

植物病原真菌的 MAPK 基因及其功能

范永山 刘颖超 谷守芹 桂秀梅 董金皋*

(河北农业大学真菌毒素实验室 保定 071001)

摘 要 叙述在植物病原真菌中促分裂原活化蛋白激酶(Mitogen activated protein kinase, MAPK)基因的种类和特征, 概括了 MAPK 基因在植物病原真菌生长发育、胁迫反应和侵染、致病过程中的作用及其研究现状, 讨论了进行植物病原真菌 MAPK 基因研究的意义及重点研究的课题, 并根据最新研究进展, 提出了植物病原真菌 MAPK 基因研究的发展前景。

关键词 植物病原真菌, 促分裂原活化蛋白激酶, 信号转导, 功能分析

中图分类号: Q78 文献标识码: A 文章编号: 0001-6209(2004)04-0547-05

对植物病原真菌信号转导基因的研究起源于对动物和植物中信号转导基因的研究, 这些信号转导基因可能成为抗菌药物的攻击目标^[1]。实际上, 许多病原真菌营养器官、生殖器官以及侵染机构的产生都需要受气候条件、植物或其它生物产生的物理或化学信号的诱导, 所以细胞外的信号转导途径对病菌的生长、发育和成功侵染至关重要。植物病原真菌的信号转导基因主要有 3 类: 异源三体 G 蛋白基因、促分裂原活化蛋白激酶(Mitogen activated protein kinase, MAPK)基因和依赖 cAMP 的蛋白激酶基因^[2]。目前发现, MAPK 信号

转导途径在植物病原真菌的生长、发育和致病性调节方面占有非常重要的地位, 可能是普遍存在的一种细胞外信号转导途径。

1 真菌 MAPK 基因的种类和功能

迄今为止, 人们共发现了 13 种真菌的 22 个 MAPK 基因(表 1)。根据这些 MAPK 基因的功能, 可分为 4 类: 与真菌生长和发育有关的基因、与胁迫反应有关的基因、与致病性有关的基因和功能未知基因。

表 1 目前发现的真菌 MAPK 基因

Table 1 MAP kinase genes found in fungi

Genes	Fungus	Function	Reference
Map kinase genes related to fungal growth and development			
<i>MAPKA</i>	<i>Aspergillus nidulans</i>	Spore germination, polarized growth	Bussink and Osmani 1999
<i>KPP2-UBC3</i>	<i>Ustilago maydis</i>	Mating in response to pheromone, pathogenicity to com	Muller <i>et al.</i> 1999; Mayorga and Gold 1999
<i>FUS3</i>	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Mating in response to pheromone,	Elion <i>et al.</i> 1990
<i>KSS1</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Filamentous growth	Courchesne <i>et al.</i> 1989
<i>PMK1</i>	<i>S. pombe</i>	Cell wall integration	Toda <i>et al.</i> 1996
<i>SPK1</i>	<i>S. pombe</i>	Conjugation and meiosis in response to mating	Gotoh <i>et al.</i> 1993
Map kinase genes related to fungal stress reaction			
<i>HOG1</i>	<i>Candida albicans</i>	Glycerol accumulation, toxicity	Alonso-Mong <i>et al.</i> 1999
<i>MKC1</i>	<i>C. albicans</i>	Growth and morphogenesis under stress	Navarro-Garcia <i>et al.</i> 1995
<i>OSM1</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	Hyperosmotic stress, cellular tumour	Dixon <i>et al.</i> 1999
<i>HOG1</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Osmolyte synthesis under high osmosis	Brewster <i>et al.</i> 1993
<i>MPK1</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Remodification of cell wall under low osmosis	Torres <i>et al.</i> 1991
<i>ZrHOG1 ZrHOG2</i>	<i>Zygosaccharomyces rouxii</i>	Osmolyte synthesis under high osmosis	Iwaki <i>et al.</i> 1999

基金项目: 国家自然科学基金项目(39970477); 河北农业大学“9816”资助计划项目

* 通讯作者。Tel: 86-312-7521413; Fax: 86-312-7521255; E-mail: dongjg@21cn.com

作者简介 范永山(1971-), 男, 河北滦县人, 助理研究员, 博士生, 现从事真菌毒素和分子植病研究。

收稿日期 2003-07-22, 修回日期 2003-12-04

续表 1

Genes	Fungus	Function	Reference
Map kinase genes related to fungal pathogenicity			
<i>CMK1</i>	<i>Colletotrichum lagenarium</i>	Pathogenicity, spore germination, appressorium formation, and growth in cucumber cell	Takano <i>et al.</i> 2000
<i>BMP1</i>	<i>Botrytis cinerea</i>	Growth and pathogenicity	Zheng <i>et al.</i> 2000
<i>CHK1</i>	<i>Cochliobolus heterostrophus</i>	Filamentous shape, sporogenesis, appressorium formation, and pathogenicity	Lev <i>et al.</i> 1999
<i>PMK1</i>	<i>M. grisea</i>	Appressorium formation and pathogenicity on rice	Xu and Hamer 1996
<i>MPS1</i>	<i>M. grisea</i>	Penetration peg formation, hypha growth and sporogenesis	Xu <i>et al.</i> 1998
<i>SMK1</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Sporogenesis	Krisak <i>et al.</i> 1994
<i>PTK1</i>	<i>Pyrenophora teres</i>	Appressorium formation, sporogenesis and pathogenicity on barley	Ruiz-Roldan <i>et al.</i> 2001
Map kinase genes with unknown function			
<i>FsMAPK</i>	<i>Nectria haematococca</i>	Unknown	Li <i>et al.</i> 1997

1.1 与真菌生长和发育有关的 MAPK 基因

这些 MAPK 基因的主要功能包括参与信息素调节的交配反应、调节菌丝发育、分生孢子或子囊孢子的形成、萌发等。有些与交配反应有关的 MAPK 基因还与该真菌的致病性有关。

1.1.1 调节信息素交配反应的 MAPK 基因:在真菌中交配反应的诱导因素主要有两种:一种是信息素,另一种是营养条件,有些真菌(如裂变酵母 *Saccharomyces pombe* 和新生隐球菌 *Cryptococcus neoformans*)这两种因素都可以诱导交配反应。MAPK 信号转导途径一般与信息素调节的交配反应有关,而营养条件介导的一般为 G 蛋白-cAMP-PKA 信号途径。氮缺乏(Nitrogen limitation)也可以诱导信息素反应途径(Pheromone response pathway)中许多组分的产生^[3,4]。信息素反应途径和依赖 cAMP 的信号转导途径对真菌的有性生殖和毒性都非常重要。通过对这些信号转导组分的鉴定,发现在酵母 *S. cerevisiae* 和 *S. pombe* 及致病真菌(尤其是担子菌) *C. neoformans* 和玉米黑粉病菌(*Ustilago maydis*)中调控发育、交配和毒性的信号转导途径都是非常保守的。

玉米黑粉病菌的交配型识别、接合管形成和两个担孢子的结合主要由交配型 a 和 b 控制^[5,6]。在 *U. maydis* 中,交配信息素与细胞表面的受体结合,激活 MAPK 模块,该模块由 MAPKKK(Ubc4)-MAPKK(Fuz7/Ubc5)-MAPK(Ubc3/Kpp2)组成,信号通过一系列的磷酸化传递,这一途径与 *S. cerevisiae* 中的 Ste11p-Ste7p-Fus3p MAPK 模块属于同一类 MAPK 信号转导途径^[7]。其中 MAPKK 基因 *fuz7/ubc5* 基因突变后,虽然担孢子可以正常萌发,但形成接合管的能力、菌丝生长速度、冬孢子产生能力和诱导植物病变的能力大大减弱^[8]。该途径中的其它基因突变后产生的表型相似,在 *ubc4*(MAPKKK)和 *ubc3/kpp2*(MAPK)的双突变体中,可以产生正常的细胞形态,信息素反应能力和致病性却大大减弱。这 3 个基因都属于毒性因子,即与致病性有关但不是决定性因子^[8-11]。而 *ubc2* 基因是致病性的决定性因子,它编码的基因产物中含有多个用于蛋白质与蛋白质识别、互作的结构域^[12]。

1.1.2 调节菌丝发育和孢子形成的 MAPK 基因:酵母和多数担子菌的生活史中都要经过一个从单细胞的单核形态向多细胞的双核形态转变的过程^[13,14],这种形态转变受 MAPK

途径调节的有性交配和营养调节的 cAMP 信号途径双重控制,如在酵母中发现 cAMP 途径促进含有圆形细胞的菌丝生长,而 MAPK 途径促进含有长形细胞的菌丝生长,在玉米黑粉病菌中发现 MAPK 信号转导途径(Ubc4-Fuz7/Ubc5-Ubc3/Kpp2)和 cAMP 途径(Gpa3-Uac1-Ubc1/Abr1)平行地调控 *Ptf1* 基因的表达,该基因的产物是一个调节交配型基因 a 和交配型基因 b 表达的转录因子^[15-17]。由于单核的酵母形态没有致病性,而多细胞的双核菌丝形态才有致病性,因此,这种形态转变还与真菌的致病性密切相关。

在其它真菌中也发现了一些与菌丝生长和孢子发育有关的 MAPK 基因,如构巢曲霉(*Aspergillus nidulans*)的 *MAPKA* 基因,番茄灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)的 *BMP1* 基因,玉米小斑病菌(*Cochliobolus heterostrophus*)的 *CHK1* 基因,稻瘟病菌(*Magnaporthe grisea*)的 *MPS1* 和 *OSM1* 基因,这些基因突变后,虽然在多数培养基上与野生型菌株的生长速度相似,但在自然条件下,其产孢和菌丝发育能力大大降低,细胞壁比野生型菌株的细胞壁薄而不平,容易变形,*MPS1* 基因突变体对温度敏感,高温条件下菌落中会产生自溶现象,*MAPKA* 基因还与孢子萌发有关^[18,19]。

1.2 与胁迫反应有关的 MAPK 基因

OSM1 基因是在稻瘟病菌中发现的一个与渗透调节有关的 MAPK 基因,它是酵母 MAPK 基因 *HOG1* 的功能同源基因,控制菌丝体内亲水性阿拉伯糖醇(Arabitol)的积累,但对附着胞膨胀体的产生和甘油积累没有作用。在完全培养基和燕麦培养基上其突变体生长速度正常,并能产生正常的菌丝、分生孢子和附着胞,毒性也不改变,但其菌体发育对渗透压敏感,在超渗条件下,菌丝形态会发生改变(产生宽而不规则的菌丝细胞),并且分生孢子能形成更多的附着胞。这种高渗下加强附着胞发育的特点可能是因为超渗条件下菌丝细胞内的 *OSM1* 蛋白抑制了 *PMK1* 基因的激活^[20]。在粗糙链孢菌(*Neurospora crassa*)中发现了一个与 *OSM1* 高度同源的 *OS-2* 基因,一类新型的抗生吡咯类衍生物(Phenylpyrrole)杀菌剂可以在抑制与葡萄糖磷酸化相关的运输过程中,通过过度激活 *OS-2* MAPK 途径刺激菌丝细胞中甘油大量积累,过度膨胀后破裂、死亡^[21]。虽然迄今在许多植物病原真菌中尚未发现 *OSM1* 同源基因,但是通过本实验室的工作,利用候选

基因法从玉米大斑病菌(*Setosphaeria turcica*)中成功获得一个与 *OSM1* 和 *OS-2* 基因同源性分别达 97% 和 92% 的 297bp 的 cDNA 基因片段,另外研究还发现,玉米大斑病菌中的 MAPK 途径不但与玉米大斑病菌的分生孢子萌发有关,而且对该病菌的毒素产生有调控作用(论文待发表)。

1.3 与致病性有关的 MAPK 基因

1.3.1 *PMK1* 及其同源基因: *PMK1* 是稻瘟病菌中鉴定的第一个具有 MAPK 特性的基因^[22, 23],与 *S. cerevisiae* 的 *Fus3/Kss1* MAPK 基因高度同源。*pmk1* 突变体可以产生正常的菌丝和孢子。在培养条件下,*PMK1* 基因和营养生长、有性及无性繁殖无关。*pmk1* 突变体不具侵染力,在感病的水稻品种上不能引起稻瘟病病斑。该突变体的分生孢子的附着及萌发能力与野生型菌株相同,其芽管也能形成膨胀体,但不能形成附着胞,在稻叶伤口处接种该突变体也不能侵染水稻产生病斑。在 cAMP 作用下该突变体的芽管顶端有膨胀现象,但仍不能形成附着胞,因此 *PMK1* 的表达产物很可能是 cAMP 信号途径下游控制细胞表面识别和侵染机构形成的组分。*PMK1* 基因在稻瘟病菌中可能是组成型表达的,但附着胞的形成需要高水平表达的 *PMK1* 蛋白^[23]。

在许多植物病原真菌中鉴定了与 *PMK1* 同源的 MAPK 基因。在玉米黑粉病菌中鉴定的与 *PMK1* 同源的 MAPK 基因 *Ubc3(Kpp2)* 是前述的信息素信号转导途径的一个重要组分,在没有 cAMP 合成能力的单倍体菌系中,其菌丝生长需要 *Ubc3* 基因。该基因的表达产物可能有多个作用位点,其中包括调节致病性发育的 *Ppf1* 基因,但该基因不是致病性必需基因。通过对该途径中 *Ubc3(Kpp2)* 基因的上游和下游基因研究,发现 *Ubc3(Kpp2)* MAPK 与信息素反应、细胞融合、菌丝发育和致病性都有关^[24],并且存在多个 MAPK 途径与 *Ubc3(Kpp2)* 相互作用调控有性交配和致病性发育^[11, 25]。

黄瓜炭疽病菌(*Colletotrichum lagenarium*)的 *CMK1* 基因与 *PMK1* 高度同源,可以使 *pmk1* 突变体恢复附着胞功能。*CMK1* 对病菌附着胞形成和致病性相当重要,并调节一定环境条件下的分生孢子萌发,对菌丝的发育没有影响。*cmk1* 突变体的产孢量下降,不能形成附着胞,其分生孢子水悬液在寄主植物和玻璃表面不能萌发,加入酵母提取物可以刺激孢子萌发但不能形成附着胞,将萌发的分生孢子接种到植物伤口组织中,也不能侵染^[26]。

玉米小斑病菌中 *PMK1* 同源基因 *CHK1* 基因也是附着胞形成的必需基因。*chk1* 突变体不能产生分生孢子,气生菌丝发育不良并在菌落中部有自溶现象,毒性显著降低。*CHK1* 主要与病菌在寄主体内的扩展有关,*chk1* 突变体侵染叶片后只出现轻微的变色,有时形成很小的、不能扩展的坏死斑^[27]。这些小病斑的产生可能是该病菌存在多种侵入途径,虽然不能形成附着胞但一样可以侵入^[28]。

与 *PMK1* 基因同源的 *BMP1* 基因是灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)的致病性必需基因。*bmp1* 突变体可产生正常的分生孢子和菌丝,但生长速率下降,对番茄叶片、康乃馨和玫瑰花没有致病性,也不能诱导植物对其产生防卫反应;产生的分生孢子可以在植物表面萌发但不能侵入^[19]。

大麦网斑病菌(*Pyrenophora teres*)的 *PTK1* 基因也是 *PMK1* 的同源基因,病菌分生孢子的产生、附着胞形成、病菌

的致病性和在大麦叶片中的扩展都需要 *PTK1* 基因,但对病菌的营养生长没有影响。*ptk1* 突变体的分生孢子梗变长,长度是野生型菌株的 3~4 倍并且不能产生分生孢子,菌丝也不能形成附着胞,加上外源 cAMP 后也不能恢复。*ptk1* 突变体的菌丝悬液接种大麦叶片,不能产生任何病斑^[29]。

Di-Pietro 等^[30]在番茄枯萎病菌(*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*)中鉴定了一个 *PMK1* 的同源基因 *FMK1*,该基因是镰刀菌的关键性致病基因。*fmk1* 突变体对番茄没有致病性,但在培养过程中营养生长和产孢正常,并且在番茄果实内的扩展能力减弱,细胞壁降解酶和果胶酶的分泌能力下降,在番茄根围萌发的分生孢子不能形成穿透菌丝,对根的附着能力大大下降,接种到番茄根表面不能引起枯萎病状,将其产生的分生孢子注射到成熟的番茄果实中,也没有扩展能力,接种位点处果肉不产生腐烂。

在赤珠丛赤壳(*Nectria haematococca*)中也分离到了一个 *PMK1* 同源基因 *FsMAPK*^[31],但其在附着胞形成和植物侵染方面的功能还不知道。

总之,*PMK1* 及其同源基因影响稻瘟病菌、黄瓜炭疽病菌、玉米小斑病菌和大麦网斑病菌等 4 种叶面真菌的附着胞形成,并对稻瘟病菌、黄瓜炭疽病菌、番茄灰霉病菌、番茄枯萎病菌和大麦网斑病菌的致病性非常重要,这表明 *PMK1* 途径在许多病原真菌中是相当保守的,它负责调节附着胞形成和侵染过程。

1.3.2 *MPS1* 基因: *MPS1* 是稻瘟病菌中与 *S. cerevisiae* 的 *SLT2* 高度同源的 MAPK 基因。该基因的突变体对水稻叶片没有致病性。与 *pmk1* 突变体相比,*mps1* 突变体可以通过伤口侵染水稻,且在加入 10 mmol/L 外源 cAMP 的情况下可以形成黑化的附着胞,但附着胞不能穿透植物细胞的表皮,也不能形成侵染菌丝,因此 *MPS1* 主要与穿透植物表皮细胞有关^[18]。

2 植物病原真菌的 MAPK 信号转导途径

在稻瘟病菌中已发现的 *OSM1*、*PMK1* 和 *MPS1* 3 个典型 MAPK 基因中,*PMK1* 和 *MPS1* 都是与侵染有关的重要基因,*OSM1* 则是病菌在田间存活的必需基因,因为该基因的突变体对干燥、紫外线和渗透压敏感性增加^[20]。稻瘟病菌中的这 3 个 MAPK 基因都是单拷贝,它们属于不同的 MAPK 途径,调节不同的生物学过程,可以说在大多数高等真菌中都可能存在这 3 种 MAPK 途径。

PMK1 及其同源基因在调控真菌致病性方面是相当保守的。但 *PMK1* 途径的激活和它调节的基因种类还不清楚。因为 *PMK1* 在功能上与酵母 *Fus3/Kss1* 互补^[22],所以在植物病原真菌中也可能是 MAPKKK-MAPKK-MAPK 这种级联反应。但 *PMK1* 途径一定有一个唯一的输入信号(如植物表面分子)和调控的一些目标基因(如植物侵染基因),因为在许多植物病原真菌中 *PMK1* 途径调节着附着胞形成和菌丝在植物体内的扩展,这些在酵母中是不存在的。在不同真菌中,*PMK1* 途径的功能可能不同,有的对孢子产生、萌发和气生菌丝生长都有调控作用,因此在不同真菌中,*PMK1* 途径可能有不同的上游信号和下游转录因子。

目前在其它病原真菌中还没有鉴定出和 *MPS1* 或 *OSM1*

同源的 MAPK 基因。进一步对 MPS1 途径的研究可使我们更好地理解菌丝细胞壁合成和侵染结构形成的分子机制,而对于 OSM1 途径在丝状真菌中的超渗调节研究,对于研究真菌在自然界中的适应性也非常重要。OSM1 激酶是酵母 HOG1 激酶的同源体,它们含有 TGY 双磷酸化结构域,而其它 MAPK 激酶为 TEY。许多属于胁迫激活型蛋白激酶(Stress-activated protein kinase, SAPK)的哺乳动物和植物 MAPK 激酶也含有 TGY 结构域^[32],因此 OSM1 有可能是所有高等生物中最保守的、普遍的胁迫反应调控基因。

3 植物病原真菌 MAPK 基因的研究发展前景

在许多植物病原真菌中发现了与酵母 MAPK 同源的一些基因,但因为多数病原真菌都有复杂的生活史和分化过程,因此它们应该有比酵母中的同源体更多的功能,如 PMK1 及其同源体对菌丝生长、无性和有性繁殖及植物的侵染过程都有调控作用^[19, 22, 26, 27],所以真菌 MAPK 基因及其同源体一定调节着病原真菌中一系列基因的表达。

信号转导基因参与病原真菌的致病性并不奇怪,因为许多植物病原真菌侵染结构的产生和侵染的起始都是开始于真菌与植物之间的相互识别。当信号转导基因的产物为致病所必需,且基因功能丧失则致病性也丧失时,这种信号转导基因就可以成为致病性基因。因此,对植物病原真菌中 MAPK 信号转导途径中信号识别的受体、组分和目标基因的研究,不但可使人们更多地了解病害发生过程,且每一个与致病性有关的 MAPK 基因都可能成为病害防治的目标。

虽然在真菌中每个 MAPK 途径都有其独特的转导信号,但大量证据表明,MAPK 途径之间存在着相互作用^[33],不同 MAPK 途径协调互作调控病原真菌对外界刺激的反应及侵染循环。如 *chk1* 突变体具有 *pmk1* 和 *mgs1* 突变体的双重表型^[27],从而表明在玉米小斑病菌中 PMK1 途径和 MPS1 途径密切相关。对几个病原真菌的研究表明,cAMP 信号转导途径和 MAPK 途径同时参与菌丝分化和致病性^[34, 35],如在玉米黑粉病菌中 cAMP/PKC 信号途径和 Ubc3(Kpp2) MAPK 途径同时参与交配、形态转换和毒性^[11],侵染植物时这两个途径同时协作。在稻瘟病菌中,cAMP 信号也参与表面识别和引发附着胞形成^[36, 37]。因此研究植物病原真菌中 MAPK 信号转导途径和其它信号转导途径之间的交叉和互作是目前一个重要研究领域。

酵母中的早期研究只能起指导作用,不能完全应用于研究病原真菌中 MAPK 途径在侵染过程中功能和调节作用,因此进一步研究植物病原真菌中各 MAPK 途径中的组分和不同信号途径之间的相互作用,不但有利于研究真菌致病性的进化过程,也有助于研究调节侵染过程的分子机制,随着分子植物病理学及重组 DNA 技术的迅速发展,也将不断深化人们对植物与病原菌互作关系的认识。

参 考 文 献

[1] Lengeler J W. Metabolic networks : a signal-oriented approach to cellular models. *Biol Chem*, 2000, **381** (9 - 10): 911 - 920.
[2] Alexander I, Barbara J H. Pathogenicity genes of phytopathogenic fungi. *Molecul Plant Pathol*, 2001, **22X** (4) 241 - 255.

[3] Liu H, Kohler J, Fink G R. Suppression of hyphal formation in *Candida albicans* by mutation of a STE12 homolog. *Science*, 1994, **266** : 1723 - 1726.
[4] Malathi K, Ganesan K, Datta A. Identification of a putative transcription factor in *Candida albicans* that can complement the mating defect of *Saccharomyces cerevisiae* ste12 mutants. *J Biol Chem*, 1994, **269** : 22945 - 22951.
[5] Casselton L A, Olesnicky N S. Molecular genetics of mating recognition in basidiomycete fungi. *Microbiol Mol Biol Rev*, 1998, **62** : 55 - 70.
[6] Kronstad J W, Staben C. Mating type in filamentous fungi. *Annu Rev Genet*, 1997, **31** : 245 - 276.
[7] Banuett F. Signalling in the yeasts : an informational cascade with links to the filamentous fungi. *Microbiol Mol Biol Rev*, 1998, **62** : 249 - 274.
[8] Banuett F, Herskowitz I. Identification of *fuz7*, a *Ustilago maydis* MEK/MAPKK homolog required for a-locus-dependent and -independent steps in the fungal life cycle. *Genes Dev*, 1994, **8** : 1367 - 1378.
[9] Andrews D L, Egan J D, Mayorga M E, et al. The *Ustilago maydis* *ubc4* and *ubc5* genes encode members of a MAP kinase cascade required for filamentous growth. *Mol Plant-Microbe Interactions*, 2000, **13** : 781 - 786.
[10] Mayorga M E, Gold S E. A MAP kinase encoded by the *ubc3* gene of *Ustilago maydis* is required for filamentous growth and full virulence. *Mol Microbiol*, 1999, **34** : 485 - 497.
[11] Muller P, Aichinger C, Feldbrugge M, et al. The MAP kinase Kpp2 regulates mating and pathogenic development in *Ustilago maydis*. *Mol Microbiol*, 1999, **34** : 1007 - 1017.
[12] Mayorga M E, Gold S E. Characterization and molecular genetic complementation of mutants affecting dimorphism in the fungus *Ustilago maydis*. *Fungal Genet Biol*, 1998, **24** : 364 - 376.
[13] Pan X, Heitman J. Cyclic AMP-dependent protein kinase regulates pseudohyphal differentiation in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol Cell Biol*, 1999, **19** : 4874 - 4887.
[14] Banuett F. Genetics of *Ustilago maydis*, a fungal pathogen that induces tumors in Maize. *Annu Rev Genet*, 1995, **29** : 179 - 208.
[15] Gold S, Duncan G, Barrett K, et al. cAMP regulates morphogenesis in the fungal pathogen *Ustilago maydis*. *Genes Dev*, 1994, **8** : 2805 - 2816.
[16] Hartmann H A, Kruger J, Lottspeich F, et al. Environmental signals controlling sexual development of the corn smut fungus *Ustilago maydis* through the transcriptional regulator *pf1*. *Plant Cell*, 1999, **11** : 1293 - 1305.
[17] Kronstad J W, Staben C. Mating type in filamentous fungi. *Annu Rev Genet*, 1997, **31** : 245 - 276.
[18] Xu J R, Staiger C J, Hamer J E. Inactivation of the mitogen-activated protein kinase MPS1 from the rice blast fungus prevents penetration of host cells but allows activation of plant defense responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, **95** : 12713 - 12718.
[19] Zheng L, Campbell M, Murphy J, et al. The *BMP1* gene is essential for pathogenicity in the gray mold fungus *Botrytis cinerea*. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2000, **13** : 724 - 732.
[20] Dixon K P, Xu J R, Smirnov N, et al. Independent signaling pathways regulate cellular turgor during hyperosmotic stress and appressorium-mediated plant infection by *Magnaporthe grisea*. *Plant Cell*, 1999, **11** : 2045 - 2058.

- [21] Zhang Y , Neo S Y , Wang X , *et al.* Axin forms a complex with MEKK1 and activates c-Jun NH₂-terminal kinase/stress-activated protein kinase through domains distinct from wnt signaling. *J Biol Chem* , 1999 , **274** : 35247 – 35254 .
- [22] Xu J R , Hamer J E . MAP Kinase and cAMP signaling regulate infection structure formation and pathogenic growth in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea* . *Genes Dev* , 1996 , **10** : 2696 – 2706 .
- [23] Nishida E , Gotoh Y . The MAP kinase cascade is essential for diverse signal transduction pathways. *Trends Biochem Sci* , 1993 , **18** : 128 – 131 .
- [24] Mayorga M E , Gold S E . A MAP kinase encoded by the *ubc3* gene of *Ustilago maydis* is required for filamentous growth and full virulence. *Mol Microbiol* , 1999 , **34** : 485 – 497 .
- [25] Kahmann R , Basse C , Feldbrugge M . Fungal-plant signalling in the *Ustilago maydis*-maize pathosystem. *Current Opinion in Microbiol* , 1999 , **2** : 647 – 650 .
- [26] Takano Y , Kikucki T , Kubo Y , *et al.* The *Colletotrichum lagenarium* MAP kinase gene CMK1 regulates diverse aspects of fungal pathogenesis. *Mol Plant Microbe Interact* , 2000 , **13** : 374 – 383 .
- [27] Lev S , Sharon A , Hadar R , *et al.* A mitogen-activated protein kinase of the corn leaf pathogen *Cochliobolus heterostrophus* is involved in conidiation , appressorium formation , and pathogenicity : Diverse roles for mitogen-activated protein kinase homologues in foliar pathogens. *Proc Natl Acad Sci USA* , 1999 , **96** : 13542 – 13547 .
- [28] Horwitz B A , Sharon A , Lu S , *et al.* A G protein alpha subunit from *Cochliobolus heterostrophus* involved in mating and appressorium formation. *Fung Genet Biol* , 1999 , **26** : 19 – 32 .
- [29] Ruiz-Roldan M C , Maier F J , Schfer W . PTK1 , a mitogen-activated-protein kinase gene , is required for conidiation , appressorium formation , and pathogenicity for *Pyrenophora teres* on barley. *Mol Plant-Microbe Interact* , 2001 , **14** : 116 – 125 .
- [30] Di-Pietro A , Garcia-Maceira F I , Meglec E , *et al.* A mitogen-activated protein kinase of the vascular wilt fungus *Fusarium oxysporum* is dispensable for vegetative growth but essential for pathogenicity. Abstract of The 5th European Conference on Fungal Genetics , Arcaçhon , France , March **25 – 29** , 2000 , 227 .
- [31] Li D , Rogers L , Kolattukudy P E . Cloning and expression of cDNA encoding a mitogen-activated protein kinase from a phytopathogenic filamentous fungus. *Gene* , 1997 , **195** : 161 – 166 .
- [32] Kultz D . Phylogenetic and functional classification of mitogen- and stress-activated protein kinase. *J Mol Evol* , 1998 , **46** : 571 – 588 .
- [33] Gustin M C , Albery n J , Alexander M , *et al.* MAP kinase pathways in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* . *Microbiol Mol Biol Rev* , 1998 , **62** : 1264 – 1300 .
- [34] Kronstad J , Maria A D , Funnell D , *et al.* Signaling via cAMP in fungi : interconnections with mitogen-activated protein kinase pathways. *Arch Microbiol* , 1998 , **170** : 395 – 404 .
- [35] Madhani H D , Fink G R . The control of filamentous differentiation and virulence in fungi. *Trends Cell Biol* , 1998 , **8** : 348 – 353 .
- [36] Choi W , Dean R A . The adenylate cyclase gene MAC1 of *Magnaporthe grisea* controls appressorium formation and other aspects of growth and development. *Plant Cell* , 1997 , **9** : 1973 – 1983 .
- [37] Adachi K , Hamer J E . Divergent cAMP signaling pathways regulate growth and pathogenesis in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea* . *Plant Cell* , 1998 , **10** : 1361 – 1374 .

Mitogen Activated Protein Kinase Genes and Its Functions in Phytopathogenic Fungus

FAN Yong-Shan LIU Ying-Chao GU Shou-Qin GUI Xiu-Mei DONG Jin-Gao*

(Mycotoxin Laboratory , Agricultural University of Hebei , Baoding 071001 , China)

Abstract : Advances on MAPK (Mitogen activated protein kinase) genes of plant pathogenic fungi were reviewed in this paper . The category and characteristics of MAPK and its function in fungal growth , development and plant disease development were discussed as well . Based on the recent researches , the key points in studies on MAPK genes in fungi were predicted .

Key words : Plant pathogenic fungus , MAPK , Singal transduction , Functional analysis