

水稻 MAPK 家族基因功能研究进展

陈春晓^{1,2} 付琳丽³ 张微^{1,2} 卜庆云^{1,*} 田晓杰^{1,*}

(¹ 中国科学院 东北地理与农业生态研究所, 哈尔滨, 150081; ² 中国科学院大学, 北京 100049; ³ 黑龙江大学 现代农业与生态环境学院, 哈尔滨, 150080; *通信联系人, email: buqingyun@iga.ac.cn; tianxiaojie@iga.ac.cn)

Research Progress on the Functions of Rice MAPK Family Genes

CHEN Chunxiao^{1,2}, FU Linli³, ZHANG Wei^{1,2}, BU Qingyun^{1,*}, TIAN Xiaojie^{1,*}

(¹Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150081, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³ College of Advanced Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080, China; *Corresponding author, email: buqingyun@iga.ac.cn; tianxiaojie@iga.ac.cn)

Abstract: The mitogen-activated protein kinase (MAPK) cascade pathway is a highly conserved signal transduction module in eukaryotes, playing a central role in plant growth and development, stress responses, and immune defense. As a globally significant food crop and a model monocot plant, rice directly links yield and quality improvements to food security. Recent studies have extensively revealed that genes of the rice MAPK family play crucial roles in grain shape and grain number formation, anther and embryo development, hormone signaling regulation, disease resistance, and adaptation to abiotic stress. This review systematically summarizes the classification and structural characteristics of the rice MAPK family, outlines recent research advances in its roles during growth and development, hormone signaling transduction, disease immunity, and stress responses, and summarizes the key identified MAPK cascade pathways and their regulatory mechanisms. This work provides a reference for further elucidating the rice MAPK signaling network and lays a theoretical foundation for molecular design breeding to enhance rice yield and stress tolerance.

Key word: rice; mitogen-activated protein kinase (MAPK); growth and development; stress response

摘 要: 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联通路是真核生物中高度保守的信号转导模块, 在植物的生长发育、逆境响应和免疫防御中发挥核心作用。作为全球重要的粮食作物和单子叶模式植物, 水稻的产量与品质提升直接关系到粮食安全。近年来, 大量研究揭示了水稻 MAPK 家族基因在粒型和穗粒数形成、花药和胚发育、激素信号调控、抗病防御及非生物胁迫适应中发挥重要功能。本文系统综述了水稻 MAPK 家族的分类与结构特征, 梳理了其在生长发育、激素信号转导、抗病免疫及逆境胁迫响应等方面的最新研究进展, 并总结了已鉴定的关键 MAPK 级联通路及其调控机制。该工作为进一步揭示水稻 MAPK 信号网络提供了参考, 同时为提高水稻产量及抗逆性的分子设计育种奠定了理论基础。

关键词: 水稻; 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK); 生长发育; 胁迫反应

丝裂原活化蛋白激酶 (Mitogen-Activated Protein Kinase, MAPK)是重要的信号转导分子, 介导从细胞表面到细胞核的信号传递。丝裂原活化蛋白激酶的名称源于其丝裂原(如生长因子)等胞外刺激的响应性激活。作为真核生物中高度保守的信号转导通路^[1], MAPK 级联信号在植物的生长发育、逆境响应及免疫防御中发挥着关键作用。MAPK 家族由多个激酶组成, 主要通过信号转导途径激活下游基因, 从而调控植物的生理反应^[2]。水稻(*Oryza*

sativa L.)作为全球主要的粮食作物之一, 水稻重要基因家族的整理与归纳具有深刻意义。近年来, 大量研究揭示了水稻 MAPK 家族基因在粒型和穗粒数形成、花药和胚发育、激素信号调控、抗病防御及非生物胁迫适应中发挥重要功能。尽管 MAPK 通路在植物中的核心作用已被广泛认识, 但水稻 MAPK 级联近年来出现了大量功能性突破。本综述旨在系统整合水稻 MAPK 级联的研究进展, 不仅为揭示其复杂的信号网络提供基础框架, 更致力于梳

收稿日期: 2025-09-26; 修改稿收到日期: 2025-12-01。

基金项目: 国家自然科学基金青年专项(32441024); 龙江科技英才春雁支持计划资助项目 (CYQN24065)。

理其在协调水稻产量形成、品质调控与抗逆应答等关键农艺性状中的枢纽作用，为未来的分子设计育种提供理论靶点与思路。

1 水稻 MAPK 家族的分类与结构特征

MAPK 级联信号通路由 MAPK、MAPK 激酶 (MAP kinase kinase, MKK)和 MAPK 激酶激酶(MAP kinase kinase kinase, MKKK)三个层次的激酶组成。水稻基因组包含 17 个 *MAPK*、8 个 *MAPKK* 和 75 个 *MAPKKK* 基因^[3]。其中，17 个 *OsMAPK* 根据它们的系统发育关系分为 6 个类群，A 组包含两个水稻 MAPK，分别是 *OsMPK3* 和 *OsMPK6*，B 组包含 *OsMPK2* 和 *OsMPK4*，C 组包括 *OsMPK7* 和 *OsMAPK14*，D 组包含 6 个 MAPK，即 *OsMPK20-1*、*OsMPK20-2*、*OsMPK20-3*、*OsMPK20-4*、*OsMPK20-5* 和 *OsMPK17-1*，E 组包含 *OsMPK14*、*OsMPK16*、*OsMPK17-2*、*OsMPK21-2*，而 *OsMPK21-1* 则是 F 组中的唯一成员^[4]。根据 MAPKK 对其活性环中保守的 T-X-Y 基序的磷酸化作用，MAPK 可分为 T-E-Y 和 T-D-Y 两种亚型。其中，T-E-Y 亚型包含 6 个 *OsMAPK*，T-D-Y 亚型包含 11 个 *OsMAPK*(图 1，表 1)。尽管水稻基因组中存在 8 个

OsMAPKK 基因，但其中 2 个在不同水稻组织中均未检测到，因而被认为是假基因，因此水稻中实际具有功能的 *OsMAPKK* 基因为 6 个^[5]。水稻 MAPK 级联信号通路中的 MAPKKK 蛋白最为丰富，*OsMAPKKK* 根据其在特定信号通路中的作用和下游靶标，被分为三个家族：RAF (rapidly accelerated fibrosarcoma)家族、MEKK 家族和 ZIK 家族，分别包含 43 个、22 个和 10 个成员^[6]。迄今为止，75 个 *OsMAPKKK* 中已有 9 个 (*OsMAPKKK1*、*OsMAPKKK6*、*OsMAPKKK10*、*OsMAPKKK11*、*OsMAPKKK18*、*OsMAPKKK24*、*OsMAPKKK43*、*OsMAPKKK62*、*OsMAPKKK63*)，8 个 *OsMAPKK* 中已有 5 个 (*OsMAPKK1*、*OsMAPKK3*、*OsMAPKK4*、*OsMAPKK6*、*OsMAPKK10-2*)，15 个 *OsMAPK* 中已有 10 个(*OsMAPK3*、*OsMAPK4*、*OsMAPK6*、*OsMAPK7*、*OsMAPK14*、*OsMAPK16*、*OsMAPK17-1*、*OsMAPK17-2*、*OsMAPK20-4*、*OsMAPK20-5*)的功能得到鉴定。水稻 MEKK 家族的 MAPKKK 成员已得到较为广泛的功能鉴定，9 个被功能鉴定的 MAPKKK 中，6 个属于 MEKK 类，3 个属于 Raf 类。*OsMAPKKK10*、*OsMAPKKK11*、*OsMAPKKK18*、*OsMAPKKK24*、*OsMAPKKK62*、*OsMAPKKK63* 属于 MEKK 家族^[7]，它们能够直接

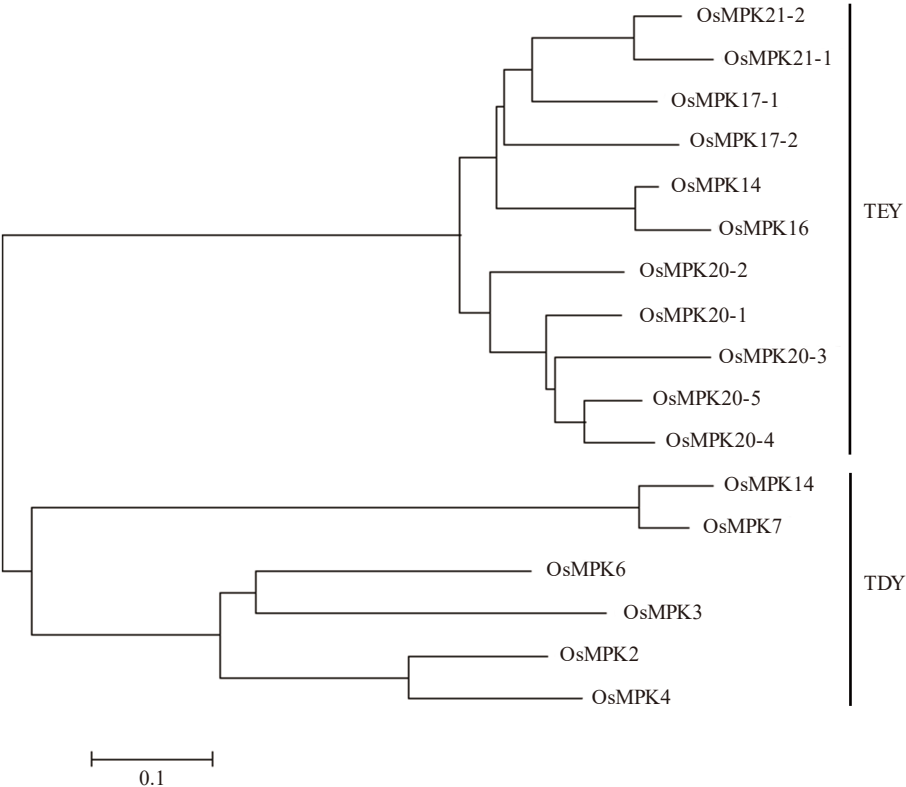


图 1 水稻 MAPK 家族基因进化关系分析
Fig. 1. Phylogenetic tree of 17 MAPKs from rice

表 1 水稻 MAPK 家族基因生物学功能
Table 1. Roles of the MAPK gene in rice

亚型 Subtype	分组 Group	基因名称 Gene name	基因号 Gene ID	生物学功能 Biological function	参考文献 Reference
TEY	A	<i>OsMPK6</i>	<i>Os06g06090</i>	调控水稻粒型和粒重、株型，籽粒大小与每穗粒数，穗型，花药和胚的发育，调控水稻穗的伸出，稻瘟病和白叶枯病抗性，耐盐碱性，苗期耐冷，耐旱性 Regulation of rice grain shape and weight, plant architecture, grain size and number of grains per panicle, panicle architecture, and the development of anthers and embryos; regulation of rice panicle elongation, resistance to rice blast, bacterial leaf blight, salinity and alkalinity, and cold stress during the seedling stage, drought tolerance	[10-16, 18, 19, 21, 24, 35, 42, 43, 49, 50]
TEY	B	<i>OsMPK2</i>	<i>Os08g06060</i>	调控光呼吸 Regulating photorespiration	[25]
TEY	C	<i>OsMAPK14</i>	<i>Os02g05480</i>	调控种子休眠 Regulating seed dormancy	[23]
TEY	C	<i>OsMPK7</i>	<i>Os06g48590</i>	调控水稻种子休眠，耐盐性 Regulating rice seed dormancy and salt tolerance	[23, 48]
TEY	A	<i>OsMPK3</i>	<i>Os03g17700</i>	影响粒长和粒重，稻瘟病，白叶枯病，高温胁迫，水稻的耐冷性 Factors affecting grain length and weight, rice blast, bacterial leaf blight resistance, heat stress, and rice cold tolerance	[9, 27-29, 31, 41-43, 46, 47]
TEY	B	<i>OsMPK4</i>	<i>Os10g38950</i>	调控胚发育，白叶枯病、稻曲病抗性 Regulation of embryo development, bacterial leaf blight, rice blast resistance	[22, 36, 38]
TDY	D	<i>OsMPK20-5</i>	<i>Os05g49140</i>	调控褐飞虱、白背飞虱抗性 Regulating resistance to brown planthoppers and white-backed planthoppers	[39]
TDY	D	<i>OsMPK20-4</i>	<i>Os01g47530</i>	未鉴定 Unidentified	
TDY	D	<i>OsMPK20-2</i>	<i>Os05g50560</i>	未鉴定 Unidentified	
TDY	D	<i>OsMPK20-1</i>	<i>Os01g43910</i>	调控木质素合成 Regulation of lignin synthesis	[26]
TDY	D	<i>OsMPK20-3</i>	<i>Os06g26340</i>	未鉴定 Unidentified	
TDY	D	<i>OsMPK17-1</i>	<i>Os06g49430</i>	调控稻瘟病抗性 Regulation of rice blight resistance	[32]
TDY	E	<i>OsMPK17-2</i>	<i>Os02g04230</i>	未鉴定 Unidentified	
TDY	E	<i>OsMPK14</i>	<i>Os05g05160</i>	未鉴定 Unidentified	
TDY	E	<i>OsMPK16</i>	<i>Os11g17080</i>	调控稻瘟病和白叶枯病抗性 Regulation of rice blast and bacterial leaf blight	[33]
TDY	E	<i>OsMPK21-2</i>	<i>Os01g45620</i>	未鉴定 Unidentified	
TDY	F	<i>OsMPK21-1</i>	<i>Os05g50120</i>	负调控白叶枯病抗性，调控水稻耐旱性 Negatively regulating bacterial leaf blight resistance, modulating rice drought tolerance	[37, 53]

磷酸化下游的 MAPKK，从而激活 MAPK 级联信号通路，并参与调控多种生物学过程。然而，与 MEKK 家族相比，目前已知的 Raf 家族 MAPKKK 成员数量较少，其中 OsMAPKKK1、OsMAPKKK6、OsMAPKKK43 属于 RAF 亚组，其是否能够磷酸化下游的 MAPKK-MAPK 级联，具体作用于哪些 MAPKK 等，仍有待进一步研究。

MAPK 级联信号通路的作用过程如下：植物中的 MAPKKK 在接收到外部信号后，主要通过磷酸化 MAPKK 的 S/T-X₃-S/T(X 为任意氨基酸)保守基序中的丝氨酸(S)或苏氨酸(T)残基，进而激活 MAPKK。激活后的 MAPKK 进一步磷酸化 MAPK 的 T-D-Y 或 T-E-Y 保守基序中的苏氨酸(T)和酪氨

酸(Y)残基，最终激活 MAPK 信号。然而，植物 MAPK 级联信号的传递需要高度精准的调控，持续的信号激活或抑制都可能对植物的正常生长产生负面影响。因此，植物 MAPK 还可以反向磷酸化 MAPKKK，负反馈调控 MAPK 级联信号，精确调控植物的生长和发育^[8]。

2 MAPK 家族基因在水稻生长发育中的功能

2.1 粒型与粒重

MAPK 家族基因在水稻粒型、株型和产量的调控上发挥重要功能(图 2，表 1)。OsMAPKK3/4/5-

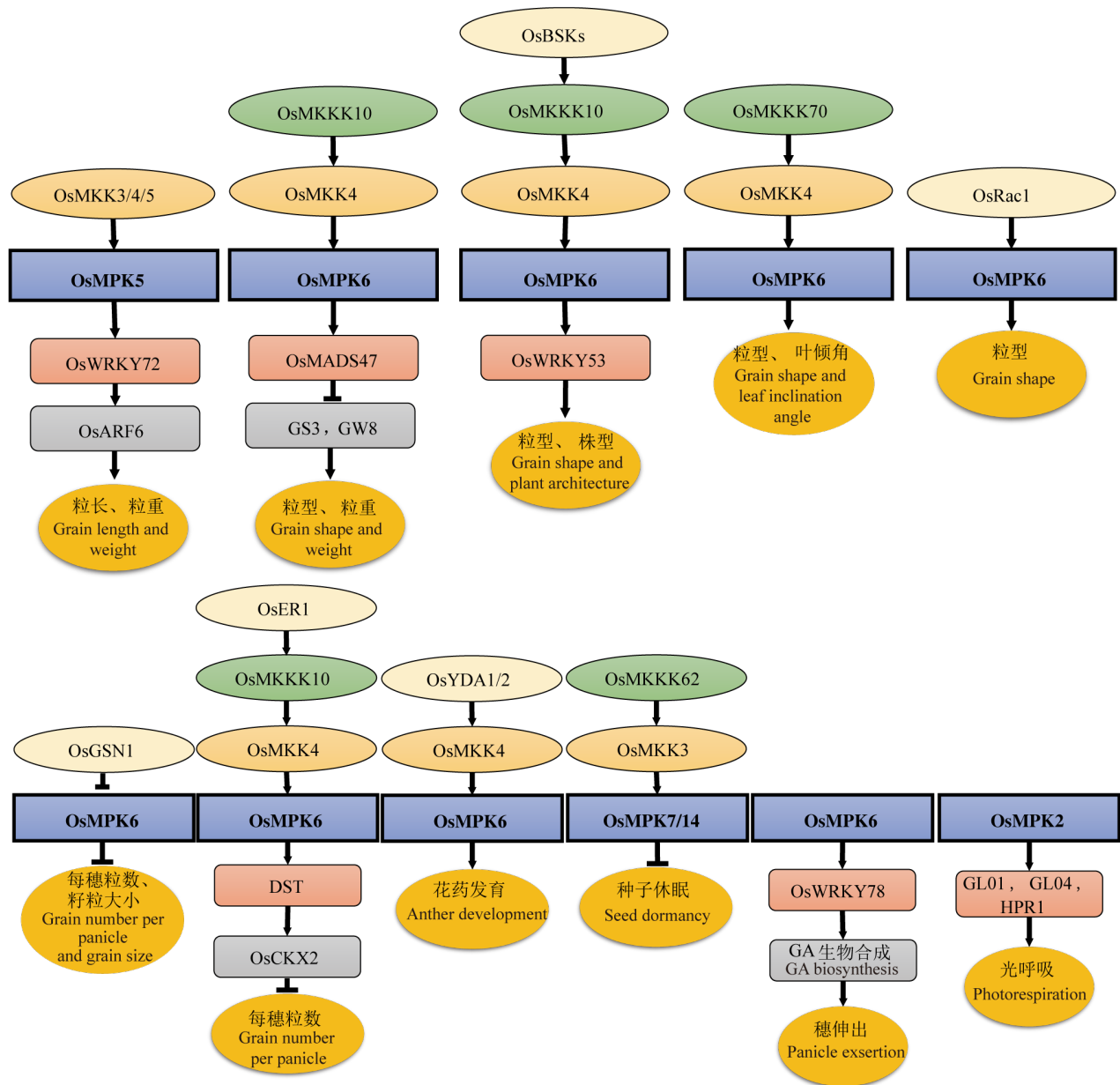


图 2 MAPK 家族基因在调控水稻生长发育上的分子网络图
Fig. 2. Molecular network of MAPK family genes regulating rice growth and development

OsMAPK5 级联通路通过调控 OsWRKY72 的转录激活功能, 进一步调节 OsARF6 参与的生长素信号通路, 从而影响水稻的粒长和粒重^[9]。OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 磷酸化并稳定 OsMADS47, 增强其对目标基因 *GS3* 和 *GW8* 的转录抑制活性, 正向调控水稻粒型和粒重^[10]。此外, OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 还能通过磷酸化 OsWRKY53 提高其生物功能, 正向调控水稻粒型和株型^[11]。胞质受体类似蛋白激酶 OsBSK3/OsBSK2 通过结合 *OsMKKK10*, 间接激活 OsMAPK6 激酶活性, 且 OsBSK3/OsBSK2 作用于 OsMKKK10-OsMKK4-

OsMPK6 级联的遗传学上游, 正向调控水稻的粒型和株型^[12]。另外, OsMAPK6 还通过靶向 *GW6a* 的两个主要磷酸化位点(丝氨酸 142 和苏氨酸 186), 稳定 *GW6a*, 从而正调控水稻的粒型^[13]。而 OsMKP1 通过去磷酸 OsMAPK6, 使其失活, 从而负调控水稻的粒型^[14]。OsRac1 通过调控 OsMAPK6 的蛋白水平和活性, 促进水稻穗部细胞的分裂, 进而调控水稻的粒型^[15]。OsMKKK70 通过与 OsMKK4 相互作用, 间接激活 OsMAPK6 激酶活性, 正向调控水稻的粒型, 且在粒型的调控上, *OsMKKK70* 与其同源基因 *OsMKKK62*、*OsMKKK55* 具有功能冗余性^[16]。

OsMAPKKK5 通过磷酸化 OsBSK1-1 抑制其活性, 致使其下游油菜素甾醇(Brassinosteroids, BR)信号关键调控因子 OsBZR1 无法进入细胞核, 进而抑制其下游基因的表达, 从而负向调控水稻株型和产量^[17]。

2.2 穗粒数

MAPK 家族基因在水稻穗粒数的调控上发挥重要功能(图 2, 表 1)。GSN1 是 OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6 信号级联的负调控因子, 其介导的 OsMAPK6 特异性去磷酸化过程, 对于协调籽粒大小与每穗粒数之间的平衡至关重要。与野生型相比, *gsn1* 突变体表现出籽粒增大但每穗粒数减少的表型^[11, 18]。此外, OsER1 作用于 OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6-DST-OsCKX2 的遗传学上游, 促进细胞分裂素降解, 从而维持细胞分裂素正常水平, 调节水稻穗型^[19]。而另一成员 GNP3 (OsMKKK22)则可直接磷酸化乙烯合成关键酶 SAMS1 并促其降解, 通过抑制乙烯生物合成来促进幼穗发育, 进而增加每穗粒数。这些发现共同揭示了 MAPK 信号网络在水稻穗部性状调控中的核心作用^[20]。

2.3 花药与胚发育

MAPK 家族基因对水稻花药和胚的正常发育至关重要(图 2, 表 1)。OsYDA1/2-OsMKK4-OsMPK6 级联通路功能丧失会导致花药不开裂、绒毡层异常增大及花粉败育;在 *osmkk4* 和 *osmpk6* 突变体中, 绒毡层细胞出现脂质体样结构且程序性细胞死亡延迟, 而组成型活性 *OsMPK6* 可弥补其花粉缺陷^[21]。另外, *OsMPK4* 和 *OsMPK6* 也是调控水稻胚发育的重要基因, 它们分别是拟南芥 *AtMPK4* 和 *AtMPK6* 的同源基因, *OsMPK4* 或 *OsMPK6* 功能缺失均会引发胚胎或种子发育过程中的多种缺陷, 甚至导致胚胎死亡^[22]。

2.4 种子休眠与抽穗

MAPK 家族成员在调控种子休眠及水稻抽穗等生理过程中发挥着重要作用(图 2, 表 1)。OsMKKK62-OsMKK3-OsMAPK7/14 信号级联通路负向调控水稻种子休眠, 过表达 *OsMKK4* 的转基因水稻表现出对脱落酸(abscisic acid, ABA)敏感性降低, 且 MKK3 与 MAPK7、MAPK14 之间的相互作用在种子休眠调控中具有关键功能。此外, MKKK62 在种子萌发和成熟后期负向调节 ABA 敏感性及 *OsMFT* 基因的转录, 表明 MAPK 级联在水稻种子休眠的调控中扮演关键角色^[23]。另外, MAPK 还可调控水稻抽穗, OsWRKY78 通过直接激活赤霉素(Gibberellin, GA)的生物合成基因和间

接抑制 GA 代谢基因的表达, 调节水稻的抽穗, 而 OsMAPK6 能结合并磷酸化 OsWRKY78, 提高其蛋白稳定性, 对水稻抽穗进行精细调控^[24]。

2.5 光呼吸与木质素合成

MAPK 还参与光呼吸调控。OsMAPK2 与光呼吸乙醇酸氧化酶 GLO1 和 GLO4 以及羟丙酮酸还原酶 HPR1 相互作用, 且光呼吸酶的活性通过磷酸化修饰调节。水稻 *mapk2* 突变体的光呼吸速率降低, 但光合作用不受干扰^[25]。此外, MAPK 参与木质素生物合成。OsMAPK20-1 正调控水稻叶和茎中木质素的含量, 参与厚壁组织细胞壁(SCW)沉积。OsMAPK20-1 能与 RLM1 互作并磷酸化 RLM1, 有助于 RLM1 对下游基因如木质素生物合成关键基因 *OsCAD2* 的激活^[26]。

综上所述, MAPK 家族通过调控粒型、穗粒数、花药和胚发育等核心过程, 直接决定了水稻的产量潜力。解析这些通路, 等同于为水稻高产育种找到了关键的基因开关。

3 MAPK 家族基因调控水稻生物胁迫中功能

稻瘟病、白叶枯病、稻曲病等严重威胁水稻产量。植物对病原微生物的防御通常始于细胞表面模式识别受体(Pattern Recognition Receptors, PRRs)介导的保守病原体相关分子模式(Pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)的感知。PAMPs 识别启动一系列早期免疫反应, 包括 MAPK 级联的激活和活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生, 以应对这些病原体的侵染^[27]。

3.1 稻瘟病抗性

稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)引起的稻瘟病是水稻三大病害之一。植物通过感知几丁质, 激活了起源于细胞表面并传导至细胞内部的 MAPK 级联信号通路(图 3, 表 1)。OsMAPKKKε 通过磷酸化 OsMKK4 传导几丁质信号, 过表达 OsMAPKKKε 可增强几丁质诱导的 OsMAPK3/6 的激活, 而敲除 OsMAPKKKε 降低了水稻对稻瘟病菌的抗性^[27]。此外, OsMAPKKK11 和 OsMAPKKK18 也通过激活 OsMAPKK4-OsMAPK3/6 级联, 响应几丁质信号, 并提高对稻瘟病菌的抗性^[28]。OsMKK10-2 通过招募 OsMPK3/4/6 磷酸化转录因子 OsWRKY31, 增强其 DNA 结合能力, 通过调控茉莉酸、水杨酸和吲哚-3-乙酸的平衡抑制病原菌生长, 从而赋予水稻对稻瘟病的抗性, 敲除 OsWRKY31 则完全阻断了

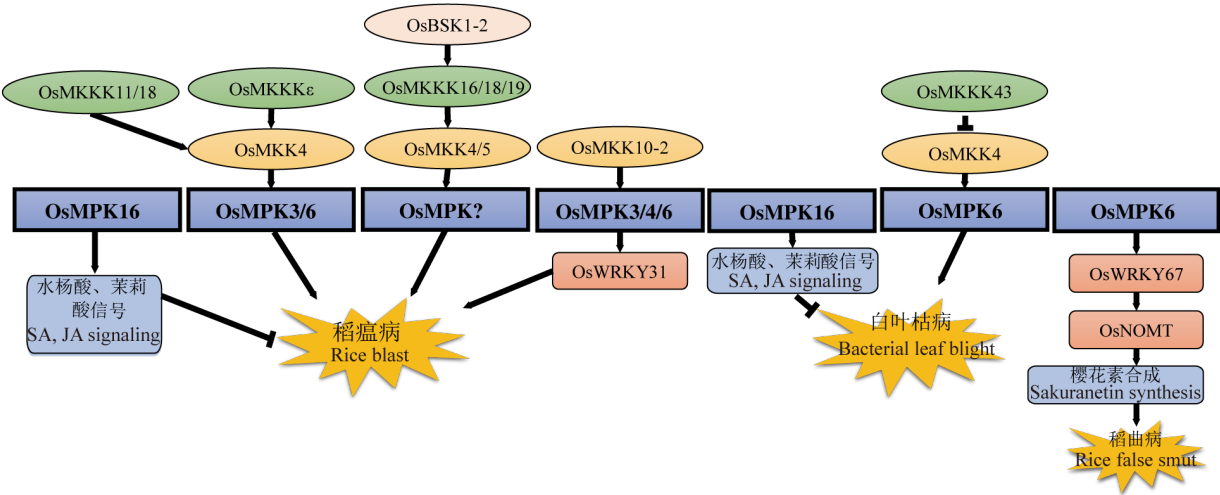


图 3 水稻 MAPK 家族基因响应生物胁迫的分子网络图
Fig. 3. Molecular network of rice MAPK genes responding to biotic stress

OsMKK10-2 介导的防御反应^[29]。此外,OsBSK1-2 作为上游组分,通过与其互作蛋白 OsMAPKKK16/18/19 协同作用,调控下游 OsMKK4/5 以激活 MAPK 信号,在水稻稻瘟病免疫中发挥核心作用^[30]。OsNAC29 与 OsRACK1A、OsMAPK3/6 相互作用形成免疫复合体,在该复合体中,OsMAPK3 在 Thr304 位点磷酸化 OsNAC29,不仅阻止了 OsNAC29 的泛素化降解,还增强了其转录活性,提高了水稻对稻瘟病真菌的抗性^[31]。OsMPK17-1 通过 OsEDC4 介导的免疫相关基因转录调控,正调节稻瘟病抗性。OsMPK17-1 直接与位于 P 小体的 mRNA 脱帽蛋白增强子 OsEDC4 相互作用,并将 OsEDC4 招募到 OsMPK17-1 富集的地方。OsEDC4 是 mRNA 去帽复合体的一个亚基。OsEDC4 通过调节免疫相关基因的表达和维持一些免疫负调控基因的 mRNA 水平来正调控稻瘟病抗性^[32]。OsMPK16 通过调节水杨酸和茉莉酸信号通路,负调控水稻的稻瘟病和白叶枯病抗性,OsMPK16 基因敲除突变体导致致病相关基因的组成型表达,病原菌相关分子模式(PAMP)激发子甲壳素引发活性氧(ROS)积累,水杨酸和茉莉酸积累增加,显著提高了水稻对稻瘟病和白叶枯病抗性^[33]。

3.2 白叶枯病与稻曲病抗性

MAPK 家族基因在水稻白叶枯病、稻曲病的调控上也发挥重要功能(图 3, 表 1)。水稻抵抗黄单胞菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*, Xoc)侵染过程中,OsEDR1 通过与 OsMPKK10.2 发生相互作用,抑制其活性。Xoc 侵染后,OsMPKK10.2 的 S304 位点被磷酸化,进而激活 OsMPK6, OsMPK6 又磷酸

化 OsEDR1 的 S861 位点,促使 OsEDR 降解,从而解除对 OsMPKK10.2 的抑制,增强其活性并提高水稻对白叶枯病的抗病性^[34]。OsMKKK43 通过抑制 OsMKK4-OsMPK6 级联信号通路,参与水稻对白叶枯病的调控^[35]。OsMPK4 激酶对水稻的细胞死亡和防卫反应具有负调控作用。突变体 *osmpk4* 表现出与细胞死亡和过氧化氢超积累相关的超敏反应,图位克隆和互补验证表明 *OsMPK4* 第 2 外显子中 G702A 单碱基变异导致了 *osmpk4* 的类病斑表型。与野生型相比, *osmpk4* 对白叶枯病抗性增强,这可能是因为 flg22 和几丁质诱导的 ROS 积累增加,病程相关基因表达上调,以及接种后激活了 SA 和 JA 信号通路。相反, *OsMPK4* 过表达系对白叶枯病菌更敏感^[36]。*Xa21* 是首个被克隆的抗白叶枯病基因,水稻 OsMPK21-1 蛋白质在 *Xa21* 介导的抗白叶枯病过程中表达丰度降低,在 OsMPK21-1 调控的转基因水稻中检测到转录因子 OsWRKY62 和病程相关蛋白质 OsPR1A 的表达丰度变化,提示在 *Xa21* 介导的抗病反应中可能存在 *Xa21*-OsMPK21-1-OsWRKY62-OsPR1A 途径,参与调控水稻对白叶枯病的抗性^[37]。在稻曲病的防御上,植物源化合物樱花素对稻曲病菌具有显著抑制作用, OsMPK6-OsWRKY67-OsNOMT 信号级联通路,通过调控樱花素的生物合成来增强水稻对稻曲病的抗性, OsMPK4 磷酸化并激活转录因子 OsWRKY67,后者直接结合并激活 *OsNOMT* 基因的表达,而 *OsNOMT* 编码的甲基转移酶催化了樱花素生物合成的最后一步关键反应,这一发现为稻曲病的绿色防控提供了新思路^[38]。

3.3 抗虫

OsMAPK20-5 沉默植株 *irMAPK*, 增加了妊娠雌性褐飞虱(BPH)感染后乙烯和一氧化氮(NO)的积累, 从而增加了水稻对 BPH 成虫和产卵的抗性。然而, 当暴露于高密度的妊娠 BPH 时, *irMAPK* 比野生型更早枯萎, 这可能归因于乙烯和 NO 的超积累。有趣的是, 当种植于大田时, *irMAPK* 对 BPH 和白背飞虱这两种最具破坏性的水稻害虫表现出广泛的抗性, 产量更高^[39]。

本小节揭示的 MAPK 网络表明, 该通路是水稻抗病育种的核心资源。通过对核心成员(如 OsMPK3/6)及其上下游元件的精准操作, 有望实现广谱且持久抗性的设计。

4 MAPK 家族基因在调控水稻非生物胁迫中功能

4.1 耐盐碱

MAPK 家族基因在调控水稻耐盐碱性上发挥重要功能(图 4, 表 1)。OsMPK1 通过磷酸化 OsBBX17, 正向调控 OsHAK2/OsHAK7 的转录, 以维持 Na^+/K^+ 稳态, 从而增强水稻的耐盐碱性^[40]。OsMPK3 过表达通过减少活性氧(ROS)的积累, 增强了水稻对多种非生物胁迫的耐受性, 包括高盐胁迫^[41]。水稻钙依赖性蛋白激酶 5(OsCPK5)和钙依赖

性蛋白激酶 13(OsCPK13)是盐胁迫耐受的正向调节因子, 盐胁迫触发细胞质 Ca^{2+} 的快速进入, 其结合并激活 OsCPK5/13 的激酶活性。OsCPK5/13 通过磷酸化 TXY 基序直接与 OsMPK3/6 相互作用并激活 OsMPK3 和 OsMPK6, 介导盐胁迫应答基因的转录, 从而增强水稻的耐盐性^[42]。此外, 盐激活水稻钠离子转运蛋白 SIT1 (Salt Intolerance 1), SIT1 通过磷酸化并激活下游效应子 MPK3 和 MPK6, 促进乙烯合成进而诱导 ROS 积累, 导致盐胁迫下植物生长抑制和死亡, 进而调控水稻的耐盐性^[43]。盐胁迫负调控因子 OsWRKY53, 通过调控 SKC1 和 OsMKK10.2 的表达, 促进茎部 Na^+ 排出, 维持离子平衡, 调节水稻的耐盐性^[44]。

4.2 耐冷

MAPK 家族基因在调控水稻耐冷性上也发挥重要功能(图 4, 表 1)。低温胁迫是影响水稻产量的重要非生物胁迫因子。转录因子(Transcription factors, TFs)富集分析和 KEGG 通路富集分析表明, MAPK 信号通路与乙烯信号通路在调节水稻耐冷性方面与 *OsEL2* 密切相关, *OsEL2* 基因的功能缺失, 会降低水稻的耐冷性^[45]。低温胁迫可激活 OsMAPK3 的激酶活性, OsMAPK3 进而与 OsbHLH002/OsICE1 发生相互作用并使其磷酸化, 从而抑制了 OsICE1 的泛素化降解, 稳定的 OsICE1 进而增强与 *OsTPP1* 基因启动子的结合能力, 通过提高海藻糖含量, 最终增

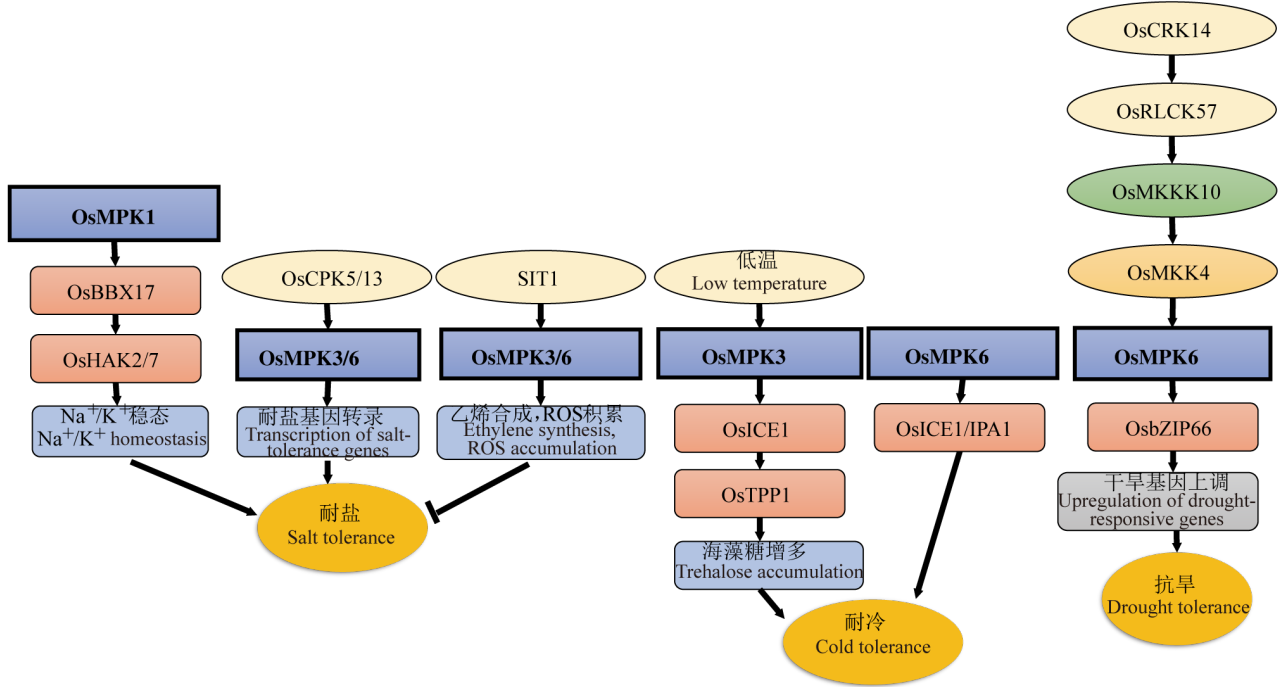


图 4 MAPK 家族基因响应水稻非生物胁迫的分子模式图
Fig. 4. Molecular network of MAPK family genes in response to abiotic stress in rice

强水稻的耐冷性^[46]。而 OsPP2C27 通过去磷酸化 OsMAPK3 和 OsbHLH002, 负调控水稻耐冷能力^[47]。OsMPK7 与 IPA1 蛋白互作, 盐胁迫下, OsMPK7 被激活并磷酸化 IPA1 的 Thr180 位点, 从而促进 IPA1 的泛素化降解, 降低 IPA1 的蛋白水平并最终提高水稻耐盐性^[48]。OsMAPK6 结合并磷酸化 OsICE1 和 OsIPA1, 进而提高它们的蛋白稳定性, 正向调控水稻的苗期耐冷性^[49]。

4.3 耐旱

MAPK 家族基因在调控水稻干旱反应上发挥关键作用(图 4, 表 1)。富含半胱氨酸的类受体激酶 OsCRK14 通过激活 OsRLCK57-OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 级联信号、稳定转录因子 OsbZIP66 并增强干旱响应基因的表达, 正向调控水稻抗旱性^[50]。当植物遭遇干旱胁迫时, 体内 ABA 水平升高。ABA 与胞内的受体 PYL 蛋白结合, 形成 ABA-PYL 复合物。该复合物与蛋白磷酸酶 2C(PP2C)磷酸酶结合, 抑制了 PP2C 的活性。PP2C 的活性被抑制后, 解除了其对 RAFs 和 SnRK2 激酶的抑制, 被激活的 RAF 激酶直接磷酸化 SnRK2。水稻 B2 和 B3 亚组 RAFs 能够磷酸化应激激活蛋白激酶(SAPKs), 而水稻 *raf-b2/3q* 突变体中 ABA 诱导的 SAPKs 激活作用显著减弱, 应激反应基因的表达量与野生型相比有所降低。水稻 B RAF 类 MAPKKK 家族基因, 通过组成保守的 B RAF-SnRK2 激酶级联途径, 介导了 ABA 信号转导和渗透胁迫应答过程, 为揭示水分胁迫应答的机制提供重要线索^[51]。miR1432 通过靶向类钙调蛋白基因 *OsCaML2*, 在水稻的耐旱性调控中发挥关键作用。干旱胁迫促进 miR1432 的表达, 从而抑制下游靶基因 *OsCaML2*, 并进一步影响 MAPK 下游基因表达, 最终调节水稻的耐旱能力^[52]。干旱胁迫下, 过表达 *OsMPK21-1* 株系的种子长势明显比野生型好, 根长与芽长均显著大于野生型, 幼苗期生长也好于野生型, 表明过表达 *OsMPK21-1* 提高了水稻的耐旱性^[53]。

MAPK 信号介导的耐盐、耐冷、抗旱机制, 为培育适应气候变化、稳产保收的水稻新品种提供了丰富的基因库。利用这些基因, 可有效提升水稻在非生物胁迫下的产量稳定性。

5 MAPK 信号网络的整合与调控

尽管前述研究清晰地勾勒出多条独立的 MAPK 信号通路在调控水稻特定性状中的作用, 但

一个更深层次的问题是: 数量有限的 MAPK 成员如何整合纷繁复杂的发育与逆境信号, 以实现整体的适应性生长? 本文所梳理的进展提示, 核心 MAPK 成员, 特别是 OsMPK3/6 和 OsMPK6, 扮演着至关重要的“信号枢纽”角色。

首先, OsMPK6 是诠释这一枢纽作用的典范。它如同一个信号转导的公共平台, 通过被不同的上游激酶(如 OsMKK4、OsMKK10-2)激活, 并磷酸化不同的下游底物(如 OsMADS47、OsWRKY53、OsWRKY67、OsICE1 等), 从而精准地输出截然不同的生物学效应。在生长发育方面, 它正调控粒型和穗型; 在生物胁迫中, 它既可正调控稻瘟病抗性, 又可负调控白叶枯病抗性; 在非生物胁迫中, 它参与盐、冷、旱的应答。这种“一因多效”的特性意味着 OsMPK6 的活性必须受到严格的空间、时间和强度上的调控。例如, GSN1 对 OsMPK6 的去磷酸化作用, 正是为了协调籽粒大小与每穗粒数这一经典农艺性状的关键机制^[11, 18]。过度激活的 OsMPK6 能增大籽粒, 却可能以牺牲穗粒数和消耗抗病资源为代价。因此, MAPK 通路本身及其负调控因子共同构成了一套精细的调控系统, 以平衡水稻的“生长-防御”资源分配。

其次, MAPK 通路在多胁迫交叉响应中展现出信号整合能力。例如, OsMPK3 和 OsMPK6 同时被盐胁迫和稻瘟病侵染所激活。这种信号的汇聚可能导致“胁迫记忆”或“交叉耐受性”, 但也可能引发信号冲突。例如, SIT1-OsMPK3/6 通路在盐胁迫下通过促进乙烯和 ROS 导致生长抑制^[43], 而当病原菌侵染时, 同样的 MAPK 激活却导向免疫基因的表达。这种看似矛盾的结果说明了 MAPK 信号通路的输出高度依赖于细胞背景, 其特异性可能由激活的动力学、亚细胞定位以及与其他信号通路(如激素、钙信号)的互作所决定。

综上所述, 水稻 MAPK 级联, 尤其是 OsMPK3/6 等核心成员, 并非简单的线性信号传递者, 而是构成了一个复杂的、相互连接的信号网络。它们通过接收、整合并权衡来自生长发育和各种胁迫的信号, 最终输出一个最优的适应性决策。未来的研究挑战在于揭示这个网络的全局架构, 解析其动态调控原理, 从而为通过精准调控 MAPK 信号来实现水稻“高产-抗逆-优质”的协同提升提供更坚实的理论依据。

6 展望

水稻 MAPK 家族成员数量众多, 尽管水稻

MAPK 级联研究已取得显著进展,已有部分基因及通路被解析,但整体功能网络仍有待完善,尤其存在功能冗余、上下游关系不清晰及信号特异性难以界定等问题。未来研究应从以下几个方面进一步深入。

首先,在功能解析层面。许多 MAPK 成员之间存在功能冗余,单突变体常难以表现明显表型。未来应结合多基因编辑、CRISPR/Cas 多位点敲除以及 RNA 干扰等策略,构建多突变体和基因家族组合突变体,系统解析不同 MAPK 成员在生长发育和逆境响应中的独特作用及冗余关系。其次,在逆境适应研究层面,MAPK 信号在水稻应对多种胁迫中发挥核心作用,但其系统性和整合性认识仍显不足。在盐碱胁迫下,MAPK 通路通过调控离子转运、维持 Na^+/K^+ 平衡、调节 ROS 代谢和乙烯信号实现耐盐性。未来应重点解析不同 MAPK 成员在离子稳态与渗透调节中的分工,并探索其与钙信号、CDPK 等的交互作用,以建立完整的盐碱应答网络。干旱胁迫,MAPK 信号在调控气孔开闭、渗透调节物质合成及 ABA 依赖/非依赖通路中作用显著。未来需揭示 MAPK 与 SnRK2、bZIP、NAC 等因子的耦合机制,并结合 CRISPR 与基因编辑挖掘干旱适应性相关的天然优异等位基因,为抗旱育种提供新资源。低温胁迫,已有研究表明 MAPK 可通过调控 ICE1/IPA1 等关键因子提升耐冷性。未来应系统解析 MAPK 在苗期与生殖期耐冷中的差异作用,并结合空间转录组学和蛋白质互作研究,揭示其在不同组织的动态调控机制。最后,在应用层面,MAPK 相关研究成果向农业生产转化的潜力巨大,但目前仍处于初步探索阶段,未来可从通过启动子工程、基因编辑和基因叠加等策略,调控关键 MAPK 基因的时空表达,实现“高产-抗逆-优质”的多目标协调。从分子设计育种的角度来看,当前研究已经揭示了一批具有明确应用价值的优异等位变异。例如,通过利用 *OsMKKK10* 的功能增强等位基因来协同提升产量或利用 *OsMPK15* 的功能缺失等位基因来赋予广谱抗病性。未来的育种实践,关键在于通过基因编辑等技术,精准引入或创造这些优异等位变异,并利用组织特异性或诱导型表达等策略,对 MAPK 信号的强度与时空分布进行调控,从而打破其在不同性状间固有的权衡效应,实现农艺性状的最优配置。

水稻 MAPK 级联的组成和功能仍需进一步深入研究,尤其是对其在农业育种中的应用。全面了解 MAPK 家族基因在水稻中的作用,能够为提高水

稻的抗逆性、提升产量和品质提供重要的分子基础,这对于实现生长发育与胁迫耐受性的平衡,从而为水稻分子育种提供新的理论依据,保障粮食安全、促进人民生活稳定以及推动经济持续发展具有重要意义。因此,MAPK 级联的功能研究及其在育种中的应用不仅具有理论价值,而且为分子育种提供更为精准的指导。

参考文献:

- [1] Xu C, Liu R, Zhang Q Q, Chen X X, Qian Y, Fang W G. The diversification of evolutionarily conserved MAPK cascades correlates with the evolution of fungal species and development of lifestyles[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2016, 9(2): 311-322.
- [2] Meng X Z, Zhang S Q. MAPK cascades in plant disease resistance signaling[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2013, 51(1): 245-266.
- [3] Singh R, Lee M O, Lee J E, Choi J, Park J H, Kim E H, Yoo R H, Cho J I, Jeon J S, Rakwal R, Agrawal G K, Moon J S, Jwa N S. Rice mitogen-activated protein kinase interactome analysis using the yeast two-hybrid system[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(1): 477-487.
- [4] Reyna N S, Yang Y N. Molecular analysis of the rice MAP kinase gene family in relation to *Magnaporthe grisea* infection[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, 19(5): 530-540.
- [5] Hamel L P, Nicole M C, Sritubtim S, Morency M J, Ellis M, Ehrling J, Beaudoin N, Barbazuk B, Klessig D, Lee J, Martin G, Mundy J, Ohashi Y, Scheel D, Sheen J, Xing T, Zhang S Q, Seguin A, Ellis B E. Ancient signals: Comparative genomics of plant MAPK and MAPKK gene families [J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(4): 192-198.
- [6] Yu Y Z, Gang M H, Ming H H, Wen Y, Bo X W, Hua X J, Hua L X, Ping W S. Transcriptome-based analysis of mitogen-activated protein kinase cascades in the rice response to *Xanthomonas oryzae* infection [J]. *Rice*, 2015, 8(1): 4.
- [7] Rao K P, Richa T, Kumar K, Raghuram B, Sinha A K. In silico analysis reveals 75 members of mitogen-activated protein kinase kinase gene family in rice[J]. *DNA Research*, 2010, 17(3): 139-153.
- [8] Chen J, Wang L H, Yuan M. Update on the roles of rice MAPK cascades[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(4): 1679.
- [9] Wang F X, Lin J X, Yang F, Chen X F, Liu Y Y, Yan L N, Chen J, Wang Z H, Xie H A, Zhang J F, Xu H B, Chen S B. The *OsMAPK5-OsWRKY72* module negatively regulates grain length and grain weight in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(12): 2648-2663.
- [10] Fang J J, Chun Y, Zhang F, Guo T T, Ren M M, Zhao J F, Yuan S J, Wang W S, Li Y H, Li X Y. A novel *OsMPK6-OsMADS47-PPKL1/3* module controls grain shape and yield in rice[J]. *Advanced Science*, 2025, 12(30): e01946.
- [11] Tian X J, He M L, Mei E Y, Zhang B W, Tang J Q, Xu M, Liu J L, Li X F, Wang Z Y, Tang W Q, Guan Q J, Bu Q Y.

- WRKY53 integrates classic brassinosteroid signaling and the mitogen-activated protein kinase pathway to regulate rice architecture and seed size [J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(8): 2753-2775.
- [12] Jin X, Fu L L, Chen C X, Liu J L, Liu Y X, Zhang W, Li X F, Liu C H, Bu Q Y, Tian X J. OsBSK3 and OsBSK2 regulate grain size and leaf angle via MAPK signaling pathway in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2025, 138(5): 104.
- [13] Bai C, Wang G J, Feng X H, Gao Q, Wang W Q, Xu R, Guo S J, Shen S Y, Ma M, Lin W H, Liu C M, Li Y, Song X J. OsMAPK6 phosphorylation and CLG1 ubiquitylation of GW6a non-additively enhance rice grain size through stabilization of the substrate[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 4300.
- [14] Xu R, Yu H Y, Wang J M, Duan P G, Zhang B L, Li J, Li Y, Xu J S, Lü J, Li N, Chai T Y, Li Y H. A mitogen-activated protein kinase phosphatase influences grain size and weight in rice [J]. *The Plant Journal*, 2018, 95(6): 937-946.
- [15] Zhang Y, Xiong Y, Liu R Y, Xue H W, Yang Z B. The Rho-family GTPase OsRac1 controls rice grain size and yield by regulating cell division [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(32): 16121-16126.
- [16] Liu Z Q, Mei E Y, Tian X J, He M L, Tang J Q, Xu M, Liu J L, Song L, Li X F, Wang Z Y, Guan Q J, Xu Q J, Bu Q Y. OsMKKK70 regulates grain size and leaf angle in rice through the OsMKK4-OsMAPK6-OsWRKY53 signaling pathway [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(12): 2043-2057.
- [17] Yan P W, Wang Y, Cui J H, Liu M Y, Zhu Y, Ma F Y, Liu Y H, Lan D Y, Dong S Q, Hu Z J, Niu F A, Liu Y, Zhang X W, He S C, Hu J, Yuan X Y, Li Y Z, Yang J S, Cao L M, Luo X J. OsMAPKKK5 affects brassinosteroid signal transduction via phosphorylating OsBSK1-1 and regulates rice plant architecture and yield[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(5): 1798-1813.
- [18] Guo T, Chen K, Dong N Q, Shi C L, Ye W W, Gao J P, Shan J X, Lin H X. *GRAIN SIZE AND NUMBER1* negatively regulates the OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 cascade to coordinate the trade-off between grain number per panicle and grain size in rice[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(4): 871-888.
- [19] Guo T, Lu Z Q, Shan J X, Ye W W, Dong N Q, Lin H X. *ERECTA1* acts upstream of the OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 cascade to control spikelet number by regulating cytokinin metabolism in rice[J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(9): 2763-2779.
- [20] Ma Z Q, Ming Y H, Li J L, Li H L, Wang H Z, Zhu X Y, Xu Y W, Zhao Y, Hu Q F, Liu R Q, Pan Y H, Li D T, Wang W S, Xu J L, Sun X M, Li J J, Zhang H L, Li Z C, Zhang Z Y. Natural variation in GNP3 determines grain number and grain yield in rice [J]. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 5892.
- [21] Zeng J G, Duan M M, Wang Y Q, Li G T, You Y J, Shi J, Liu C H, Zhang J Y, Xu J, Zhang S Q, Zhao J. Sporophytic control of tapetal development and pollen fertility by a mitogen-activated protein kinase cascade in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(7): 1500-1516.
- [22] Minkenberg B, Xie K, Yang Y. Discovery of rice essential genes by characterizing a CRISPR-edited mutation of closely related rice MAP kinase genes [J]. *The Plant Journal*, 2017, 89(3): 636-648.
- [23] Mao X X, Zhang J J, Liu W G, Yan S J, Liu Q, Fu H, Zhao J L, Huang W J, Dong J F, Zhang S H, Yang T F, Yang W, Liu B, Wang F. The MKKK62-MKK3-MAPK7/14 module negatively regulates seed dormancy in rice[J]. *Rice*, 2019, 12(1): 2.
- [24] Mei E Y, He M L, Xu M, Tang J Q, Liu J L, Liu Y X, Hong Z P, Li X F, Wang Z Y, Guan Q J, Tian X J, Bu Q Y. OsWRKY78 regulates panicle exertion via gibberellin signaling pathway in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(4): 771-786.
- [25] Xu Z, Guo W D, Mo B Q, Pan Q, Lu J T, Wang Z W, Peng X X, Zhang Z S. Mitogen-activated protein kinase 2 specifically regulates photorespiration in rice [J]. *Plant Physiology*, 2023, 193(2): 1381-1394.
- [26] Chen Z H, Teng S Z, Liu D, Chang Y, Zhang L Y, Cui X A, Wu J X, Ai P F, Sun X H, Lu T G, Zhang Z G. RLM1, encoding an R2R3 MYB transcription factor, regulates the development of secondary cell wall in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 905111.
- [27] Wang C, Wang G, Zhang C, Zhu P K, Dai H L, Yu N, He Z H, Xu L, Wang E T. OsCERK1-mediated chitin perception and immune signaling requires receptor-like cytoplasmic kinase 185 to activate an MAPK cascade in rice[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(4): 619-633.
- [28] Yamada K, Yamaguchi K, Yoshimura S, Terauchi A, Kawasaki T. Conservation of chitin-induced MAPK signaling pathways in rice and *Arabidopsis*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2017, 58(6): 993-1002.
- [29] Wang S, Han S Y, Zhou X G, Zhao C J, Guo L N, Zhang J Q, Liu F, Huo Q X, Zhao W S, Guo Z J, Chen X J. Phosphorylation and ubiquitination of OsWRKY31 are integral to OsMKK10-2-mediated defense responses in rice[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(6): 2391-2412.
- [30] Li S P, Xiang X Q, Diao Z J, Xia N, Lu L, Zhang J, Chen Z W, Tang D Z. The OsBSK1-2-MAPK module regulates blast resistance in rice[J]. *The Crop Journal*, 2024, 12(1): 110-120.
- [31] Lu L, Fang J B, Xia N, Zhang J, Diao Z J, Wang X, Liu Y, Tang D Z, Li S P. Phosphorylation of the transcription factor OsNAC29 by OsMAPK3 activates diterpenoid genes to promote rice immunity[J]. *The Plant Cell*, 2024, 37: koae320.
- [32] Lu L, Zhang J, Zheng X X, Xia N, Diao Z J, Wang X, Chen Z W, Tang D Z, Li S P. *OsMPK12* positively regulates rice blast resistance via OsEDC4-mediated transcriptional regulation of immune-related genes[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(10): 3712-3731.
- [33] Hong Y B, Liu Q E, Cao Y R, Zhang Y, Chen D B, Lou X Y, Cheng S H, Cao L Y. The *OsMPK15* negatively regulates *Magnaporthe oryza* and *xoo* disease resistance via SA and JA signaling pathway in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 752.
- [34] Ma H G, Li J, Ma L, Wang P L, Xue Y, Yin P, Xiao J H,

- Wang S P. Pathogen-inducible OsMPKK_{10.2}-OsMPK6 cascade phosphorylates the Raf-like kinase OsEDR1 and inhibits its scaffold function to promote rice disease resistance[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(4): 620-632.
- [35] Chen J, Wang L H, Yang Z Y, Liu H B, Chu C L, Zhang Z Z, Zhang Q L, Li X H, Xiao J H, Wang S P, Yuan M. The rice Raf-like MAPKKK OsILA1 confers broad-spectrum resistance to bacterial blight by suppressing the OsMAPKK4-OsMAPK6 cascade[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(10): 1815-1842.
- [36] Wang D F, Wang H, Liu Q E, Tu R R, Zhou X P, Zhang Y X, Wu W X, Yu P, Chen D B, Zhan X D, Cao L Y, Cheng S H, Shen X H. Reduction of OsMPK6 activity by a R89K mutation induces cell death and bacterial blight resistance in rice[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(5): 835-850.
- [37] Zhu Z, Wang T X Z, Lan J P, Ma J J, Xu H Q, Yang Z X, Guo Y L, Chen Y, Zhang J S, Dou S J, Yang M, Li L Y, Liu G Z. Rice MPK17 plays a negative role in the *Xa21*-mediated resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *Rice*, 2022, 15(1): 41.
- [38] Ma J B, Wei L R, Huang K Y, Wang D C, Gao J M, Chen X, Guo H M, Gao S Y, Zhang M, Li S J, Yu C J, Zhao J, Wu J N, Gu Q, Kim S T, Gupta R, Xiong G S, Lo C, Liu Y F, Wang Y M. Biosynthesis of sakuranetin regulated by OsMPK6-OsWRKY67-OsNOMT cascade enhances resistance to false smut disease[J]. *New Phytologist*, 2025, 245(3): 1216-1231.
- [39] Li J C, Liu X L, Wang Q, Huangfu J Y, Schuman M C, Lou Y G. A group D MAPK protects plants from autotoxicity by suppressing herbivore-induced defense signaling[J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(4): 1386-1401.
- [40] Shen T, Xu F J, Chen D, Yan R J, Wang Q W, Li K Y, Zhang G, Ni L, Jiang M Y. A B-box transcription factor OsBBX17 regulates saline-alkaline tolerance through the MAPK cascade pathway in rice[J]. *New Phytologist*, 2024, 241(5): 2158-2175.
- [41] Xie K, Chen J P, Wang Q, Yang Y N. Direct phosphorylation and activation of a mitogen-activated protein kinase by a calcium-dependent protein kinase in rice[J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(7): 3077-3089.
- [42] Su S Q, Jiang Y M, Zhu X, Yu S B, Wang F X, Xue L, Cui H T. Calcium-dependent protein kinases 5 and 13 enhance salt tolerance in rice by directly activating OsMPK3/6 kinases[J]. *Plant Physiology*, 2024, 196(4): 3033-3047.
- [43] Li C H, Wang G, Zhao J L, Zhang L Q, Ai L F, Han Y F, Sun D Y, Zhang S W, Sun Y. The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice[J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(6): 2538-2553.
- [44] Yu J, Zhu C S, Xuan W, An H Z, Tian Y L, Wang B X, Chi W C, Chen G M, Ge Y W, Li J, Dai Z Y, Liu Y, Sun Z G, Xu D Y, Wang C M, Wan J M. Genome-wide association studies identify OsWRKY53 as a key regulator of salt tolerance in rice[J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 3550.
- [45] Wu J C, Cao X F, Sun X Z, Chen Y L, Zhang P, Li Y T, Ma C, Wu L L, Liang X, Fu Q P, Li L H, Zhu J Q, Jia X M, Ye X Y, Zhu J, Chen R J. OsEL2 regulates rice cold tolerance by MAPK signaling pathway and ethylene signaling pathway[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, 26(4): 1633.
- [46] Zhang Z Y, Li J H, Li F, Liu H H, Yang W S, Chong K, Xu Y Y. OsMAPK3 phosphorylates OsbHLH002/OsICE1 and inhibits its ubiquitination to activate OsTPP1 and enhances rice chilling tolerance[J]. *Developmental Cell*, 2017, 43(6): 731-743.e5.
- [47] Xia C X, Gong Y S, Chong K, Xu Y Y. Phosphatase OsPP2C27 directly dephosphorylates OsMAPK3 and OsbHLH002 to negatively regulate cold tolerance in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(2): 491-505.
- [48] Jia M R, Luo N, Meng X B, Song X G, Jing Y H, Kou L Q, Liu G F, Huang X H, Wang Y C, Li J Y, Wang B, Yu H. OsMPK4 promotes phosphorylation and degradation of IPA1 in response to salt stress to confer salt tolerance in rice[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(8): 766-775.
- [49] Liu J L, Liu J X, He M L, Zhang C Z, Liu Y X, Li X F, Wang Z Y, Jin X, Sui J J, Zhou W Y, Bu Q Y, Tian X J. OsMAPK6 positively regulates rice cold tolerance at seedling stage via phosphorylating and stabilizing OsICE1 and OsIPA1[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 137(1): 10.
- [50] Ye T T, Wang H J, Zhang L Q, Li X K, Tu H F, Guo Z L, Gao T, Zhang Y, Ye Y, Li B C, Yang W P, Li Y B, Lai X L, Dong F M, Xiong H Y, Xiong L Z. A novel OsCRK14-OsRLCK57-MAPK signaling module activates OsbZIP66 to confer drought resistance in rice[J]. *Molecular Plant*, 2025, 18(8): 1390-1408.
- [51] Wang X Y, Lin G Q, Wang H L, Zhang Z, Wang Y B, Lang Z B, Zhu J K, Wei P C, Wang P C. Rice B2 and B3 subgroup RAF kinases play central roles in both ABA and osmotic stress signaling[J]. *Cell Reports*, 2025, 44(7): 115894.
- [52] Luo G Y, Li L, Yang X Y, Yu Y, Gao L, Mo B X, Chen X M, Liu L. microRNA1432 regulates rice drought stress tolerance by targeting the *CALMODULIN-LIKE2* gene[J]. *Plant Physiology*, 2024, 195(3): 1954-1968.
- [53] 马金蛟, 兰金苹, 张彤, 陈悦, 郭亚璐, 刘玉晴, 燕高伟, 魏健, 窦世娟, 杨明, 李莉云, 刘国振. 过表达 OsMPK17 激酶蛋白质增强了水稻的耐旱性[J]. 作物学报, 2020, 46(1): 20-30.
- Ma J J, Lan J P, Zhang T, Chen Y, Guo Y L, Liu Y Q, Yan G W, Wei J, Dou S J, Yang M, Li L Y, Liu G Z. Overexpression of OsMPK17 protein enhances drought tolerance of rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2020, 46(1): 20-30. (in Chinese with English abstract)