

文章编号:1000-5862(2020)05-0478-06

白粉菌效应蛋白研究进展

金 聪,谢建坤*

(江西师范大学生命科学学院,江西 南昌 330022)

摘要:在病原菌与植物的相互作用过程中,病原菌分泌大量效应蛋白帮助其侵染植物,因此效应蛋白一直是植物病理学研究的热点课题.该文基于大量白粉菌效应蛋白的研究成果,就近年来白粉菌效应蛋白的生物信息学预测分析结果、功能效应蛋白鉴定及其作用机理和无毒效应蛋白研究进展等方面进行综述,同时对未来值得重点关注的研究方向进行探讨,以期对白粉菌致病性的研究提供理论参考.

关键词:白粉菌;效应蛋白组;致病性;无毒基因

中图分类号:S 435 **文献标志码:**A **DOI:**10.16357/j.cnki.issn1000-5862.2020.05.05

0 引言

白粉菌属于专化活体营养型病原真菌,其寄主非常广泛,可侵染上万种被子植物,其中包括许多重要的粮食作物.由布氏白粉菌(*Blumeria graminis*)所引起的大麦白粉病和小麦白粉病是麦类作物最严重的病害之一,每年给农业生产造成巨大的经济损失^[1-2].控制白粉病最经济有效的方法是培育抗病新品种,但目前可利用的抗病品种较少,培育新品种所需年限较长,且白粉菌的变异会导致抗病品种丧失抗性.因此,研究白粉菌与植物的相互作用体系以探究白粉菌致病机制对于防治白粉病具有重要的意义,是目前研究的热点课题.

白粉病和大麦、小麦的相互作用符合“基因对基因”假说(gene-for-gene hypothesis),该假说认为对应于寄主中的每个决定抗病性的基因,相对应地在病原菌中只有1个无毒效应蛋白基因(*Avr*)与之识别,表现为1个*Avr*基因对应1个*R*基因^[3],如大麦与白粉菌相互作用体系中*AVR_{a1}/Mla1*、*AVR_{a13}/Mla13*、*AVR_{a7}/Mla7*、*AVR_{a9}/Mla9*、*AVR_{a10}/Mla10*和*AVR_{a22}/Mla22*^[4-5],小麦与白粉菌相互作用中*Avr-Pm₃/Pm₃*和*AvrPm₂/Pm₂*^[6-7].这些无毒基因(avirulence gene, *Avr*)与抗病基因(resistance gene, *R*)的发现充分证实了“基因对基因”学说. zig-zag 模型^[8]等

理论的提出对“基因对基因”学说做了进一步完善,形成了PTI-ETI理论.已有研究表明:大麦和小麦细胞中也存在细胞表面模式识别受体(pattern recognition receptors, PRRs),它能够识别白粉菌的病原菌相关分子(pathogen associated molecular patterns, PAMP),从而引起植物的本底抗性——基础免疫反应(PAMP-triggered immunity, PTI).另一方面,白粉菌分泌效应蛋白(effect protein)抑制寄主PTI,相对地一些大麦和小麦会进化出抗病蛋白(resistance protein).特异性的识别效应蛋白从而引起更强烈的免疫反应——效应蛋白诱导的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI).然而,白粉菌又会进化出新的效应蛋白抑制宿主ETI.在白粉菌和植物的侵染与防御的相互作用过程中,白粉菌效应蛋白扮演着重要的角色,已受到越来越多科研人员的关注.本文对近年来白粉菌效应蛋白的生物信息学预测、功能效应蛋白鉴定及其作用机理和无毒效应蛋白研究进展等方面进行综述,并对未来工作的重点方向进行探讨,以期对白粉菌致病性的研究提供理论参考.

1 生物信息学预测白粉菌效应蛋白

植物病原真菌效应蛋白的研究是植物与病原微生物相互作用研究领域中的热点课题.在植物病原真菌中,效应蛋白一般占蛋白质组的5%~10%.人

收稿日期:2019-08-01

基金项目:国家自然科学基金(31960085)和江西省研究生创新基金(YJS2017058)资助项目.

通信作者:谢建坤(1965-),男,江西南昌人,教授,博士,主要从事植物生物技术与遗传改良研究. E-mail: xiejiankun@jxnu.edu.cn

们最初认为,效应蛋白是不多于300个氨基酸的分泌蛋白质,富含半胱氨酸,其3级结构通过二硫键稳定,并且在真菌病原菌侵染宿主过程中发挥着重要作用.近期有研究表明,任何氨基酸个数大于300的真菌分泌蛋白都可能是效应蛋白^[9].这些分泌蛋白都有一个共同的序列特征,就是N-末端有一段由15~30个疏水性氨基酸残基组成的信号肽序列,其功能是引导蛋白跨膜运输到细胞膜外^[10].近年来,随着全基因组和蛋白组测序技术的完善,白粉菌的基因组和蛋白组被解析公布,这为其效应蛋白的预测和分析提供了大量的数据资源.

2010年P. D. Spanu等^[11]对大麦白粉菌(*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*)菌株DH14全基因组序列进行解析,发表了具有140倍覆盖率的大麦白粉菌基因组.同时报道了豌豆白粉菌(*Erysiphe pisi*)和拟南芥白粉菌(*Golovinomyces orontii*)的基因组序列,其基因组大小分别为120 Mb、151 MB和160 Mb,平均大小不到其他子囊菌(*Ascomycetes*)基因组大小的1/4. P. D. Spanu等^[11]基于其解析的大麦白粉菌基因组序列,以是否包含预测信号肽、无跨膜结构域以及在白粉菌外无同源蛋白为标准,预测到248个候选效应蛋白(candidates for secreted effector proteins, CSEPs). T. Wicker等^[12]报道了4个小麦白粉菌(*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)菌株(96224、94202、JIW2和70)的基因组序列,进一步比较基因组分析预测小麦白粉菌中有602个候选效应基因.2013年S. Hacquard等^[13]以DH14菌株基因组作为参考基因组,对分别收集于雅典和德国的2个大麦白粉菌菌株A6和K1的基因组和转录组进行测序分析,进一步完善了白粉菌的基因组序列数据. D. Godfrey等^[14-15]从大麦细胞与白粉菌吸器混样cDNA文库的4500多个ESTs中选出了3000多个与白粉菌侵染相关的基因,其中大多数具有表达量高以及包含N-端信号肽等特征,并且从中鉴定出107个基因含有N-端基序Y/F/W_xC的候选效应因子.发现Y/F/W_xC基序的第1个氨基酸是3个芳香族残基(酪氨酸(Y)、苯丙氨酸(F)或色氨酸(W))中的任何一个,最后一个氨基酸总是半胱氨酸(C).并预测其在效应蛋白行使功能中发挥重要作用,可能参与效应蛋白的转运.然而到目前为止,Y/F/W_xC基序的具体功能还有待进一步实验验证.

除了基因组学分析,蛋白组学分析白粉菌也预测发现了大量白粉菌候选效应蛋白(*blumeria effec-*

tor candidate, BEC). L. V. Bindschedler等^[16]运用蛋白质组学对白粉菌发展的3个阶段进行分析,包括分生孢子、孢子形成菌丝和大麦表皮带白粉菌吸器(EH),并从这3个阶段样品中鉴定出827个蛋白质;从EH样品中鉴定出47种,其中9种是只在EH样品中存在的,且均包含信号肽序列.2011年L. V. Bindschedler等^[17]再次利用蛋白组学分析大麦白粉菌吸器中分离的蛋白,分析了5854个预测蛋白中的1401个,发现71个蛋白只在吸器中表达,43个被确定为效应蛋白.在分析的蛋白质中95%包含N-端信号肽序列,且蛋白平均长度为235个氨基酸.在蛋白质组学分析后不久,为确定CSEPs的完整库,C. Pedersen等^[18]在其基础上,结合生物信息学、转录组学以及蛋白组学分析和蛋白结构预测等方法对大麦白粉菌基因组进行了更为深入地分析.在该研究中,他们以248个已公布的CSEPs作为查询参考基因,对RNA测序数据进行ORF和信号肽预测.将预测的CSEPs的数量增加到491个,进一步研究将其分属于72个蛋白家族中,其中分为2种主要类型的效应蛋白家族:吸器中相对高表达的短链效应蛋白和吸器中相对低表达的长链效应蛋白.有趣的是,基因组学分析预测与蛋白组学预测的效应蛋白具有高度的重叠性,仅有5个BECs不在CSEP库中^[19],这证明CSEP库的可靠性.近年来,人们一直致力于改进白粉菌效应蛋白基因的预测策略. F. Menardo等^[20]预测大麦白粉菌和小麦白粉菌中均有超过700个CSEPs; M. C. Muller等^[21]报道小麦白粉菌中有844个效应蛋白.由此可见,白粉菌可能包含更多的候选效应蛋白,有待人们进一步地去发现.这些效应蛋白基因组与蛋白组的预测和分析结果为白粉菌效应蛋白的功能研究奠定了重要的基础.

2 影响致病性的白粉菌效应蛋白

白粉菌为抵抗植物的防御机制,将效应蛋白分泌并转运到宿主细胞的表面或内部,靶向植物的免疫反应组分,从而帮助其侵染植物^[22-25].在大麦白粉菌和小麦白粉菌中目前均有超过700个候选效应蛋白,但其中绝大多数未被研究,有待功能分析和验证.目前对白粉菌效应蛋白的功能验证最主要的方法是利用寄主诱导的基因沉默(host induced gene silencing, HIGS)和基因枪介导的单细胞瞬时表达.这2种方法是将预测的CSEPs基因分别克隆到RNAi

沉默载体和植物表达载体中,利用基因枪介导的瞬时表达系统,将 pUbi-GUS 报告基因与构建载体在大麦表皮细胞中共表达,pUbi-GUS 质粒作为组织化学染色的标记物,在植物中表达能够标记成功转化的细胞.之后接种白粉菌的分生孢子,最后统计白粉菌在侵染后吸器的形成率,对比对照组以确定白粉菌的致病力^[26-27].

基于这2种方法,近年来已发现一些对白粉菌致病性起关键作用的效应蛋白. Zhang Wenjing 等^[27]利用 HIGS 方法研究了候选效应蛋白 CSEP0055 对白粉菌致病力的影响,表达谱分析发现该基因编码的蛋白质能帮助白粉菌在侵染点上持续生长,CSEP0055 可能通过与大麦抗病相关蛋白 PR1 和 PR17 相互作用影响植物抗穿透性进而影响植物的抗病反应. C. Pliego 等^[26]应用 HIGS 分别对其中 50 个大麦白粉菌候选效应蛋白进行沉默实验,结果表明其中 8 个候选效应蛋白被沉默后均能明显影响白粉菌的致病力,进一步分析发现其中 2 个候选效应蛋白是 RNA 酶类,因此认为 RNA 酶类可能是一类新型的效应蛋白. 研究发现其中一个 RNA 酶效应蛋白 CSEP0264 (BEC1011) 能够抑制病原菌诱导的大麦细胞的程序性死亡,从而抑制植物的抗病反应,但是目前对其作用机制仍然未知,这是截止目前发现的唯一一个能够抑制宿主细胞死亡的白粉菌效应蛋白. 在活体营养型真菌白粉菌的侵染过程中,抑制宿主细胞死亡具有重要的意义,效应蛋白能够参与这一过程.

S. M. Schmidt 等^[28]利用基因枪瞬时过表达技术开展研究,发现 5 个候选效应蛋白 (BEC1 ~ BEC5) 影响白粉菌致病力,其中 BEC4 能与寄主 ARF-GAP (ADP ribosylation factor-GTPase-activating protein) 相互作用,推测 BEC4 可能通过影响寄主囊泡运输发挥功能. 其中效应蛋白 BEC2 在拟南芥白粉菌中的同源蛋白是拟南芥白粉菌的致病因子,在拟南芥中表达 BEC2 能够导致拟南芥易感染白粉菌. A. A. Ahmed 等^[29]发现 CSEP0105 和 CSEP0162 对白粉菌侵染至关重要,它们受白粉菌吸器形成诱导表达,且均与热激蛋白 (sHSP) Hsp16.9 和 Hsp17.5 相互作用,通过抑制 Hsp16.9 的酶活性抑制植物抗病反应. A. A. Abdurehim 等^[30]利用 HIGS、qPCR 等技术研究发现效应蛋白 CSEP0081 和 CSEP0254 在吸器形成后上调表达,并且作为致病因子增强白粉菌致病性. G. B. Aguilar 等^[31]从 22 个

候选效应蛋白中筛选到 8 个 CSEPs (CSEP0007, CSEP0025、CSEP0128、CSEP0211、CSEP0247、CSEP0345、CSEP0420 和 CSEP0422) 在白粉菌侵染的前期被诱导表达,并且参与白粉菌侵染的过程.

另外,研究还发现效应蛋白能够作用于植物多个层面的代谢反应,从而影响植物抗病. CSEP0064 (BEC1054) 被发现能够与宿主的 4 种蛋白相互作用,包括大麦抗病相关蛋白质 (PR5)、核糖体蛋白 (eEF1G)、初级代谢与 ROS 产生相关的蛋白质和信号因子 (MDH 和 zGST). 这说明一个效应蛋白能够与宿主细胞内多个靶标相互作用,进而影响宿主的生理代谢^[32]. 实验研究表明 CSEP0064 在白粉菌吸器形成后被诱导表达,并且靶向植物细胞内谷胱甘肽转移酶、苹果酸脱氢酶和抗病病原菌相关蛋白,通过影响多个水平的植物免疫相关蛋白从而抑制宿主免疫反应^[33]. 在此基础上, H. G. Pennington 等^[34]研究发现 CSEP0064 是一种与宿主核糖体结合的假酶,通过抑制植物核糖体失活蛋白 (RIPS) 的活性,从而参与病原菌的侵染.

综上所述,目前共发现 21 个效应蛋白在 HIGS 沉默之后,严重影响大麦白粉菌吸器的形成,证明这些效应蛋白对于白粉菌的侵染具有重要的意义^[26-27,29-3].

3 无毒效应蛋白

根据植物与病原微生物相互作用的 zig-zag 模型描述,白粉菌效应蛋白可以作用于植物的免疫系统^[8,35],从而帮助病原菌侵染. 同时,植物免疫系统也会进化出相应的抗病蛋白来识别这些效应蛋白,以抑制病原菌侵染. 而编码这些被植物抗病蛋白识别的效应蛋白的基因也叫无毒效应蛋白基因 (*Avr*).

近年来,结合高通量测序和高通量基因分型技术,大大加快了对白粉菌中 *Avr* 基因的鉴定速度. 图位克隆^[6-7]、混合分组分析法 (BSA)^[6,38]、全基因组关联分析 (GWAS)^[7] 及转录组关联分析 (TWAS)^[45] 等方法被用于鉴定白粉菌 *Avrs* 基因. 基于以上方法, Lu Xunli 等^[4]从大麦白粉菌中鉴定获得无毒效应蛋白基因 *AVRa1* 和 *AVRa13*, 它们编码的蛋白分别能被大麦抗病蛋白 *MLA1* 和 *MLA13* 识别. 从小麦白粉菌中鉴定获得 2 个无毒效应蛋白基因 *AvrPm3^{o2/f2}* 和 *AvrPm2*, 它们编码的蛋白能分别被小麦抗病蛋白 *PM3b* 和 *PM2* 识别^[6-7]. 此外,还发现一个 *Avr* 识别

抑制因子 *SVRPM3*^{A1/F1} [6,37]。其中 *AvrPm2* 和 *Avra13* 属于相同的效应蛋白基因家族,与 *Avra1* 和 *SvrPm3*^{A1/F1} 一样都通过编码 RNA 酶类效应蛋白发挥其功能。而 *AvrPm3*^{A2/F2} 是来自小麦抗性基因 *Pm3a* 和 *Pm3f* 等位基因同源的 *Avr* 基因是不编码核酸酶类蛋白 [6]。最近的一项研究发现, *AvrPm3*^{A2/F2} 在全球小麦白粉菌种群间高度保守,表明其可能是易感宿主中重要的毒力因子 [39]。I. M. L. Saur 等 [5] 结合转录组关联分析 (TWAS) 和基于抗/感表型的单核苷酸多态性 (SNP), 在大麦白粉菌中发现了 4 种新的 *Avr* 基因 *AVR_{a7}*、*AVR_{a9}*、*AVR_{a10}* 和 *AVR_{a22}*, 其所编码的蛋白分别能被抗病蛋白 *MLA7*、*MLA9*、*MLA10* 和 *MLA22* 识别, 其中 *AVR_{a10}* 和 *AVR_{a22}* 序列非常相似。研究证明 *AVR* 与 *MLA* 的相互作用方式是直接作用。*AVRs* 也是大小可变效应蛋白家族的成员, 对比蛋白家族中其他效应蛋白, *AVRs* 在白粉菌侵染后被诱导大量表达, 这说明同一基因家族的成员对于白粉菌的毒性的影响是不一样的, 其中表达量高的更有可能被植物抗病蛋白识别为致病因子 [36]。

S. Bourras 等 [36] 总结了 zig-zag 模型的 3 层植物-病原体相互作用层面。在第 1 层面中, 部分白粉菌效应蛋白 (*CSEP0105*、*CSEP0162*、*BEC1054*、*BEC3* 和 *BEC4*) 抑制 PAMP 诱导的免疫反应 (PTI), 从而导致第 1 层效应蛋白诱导的感病性, 使白粉菌成功侵染植物。目前, 人们对白粉菌效应蛋白功能知之甚少, 因此尚不清楚其作用机理。在第 2 层面中, 无毒效应蛋白 (*AVRA1*、*AVRPM2*、*AVRA13*、*AVRa7*、*AVRa9*、*AVRa10*、*AVRa22* 和 *AVRPM3*^{A2/F2}) 被来自植物免疫系统的 NLR 受体 (分别为 *MLA1*、*PM2*、*MLA13* 和 *PM3*^{A/F}) 识别, 从而诱导植物产生效应蛋白诱导的免疫反应 (ETI), 导致植物抗病。在第 3 层面中, 另一种类型的 CSEPs (*Avr* 识别抑制因子 *SVRPM3*^{A1/F1}) 能够抑制这种 *AVR*-NLR 介导的抗性, 使白粉菌逃脱植物抗病基因的认识, 从而导致第 2 层效应蛋白诱导的感病性, 使白粉菌成功侵染。

4 展望

效应蛋白的发现无疑为植物病理学研究开启了一扇新的大门。关于效应蛋白的结构、功能及其作用机制的探索, 能够极大地促进人们对于植物抗病分子机制的研究, 因此, 对效应蛋白的研究将一直是植物病理学的热点课题。

近年来, 在大麦白粉菌效应蛋白的功能鉴定、靶标筛选和 *Avr* 基因的功能研究上已经取得了一定的进展。但关于白粉菌效应蛋白转运的研究甚少。已有研究预测白粉菌效应蛋白的 Y/F/W_xC 基序在效应蛋白进入宿主细胞过程中发挥重要功能 [14-15], 但是有待进一步的实验验证。在效应蛋白功能机制的研究中, 效应蛋白的分泌和转运的机制具有重要的研究价值。目前, 效应蛋白在稻瘟菌中的转运机制研究已经取得了一定的进展, 同时, 国际上已经建立了大麦与稻瘟菌研究体系, 这些都为白粉菌效应蛋白研究提供了新的思路——稻瘟菌介导白粉菌效应蛋白转运研究, 这将较好地跨过白粉菌无法转化的技术难题。这些将是未来研究的重点课题。

白粉菌被预测有大量潜在的效应蛋白, 但是只有少部分效应蛋白的功能被验证, 并在宿主中鉴定到它们的作用靶标。同时也只有几种白粉菌 *Avr* 基因被发现, 其中绝大多数预测的效应蛋白还有待进行功能验证。由于白粉菌无法实现在人工培养基上培养, 因此还没有形成可靠的转化方法, 这一限制使得人们必须通过异源细菌、真菌和植物表达系统来表达白粉菌效应蛋白, 这极大地限制了白粉菌效应蛋白的研究。因此, 探究白粉菌转化方法对于效应蛋白功能的研究具有重要的意义。另外, 建立高通量研究体系, 有利于规模化鉴定生物信息学预测的候选效应蛋白和无毒效应蛋白, 对深入研究大麦与白粉菌相互作用机制具有重要意义。

5 参考文献

- [1] Glawe D A. The powdery mildews: a review of the world's most familiar (yet poorly known) plant pathogens [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2008, 46: 27-51.
- [2] Wyand R A, Brown J K. Genetic and forma specialis diversity in *Blumeria graminis* of cereals and its implications for host-pathogen co-evolution [J]. *Mol Plant Path*, 2003, 4: 187-198.
- [3] Flor H H. Current status of the gene-for-gene concept [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 1971, 9: 275-296.
- [4] Lu Xunli, Kracher B, Saur I M, et al. Allelic barley *MLA* immune receptors recognize sequence-unrelated avirulence effectors of the powdery mildew pathogen [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: E6486-E6495.
- [5] Saur I M L, Bauer S, Kracher B, et al. Multiple pairs of allelic *MLA* immune receptor-powdery mildew *AVRA* effectors argue for a direct recognition mechanism [J]. *eLife*,

- 2019,8:e44471.
- [6] Bourras S, McNally K E, Ben-David R, et al. Multiple avirulence loci and allele-specific effector recognition control the *Pm3* race-specific resistance of wheat to powdery mildew [J]. *Plant Cell*, 2015, 27:2991-3012.
- [7] Praz C R, Bourras S, Zeng Fansong, et al. *AvrPm2* encodes an RNase-like avirulence effector which is conserved in the two different specialized forms of wheat and rye powdery mildew fungus [J]. *New Phytol*, 2017, 213:1301-1314.
- [8] Jones J D, Dangl J L. The plant immune system [J]. *Nature*, 2006, 444:323-329.
- [9] Rajamuthiah R, Mylonakis E. Effector triggered immunity [J]. *Virulence*, 2014, 5(7):697-702.
- [10] Nilsson I M, Heijne A G V. Fine-tuning the topology of a polytopic membrane protein: role of positively and negatively charged amino acids [J]. *Cell*, 1990, 62(6):1135-1141.
- [11] Spanu P D, Abbott J C, Amselem J, et al. Genome expansion and gene loss in powdery mildew fungi reveal tradeoffs in extreme parasitism [J]. *Science*, 2010, 330:1543-1546.
- [12] Wicker T, Oberhaensli S, Parlange F, et al. The wheat powdery mildew genome shows the unique evolution of an obligate biotroph [J]. *Nat Genet*, 2013, 45:1092-1096.
- [13] Hacquard S, Kracher B, Maekawa T, et al. Mosaic genome structure of the barley powdery mildew pathogen and conservation of transcriptional programs in divergent hosts [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(24):E2219-E2228.
- [14] Godfrey D, Bohlenius H, Pedersen C, et al. Powdery mildew fungal effector candidates share *N*-terminal Y/F/W_xC-motif [J]. *BMC Genomics*, 2010, 11:317.
- [15] Godfrey D, Zhang Ziguo, Saalbach G, et al. A proteomics study of barley powdery mildew haustoria [J]. *Proteomics*, 2009, 9:3222-3232.
- [16] Bindschedler L V, Burgis T A, Mills D J S, et al. In planta proteomics and proteogenomics of the biotrophic barley fungal pathogen *Blumeria graminis* f. sp. hordei [J]. *Mol Cell Proteomics*, 2009, 8:2368-2381.
- [17] Bindschedler L V, McGuffin L J, Burgis T A, et al. Proteogenomics and in silico structural and functional annotation of the barley powdery mildew *Blumeria graminis* f. sp. hordei [J]. *Methods*, 2011, 54:432-441.
- [18] Pedersen C, van Themaat E V L, McGuffin L J, et al. Structure and evolution of barley powdery mildew effector candidates [J]. *BMC Genomics*, 2012, 13:694.
- [19] Bindschedler L V, Panstruga R, Spanu P D. Mildewomics: how global analyses aid the understanding of life and evolution of powdery mildews [EB/OL]. [2016-02-15]. [2017-11-18]. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2016.00123/full>.
- [20] Menardo F, Praz C R, Wicker T, et al. Rapid turnover of effectors in grass powdery mildew (*Blumeria graminis*) [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, 17(1):223.
- [21] Muller M C, Praz C R, Sotiropoulos A G, et al. A chromosome-scale genome assembly reveals a highly dynamic effector repertoire of wheat powdery mildew [J]. *New Phytol*, 2018, 221:2176-2189.
- [22] De Jonge R, Bolton M D, Thomma B P. How filamentous pathogens co-opt plants: the ins and outs of fungal effectors [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14:400-406.
- [23] Dodds P N, Rathjen J P. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions [J]. *Nat Rev Genet*, 2010, 11:539-548.
- [24] Hogenhout S A, van der Hoorn R A, Terauchi R, et al. Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms [J]. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2009, 22:115-122.
- [25] Panstruga R, Dodds P N. Terrific protein traffic: the mystery of effector protein delivery by filamentous plant pathogens [J]. *Science*, 2009, 324:748-750.
- [26] Pliego C, Nowara D, Bonciani G, et al. Host-induced gene silencing in barley powdery mildew reveals a class of ribonuclease-like effectors [J]. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2013, 26:633-642.
- [27] Zhang Wenjing, Pedersen C, Kwaaitaal M, et al. Interaction of barley powdery mildew effector candidate CSEP0055 with the defence protein PR17c [J]. *Mol Plant Path*, 2012, 13:1110-1119.
- [28] Schmidt S M, Kuhn H, Micali C, et al. Interaction of a *Blumeria graminis* f. sp. hordei effector candidate with a barley ARF-GAP suggests that host vesicle trafficking is a fungal pathogenicity target [J]. *Mol Plant Path*, 2014, 15:535-549.
- [29] Ahmed A A, Pedersen C, Schultz-Larsen T, et al. The barley powdery mildew candidate secreted effector protein CSEP0105 inhibits the chaperone activity of a small heat shock protein [J]. *Plant Physiol*, 2015, 168:321-333.
- [30] Abdurehim A A, Pedersen C, Thordal-Christensen H. The barley powdery mildew effector candidates CSEP0081 and CSEP0254 promote fungal infection success [J]. *PLoS One*, 2016, 11(6):e0157586.
- [31] Aguilar G B, Pedersen C, Thordal-Christensen H. Identification of eight effector candidate genes involved in early aggressiveness of the barley powdery mildew fungus [J].

- Plant Path,2015;doi:10.1111/ppa.12476.
- [32] Pennington H G, Gheorghe D M, Damerum A, et al. Interactions between the powdery mildew effector BEC1054 and barley proteins identify candidate host targets [J]. Journal of Proteome Research, 2016, 15(3):826-839.
- [33] Sharma S, Sharma V K. Modeling studies and interaction of pathogenesis related protein (PR5) of *Hordeum vulgare* and candidates for secreted effector proteins (CSEP0064) of *Blumeria graminis* f. sp. triticeum wheat *Pm3* resistance alleles [J]. Indian Journal of Bioinformatics and Biotechnology, 2016, 4(3):2319-6599.
- [34] Pennington H G, Jones R, Kwon S, et al. The fungal ribonuclease-like effector protein CSEP0064/BEC1054 represses plant immunity and interferes with degradation of host ribosomal RNA [J]. PLoS Pathog, 2019, 15(3):e1007620.
- [35] Hein I, Gilroy E M, Armstrong M R, et al. The zig-zag-zig in oomycete-plant interactions [J]. Mol Plant Path, 2009, 10:547-562.
- [36] Bourras S, Praz C R, Spanu P D, et al. Cereal powdery mildew effectors; a complex toolbox for an obligate pathogen [J]. Current Opinion in Microbiology, 2018, 46:26-33.
- [37] Parlange F, Rofflfler S, Menardo F, et al. Genetic and molecular characterization of a locus involved in avirulence of *Blumeria graminis* f. sp. triticeum wheat *Pm3* resistance alleles [J]. Fungal Genet Biol, 2015, 82:181-192.
- [38] Takagi H, Abe A, Yoshida K, et al. QTL-seq: rapid mapping of quantitative trait loci in rice by whole genome resequencing of DNA from two bulked populations [J]. Plant J, 2013, 74:174-183.
- [39] McNally K E, Menardo F, Luthi L, et al. Distinct domains of the AVRPM3^{A2/F2} avirulence protein from wheat powdery mildew are involved in immune receptor recognition and putative effector function [J]. New Phytol, 2018, 218(2):681-695.

The Recent Progress in Powdery Mildew Effector Proteins

JIN Cong, XIE Jiankun *

(College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang Jiangxi 330022, China)

Abstract: In the interaction between pathogens and plants, pathogens secrete a large number of effector proteins to help them infect plants. Effector proteins play an important role in the process of pathogen infect host, so the study of effector proteins has been a hot spot in plant pathology. Based on the large number of research results of powdery mildew effector proteins, the bioinformatics prediction and analysis results of powdery mildew effector proteins in recent years, the identification of functional effector proteins and their mechanism and the research progress of avirulence proteins are reviewed. At the same time, several important future directions in researches on powdery mildew effector proteins are discussed, which provides theoretical reference for the study of pathogenicity of powdery mildew.

Key words: powdery mildew fungus; effector proteome; pathogenicity; avirulence gene

(责任编辑:刘显亮)