中重要的组成部分,已有越来越多的 MAPK 基因从植物中克隆获得,并对其功能开展了研究。目前,对于 MAPK 基因功能和作用原理的研究只是现象描述,还存在很多问题,因此,对 MAPK 级联途径的诸多方面还有待进一步探讨。主要包括以下几个方面:(1)植物在进化过程中形成了一套非常完善的感应外界刺激的机制,各种各样的蛋白激酶及同一类激

酶的不同亚类之间在信号传递过程中有交叉作用，所以在现有研究基础上需要进一步弄清各种蛋白激酶之间的相互关系；(2)进一步阐明 MAPK 级联途径的下游事件及在植株体内介导的生化代谢和生理

调控过程；(3)阐明植物中与 MAPK 级联途径相关的信号转导分子途径，以及 MAPK 级联途径与植物细胞中其他信号途径的动态互作关系。

参考文献：

[1] NARINDER K, ANIL K. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plants[J]. *Current Science*, 2005, 6:1 771-1 780.

[2] LIU Y, ZHAO H Y. A computational approach for ordering signal transduction pathway components from genomics and proteomics Data[J]. *BMC Bioinformatics*, 2004, 10:1-6.

[3] XIONG L, SCHUMAKER K S, ZHU J K. Cell signalling during cold, drought and salt stress[J]. *Plant Cell*, 2002, 1: 165-163.

[4] HWA CH M, YANG X C. The AtMKK3 pathway mediates ABA and salt signaling in *Arabidopsis*[J]. *Acta Physiol. Plant*, 2008, 30:277-286.

[5] XU H N, LI K Z, YANG F J. Overexpression of CsNMAPK in tobacco enhanced seed germination under salt and osmotic stresses[J]. *Mol. Biol. Rep.*, 2010, 37:3 157-3 163.

[6] MIZOGUCHI T, IRIE K, HIRAYAMA T, *et al.* A gene encoding a mitogen-activated protein kinase kinase kinase is induced simultaneously with genes for a mitogen • activated protein kinase and an S6 ribosomal protein kinase by touch, cold, and water stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. *National Acad Sciences*, 1996, **93**(2): 765-769.

[7] DAMS P L, BRRY C, KANNAN P, *et al.* GIOVANNONI J. Evidence that CTR1 mediated ethylene signal transduction in tomato is encoded by a multigene family whose members display distinct regulatory features[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2004, 54:387-404.

[8] FRYE C A, TANG D, INNES R W. Negative regulation of defense responses in plants by a conserved MAPKK kinase[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2001, 98:373-378.

[9] GAO L, XIANG C B. The genetic locus At1g73660 encodes a putative MAPKKK and negatively regulates salt tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2008, 67:125-134.

[10] JOHNSON G L, LAPADAT R. Mitogen-activated protein kinase pathways mediated by ERK, JNK, and p38 protein kinases[J]. *Science*, 2002, **298**(5 600):1 911-1 912.

[11] KOVTUN Y, CHIU W L, ZENG W, *et al.* Suppression of auxin signal transduction by a MAPK cascade in higher plants[J]. *Nature*, 1998, 395:716-720.

[12] SHOU H, BORDALLO P, WANG K. Expression of the Nicotiana protein kinase (NPK1) enhanced drought tolerance in transgenic maize[J]. *J. Exp. Bot.*, 2004, 55:1 013-1 019.

[13] KOVTUN Y, CHIU W L, TENA G, *et al.* Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in Plants[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, **97** (6):2 940-2 945.

[14] NISHIHAMA R, SOYANO T, ISHIKAWA M, *et al.* Expansion of the cell plate in plant cytokinesis requires a kinesin-like protein/MAPKKK complex[J]. *Cell*, 2002, **109**(1):87-99.

[15] ZWERGER K, HIRT H. Recent advances in plant MAP kinase signaling[J]. *Biol. Chem.*, 2001, 382:1 123-1 131.

[16] ZHU N, SHAO Y, XU L, *et al.* Gadd45-alpha and Gadd45-gamma utilize p38 and JNK signaling pathways to induce cell cycle G2/M arrest in Hep-G2 hepatoma cells[J]. *Mol. Biol. Rep.*, 2009, 36:2 075-2 085.

[17] KAZUYA I, KAZUO S, GUILLAUME T. Mitogen-activated protein kinase cascades in plants: a new nomenclature [J]. *Trends Plant Sci.*, 2002, 10:1 360-1 385.

[18] REYNA N S, YANG Y. Molecular analysis of the rice MAP kinase gene family in relation to Magnaporthe grisea infection [J]. *Mol. Plant Microbe Interact*, 2006, 19:530-540.

[19] NICOLE M C, HAMEL L P, MORENCY M J, *et al.* Mapping genomic organization and organspecific expression profiles of poplar MAP kinases and MAP kinase kinases[J]. *BMC Genomics*, 2006, 7:223-245.

[20] HAMEL L P, NICOLE M C, SRITUBTIM S, *et al.* Ancient signals: comparative genomics of plant MAPK and MAPKK gene families[J]. *Trends Plant Sci.*, 2006, 11: 192-198.

[21] ZHANG L, XI D M, LI S W. A cotton group C MAP kinase gene, GhMPK2, positively regulates salt and drought tolerance in tobacco[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2011, 77:17-31.

[22] KOVTUN Y, CHIU W L, TENA G, *et al.* Functional analysis of oxidative stress activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**:2 940-2 945.

[23] DESIKAN R, HANCOCK J T, ICHIMURA K, *et al.* Harpin induces activation of the Arabidopsis mitogen-activated protein kinases AtMPK4 and AtMPK6[J]. *Plant Physiol.*, 2001, 126:1 579-1 587.

[24] ORTIZ-MASIA D, PEREZ-AMADOR M A, CARBONELL P, *et al.* Characterization of PsMPK2, the first C1 subgroup MAP kinase from pea (*Pisum sativum* L.) [J]. *Planta*, 2008, 227:1 333-1 342.

[25] CHEONG H, MOON B C, KIM J K. BWMK1, a rice mitogen-activated protein kinase, locates in the nucleus and mediates pathogenesis-related gene expression by activation of a

- transcription factor[J]. *Plant Physiol.*, 2003, 132:1 961-1 972.
- [26] JAMMES F, SONG C, SHIN D, *et al.* MAP kinases MPK9 and MPK12 are preferentially expressed in guard cells and positively regulate ROS-mediated ABA signaling[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2009, 106:20 520-20 525.
- [27] WALIA A, LEE J S, WASTENEYS G, ELLISI B. Arabidopsis mitogen-activated protein kinase MPK18 mediates cortical microtubule functions in plant cells[J]. *Plant J.*, 2009, 59:565-575.
- [28] SHI J, ZHANG L, AN H L. GhMPK16, a novel stress-responsive group D MAPK gene from cotton, is involved in disease resistance and drought sensitivity[J]. *BMC Molecular Biology*, 2011, 12:1-12.
- [29] 韩 静, 罗利军. 水稻 MAPKK 家族基因克隆及转基因研究 [D]. 上海:上海海洋大学, 2009.
- [30] SONG F M, ROBERT M G. OsBIMK1, a rice MAP kinase gene involved in disease resistance responses[J]. *Planta*, 2002, 215:997-1 005.
- [31] AGRAWAL G K, RAKWAL R, IWAHASHI H. Isolation of novel rice (*Oryza sativa* L.) multiple stress responsive MAP kinase gene, OsMSRMK2, whose mRNA accumulates rapidly in response to environmental cues[J]. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2002, 294:1 009-1 016.
- [32] LEE M O, CHO K W, SO H K. Novel rice OsSIPK is a multiple stress responsive MAPK family member showing rhythmic expression at mRNA level [J]. *Planta*, 2008, 227: 981-990.
- [33] SCHWEIGHOFER A, KAZANAVICIUTE V, SCHEIKL E. The PP2C-type phosphatase AP2C1, which negatively regulates MPK4 and MPK6, modulates innate immunity, jasmonic acid, and ethylene levels in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2007, 19:2 213-2 224.
- [34] LIU J Z, HEIDI D, EDWARD B. Soybean homologs of MPK4 negatively regulate defense responses and positively regulate growth and development[J]. *Plant Physiology*, 2011, 11: 1 363-137.
- [35] YANG Y, SHAH J, KLESSIG D F. Signal perception and transduction in plant defense responses[J]. *Genes Dev.*, 1997, 11:1 621-1 639.
- [36] SUZUKI K, SHINSHI H. Transient activation and tyrosine phosphorylation of a protein kinase in tobacco cells treated with fungal elicitor[J]. *Plant Cell*, 1997, 7:639-647.
- [37] ZHANG S, KLESSIG D F. Resistance gene N-mediated de-novo synthesis and activation of a tobacco mitogen-activated protein kinase by tobacco mosaic virus infection[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, 95:7 433-7 438.
- [38] KLOEPFER J W, TUZUN S, KU J A. Proposed definitions related to induced disease resistance[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 1992, 2(4):349-351.
- [39] HE C, FONG S H, YANG D, *et al.* BWMK1, a novel MAP kinase induced by fungal infection and mechanical wounding in rice[J]. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 1999, 12:1 064-1 073.
- [40] SHI J, AN H L, ZHANG L. GhMPK7, a novel multiple stress-responsive cotton group C MAPK gene, has a role in broad spectrum disease resistance and plant development[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2010, 74:1-17.
- [41] KUMAR K R, SRINIVASAN T, KIRTI P B. A mitogen-activated protein kinase gene, AhMPK3 of peanut: molecular cloning, genomic organization, and heterologous expression conferring resistance against *Spodoptera litura* in tobacco[J]. *Mol. Genet Genomics*, 2009, 282:65-81.
- [42] MARCOTE M J, CARBONELL J. Transient expression of a pea MAP kinase gene induced by gibberellic acid and 6-benzyladenine in unpollinated pea ovaries [J]. *Plant Mol. Biol.*, 2000, 44:177-186.
- [43] DOLORES O M, MIGUEL A, PEREZ A. Characterization of PsMPK2, the Wrst C1 subgroup MAP kinase from pea (*Pisum sativum* L.) [J]. *Planta*, 2008, 227:1 333-1 342.
- [44] LU C, HAN M H, GEVARA G A, *et al.* Mitogene activated protein kinase signaling in postgermination arrest development by abscisic acid[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, 99:15 812-15 817.
- [45] XIONG L, YANG Y. Disease resistance and abiotic stress tolerance in rice are inversely modulated by an abscisic acid inducible mitogen-activated protein kinase [J]. *Plant Cell*, 2003, 15:15 745-15 759.
- [46] DING Y, CAO J, NI L, *et al.* ZmCPK11 is involved in abscisic acid-induced antioxidant defence and functions upstream of ZmMPK5 in abscisic acid signalling in maize[J]. *J. Exp. Bot.*, 2013, 64:871-884.
- [47] ZHANG L, XI D M, LI S W. A cotton group C MAP kinase gene, GhMPK2, positively regulates salt and drought tolerance in tobacco[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2011, 77:17-31.
- [48] RAZ V, FLUHR R. Ethylene signaling is transduced via protein phosphorylation events in plants [J]. *Plant Cell*, 1993, 5:2 359-2 368.
- [49] CLARK K L, LARSEN P B, WANG X. Association of the *Arabidopsis* CTR1 Raf-like kinase with the ETR1 and ERS ethylene receptors[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, 95:5 401-5 406.
- [50] SESSA G, RAZ V, SAVALDI S. PK12, a plant dual-specificity protein kinase of the LAMMER family, is regulated by the hormone ethylene[J]. *Plant Cell*, 1996, 8:2 223-2 234.
- [51] MIZOGUCHI T, GOTOH Y, NISHIDA E. Characterization of two cDNAs that encode MAP kinase homologues in *Arabidopsis thaliana* and analysis of the possible role of auxin in activating such kinase activities in cultured cells[J]. *Plant J.*, 1994, 5:111-122.
- [52] IRUTE M, HERIBERT H. MAP kinase pathways: molecular plug-and-play chips for the cell[J]. *Plant Molecular Biology*, 2000, 42:791-806.
- [53] TEIGE M, SCHEIKL E, EULGEM T. The MKK2 pathway

- mediates cold and salt stress signaling in *Arabidopsis*[J]. *Mol. Cell*, 2004, 15:141-152.
- [54] KUMAR K, RAO K P, SHARMA P, *et al.* Differential regulation of rice mitogen activated protein kinase kinase (MKK) by abiotic stresses[J]. *Plant Physiol. Bioch.*, 2008, 46:891-897.
- [55] LIUY, ZHANG S, KLESSIG D F. Molecular cloning and characterization of a tobacco MAP kinase that interacts with SIPK[J]. *Mol. Plant Microbe*, 2000, 13(1):118-124.
- [56] JONG H I, HYOUNGSEOK L, JITAE K. A salt stress-activated mitogen-activated protein kinase in soybean is regulated by phosphatidic acid in early stages of the stress response[J]. *J. Plant Biol.*, 2012, 55:303-309.
- [57] XU H N, LI K Z, YANG F J, *et al.* Overexpression of Cs-NMAPK in tobacco enhanced seed germination under salt and osmotic stresses[J]. *Mol. Biol. Rep.*, 2010, 37:3 157-3 163.
- [58] DUAN K X, YANG H Q, RAN K. Characterization of a novel stress-response member of the MAPK family in *malus hupehensis rehd*[J]. *Plant Mol. Biol. Rep.*, 2009, 27: 69-78.
- [59] IKRAM Z, CHANTAL E, MAJDI T. TMKP1 is a novel wheat stress responsive MAP kinase phosphatase localized in the nucleus[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2010, 73:325-338.
- [60] PRADEEP K A, KAPIL G, BHAVANATH J. Molecular characterization of the *Salicornia brachiata* SbMAPKK gene and its expression by abiotic stress[J]. *Mol. Biol. Rep.*, 2010, 37:981-986.
- [61] GU L K, LIU Y K, ZONG X J. Overexpression of maize mitogen-activated protein kinase gene, ZmSIMK1 in *Arabidopsis* increases tolerance to salt stress[J]. *Mol. Biol. Rep.*, 2010, 37:4 067-4 073.
- [62] MI J J, SEONG K L, BEOM G K. A rice (*Oryza sativa* L.) MAP kinase gene, OsMAPK44, is involved in response to abiotic stresses[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2006, 85: 151-160.
- [63] SEONG K, BEOM G K, TAEK R K. Overexpression of the mitogen-activated protein kinase gene OsMAPK33 enhances sensitivity to salt stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *J. Biosci.*, 2009, 36:139-151.
- [64] ZHANG S, KLESSIG D F. MAPK cascades in plant defense signaling[J]. *Trends Plant Sci.*, 2001, 6(11):520-527.
- [65] LU L, WEI G, LI X. GbMPK3, a mitogen-activated protein kinase from cotton, enhances drought and oxidative stress tolerance in tobacco[J]. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.*, 2013, 2: 153-162.
- [66] ZONG X J, LI D P, GU L K. Absciscic acid and hydrogen peroxide induce a novel maize group C MAP kinase gene, ZmMPK7, which is responsible for the removal of reactive oxygen species[J]. *Planta*, 2009, 229:485-495.
- [67] NING J, LI X H, HICKS L M, *et al.* A Raf-like MAPKKK gene DSM1 mediates drought resistance through reactive oxygen species scavenging in rice[J]. *Plant Physiol.*, 2010, 152:876-890.
- [68] TAKAHASHI F, MIZOGUCHI T, YOSHIDA R, *et al.* Calmodulin-dependent activation of MAP kinase for ROS homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *Mol. Cell*, 2011, 41(6): 649-660.
- [69] PAN J W, ZHANG M Y, KONG X P. ZmMPK17, a novel maize group D MAP kinase gene, is involved in multiple stress responses[J]. *Planta*, 2012, 235:661-676.
- [70] BERBERICH T, SANO H, KUSANO T. Involvement of a MAP kinase, ZmMPK5, in senescence and recovery from low-temperature stress in maize[J]. *Mol. Gen. Genet.*, 1999, 262: 534-542.
- [71] ISMAIL P. Molecular cloning and characterization of a mitogen-activated protein kinase kinase (OoMAPKK1) in *Origanum onites* L. (Lamiaceae)[J]. *J. Plant Biochem. Biotechnol.*, 2013, 6:14-22.
- [72] HUNG W C, HUANG D D. Reactive oxygen species, calcium and serine/threonine phosphatase are required for copper-induced MAP kinase gene, OsMAPK2, expression in rice[J]. *Plant Growth Regulation*, 2005, 45:233-241.
- [73] GUPTA R, HUANG Y, KIEBER J. Identification of a dual-specificity protein phosphatase that inactivates a MAP kinase from *Arabidopsis*[J]. *Plant J.*, 1998, 16:581-589.
- [74] LUAN SH, TING J L, RAJEEV G. Protein tyrosine phosphatases in higher plants[J]. *New Phytologist*, 2001, 151: 155-160.
- [75] HUMBERTO M, MARTA F, CESAR N. Protein phosphatases in MAPK signalling: we keep learning from yeast[J]. *Molecular Microbiology*, 2005, 58(1):6-16.
- [76] XU Q, FU H H, GUPTA R. Molecular characterization of a tyrosine-specific protein phosphatase encoded by a stress-responsive gene in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 1998, 10: 849-857.
- [77] RAJEEV G, SHENG L. Control of protein tyrosine phosphatases and mitogen-activated protein kinases in plants[J]. *Plant Physiology*, 2003, 7:1 149-1 152.
- [78] FORDHAM S, SKIPSEY M, EVEANS I M. Higher plant tyrosine-specific protein phosphatases (PTPs) contain novel amino-terminal domains: expression during embryogenesis[J]. *Plant Mol. Biol.*, 1999, 39:593-605.
- [79] HARING M A, SIDERIUS M, JONAK C. Tyrosine phosphatase signalling in a lower plant: cell-cycle and oxidative stress-regulated expression of the *Chlamydomonas eugametos* VH-PTP13 gene[J]. *Plant J.*, 1995, 7:981-988.

(编辑:裴阿卫)