



姜子德

华南农业大学教授，植物病理学专业和微生物学专业博士研究生导师。现任中国菌物学会副理事长、广东省植物病理学会监事长、国家荔枝龙眼产业技术体系病害防控岗位科学家等职。从事植物病原真菌鉴定及植物真菌病害防控技术研究近40年。



孔广辉

华南农业大学副教授、硕士生导师。从事植物病原菌物研究10余年。

RXLR 效应分子抑制植物免疫机制研究进展

李鹏，李雯，司徒俊键，姜子德*，孔广辉*

华南农业大学植物病理学系 广东省微生物信号与作物病害防控重点实验室，广东 广州 510642

摘要：植物病原卵菌是一类农业生产上为害巨大的病原物，其分泌大量的RXLR效应分子进入寄主植物细胞并干扰植物免疫系统，以协助病原菌成功侵染。尽管有一小部分RXLR效应分子会被植物识别成为无毒蛋白，但大部分RXLR效应分子则会逃避识别和抑制植物免疫。随着高通量测序和蛋白互作技术的广泛应用，大量RXLR效应分子干扰植物免疫的分子机制已经被揭示。本文综述了RXLR效应分子操纵植物免疫系统的分子策略，探讨了RXLR效应分子与植物免疫互作的研究方向和应用前景。

关键词：植物病原卵菌；RXLR效应分子；植物免疫；分子机制

[引用本文]

李鹏，李雯，司徒俊键，姜子德，孔广辉，2023. RXLR效应分子抑制植物免疫机制研究进展. 菌物学报，42(1): 63-75

Li P, Li W, Situ JJ, Jiang ZD, Kong GH, 2023. Research progress on the mechanism of RXLR effector suppressing plant immunity. Mycosystema, 42(1): 63-75

资助项目：国家自然科学基金(U21A20220)；国家荔枝龙眼产业技术体系建设项目(CARS-32)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (U21A20220) and the Construction Project of National Litchi and Longan Industrial Technology System (CARS-32).

*Corresponding authors. E-mail: zdjiang@scau.edu.cn; gkong@scau.edu.cn

Received: 2022-10-17; Accepted: 2022-11-30

Research progress on the mechanism of RXLR effector suppressing plant immunity

LI Peng, LI Wen, SITU Junjian, JIANG Zide*, KONG Guanghui*

Guangdong Province Key Laboratory of Microbial Signal and Disease Control, Department of Plant Pathology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China

Abstract: Phytopathogenic oomycetes represent a class of destructive phytopathogens to agricultural production. Oomycetes secrete numerous RXLR effectors that enter plant cell and interfere with host immunity and thus facilitate successful infection. Though a few RXLR effectors are recognized by plants as the avirulence protein, most RXLR effectors can escape such recognition and suppress plant immunity. With the widespread application of high-throughput sequencing and protein-protein interaction technology, various molecular mechanisms by which RXLR effectors interfere with plant immunity have been revealed. Here we summarize the strategies of RXLR effectors manipulating plant immunity, and discuss the research directions and application prospect of RXLR effectors interacting with plant immunity.

Keywords: phytopathogenic oomycetes; RXLR effector; plant immunity; molecular mechanisms

卵菌包括了致病疫霉 *Phytophthora infestans*、辣椒疫霉 *P. capsici*、大豆疫霉 *P. sojae* 及荔枝霜疫霉 *Peronophythora litchii* 等重要的植物病原菌,它们分别侵染马铃薯、蔬菜、大豆及荔枝等作物,给世界范围内的农业生产带来了巨大的破坏(杨楠等 2017; 孔广辉等 2021)。RXLR (Arg-X-Leu-Arg, X 代表任何氨基酸)效应分子是卵菌分泌的一类数量庞大的胞内效应分子,该类效应分子氮端信号肽后面通常有一段保守的 RXLR 及 DEER (Asp-Glu-Glu-Arg)基序(Rehmany *et al.* 2005; Schornack *et al.* 2010)。此外,结构分析表明一部分 RXLR 效应分子的碳端存在一段 α 螺旋蛋白折叠,此结构疏水核心含有保守的 W (tryptophan)和 Y (tyrosine)残基,因此称为 WY 域(Boutemy *et al.* 2011)。后续的研究发现 WY 域对于一些 RXLR 效应分子抑制植物免疫是必需的(Guo *et al.* 2019a; Zhang *et al.* 2019)。

抑制烟草细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)的大规模筛选试验发现,大豆疫霉、拟南芥霜霉 *Hyaloperonospora arabidopsidis* 和

葡萄霜霉 *Plasmopara viticola* 中大多数 RXLR 效应分子能抑制 BAX、INF1 或 Avr3a/R3a 触发的烟草 PCD,仅有少数 RXLR 效应分子能触发烟草 PCD (Fabro *et al.* 2011; Wang *et al.* 2011; Liu *et al.* 2018)。因此, RXLR 效应分子的主要功能是抑制植物免疫反应,协助卵菌侵染寄主植物。在植物和病原菌长期的协同进化过程中,植物发展出了 PTI (PAMP-triggered immunity)和 ETI (effector-triggered immunity)两层免疫系统对抗病原菌入侵(Jones & Dangl 2006)。PTI 和 ETI 信号会激活下游多个免疫反应,如活性氧(reactive oxygen species, ROS)迸发、MAPK 的磷酸化以及植物防御激素水平的上升等(Adachi *et al.* 2015; Mine *et al.* 2018; Yuan *et al.* 2021)。RXLR 效应分子会靶向和干扰其中一个或多个反应,抑制植物免疫。本文概述了一些 RXLR 效应分子在植物中的作用靶标以及抑制植物免疫的几种分子机制(表 1),以期为深入了解植物免疫系统和开发卵菌病害防治新策略提供参考。

表 1 卵菌 RXLR 效应分子及其植物靶标

Table 1 RXLR effectors and their targets in plant

免疫抑制机制 Mechanism of immune suppression	效应分子 Effector(s)	物种 Species	靶标 Target(s)	参考文献 Reference
抑制 ROS 积累 Suppressing ROS accumulation	PsAvr3b	<i>P. sojae</i>	GmCYP1	Dong <i>et al.</i> 2011; Kong <i>et al.</i> 2015
干扰 MAPK 级联反应 Interfering with MAPK	RXLR31154	<i>P. viticola</i>	PsbP	Liu <i>et al.</i> 2021
	RxLR50253	<i>P. viticola</i>	VpBPA1	Yin <i>et al.</i> 2022
	SFI5	<i>P. infestans</i>	Calmodulin	Zheng <i>et al.</i> 2018
	PexRD2	<i>P. infestans</i>	StMAP3Kε	King <i>et al.</i> 2014
	Pi22926	<i>P. infestans</i>	StMAP3Kβ2	Ren <i>et al.</i> 2019
干扰寄主抗病蛋白的 分泌和运输 Interfering with secreting and trafficking of host resistance-related protein	Pi17316	<i>P. infestans</i>	StVIK	Murphy <i>et al.</i> 2018
	PITG20303	<i>P. infestans</i>	StMKK1	Du <i>et al.</i> 2021
	Avrblb2	<i>P. infestans</i>	C14	Bozkurt <i>et al.</i> 2011
	Avr1	<i>P. infestans</i>	Sec5	Du <i>et al.</i> 2015
	RxLR24	<i>P. brassicae</i>	RABA	Tomczynska <i>et al.</i> 2018
抑制植物诱导的 RNAi Suppressing plant RNAi	PsAvh240	<i>P. sojae</i>	GmAP1	Guo <i>et al.</i> 2019
	PsAvh181	<i>P. sojae</i>	GmSNAP-1	Wang <i>et al.</i> 2021
	PSR1	<i>P. sojae</i>	PINP1	Qiao <i>et al.</i> 2015
	PSR2	<i>P. sojae</i>	DRB4	Xiong <i>et al.</i> 2014; Hou <i>et al.</i> 2019
表观遗传修饰及 转录重编程 Modulation of epigenetic modifications and transcriptional reprogramming	SRE3, SRE6, SRE7	<i>P. infestans</i>	U1-70K	Huang <i>et al.</i> 2020
	Pi03192	<i>P. infestans</i>	StNTP1/2	McLellan <i>et al.</i> 2013
	PsAvh23	<i>P. sojae</i>	ADA2	Kong <i>et al.</i> 2017
	HaRxL106	<i>H. arabidopsidis</i>	RCD1	Wirthmueller <i>et al.</i> 2018
	HaRxLL470	<i>H. arabidopsidis</i>	HY5	Chen <i>et al.</i> 2021
调节植物激素信号 Regulating defense phytohormone signaling	PsAvr3c	<i>P. sojae</i>	GmSKRP1/2	Huang <i>et al.</i> 2017
	PsAvh52	<i>P. sojae</i>	GmTAP1	Li <i>et al.</i> 2018
	Pi22798	<i>P. infestans</i>	StKNOX3	Zhou <i>et al.</i> 2022
	PsAvh52	<i>P. sojae</i>	GmTAP1	Li <i>et al.</i> 2018
	HaRxL44	<i>H. arabidopsidis</i>	MED19a	Caillaud <i>et al.</i> 2013
稳定植物免疫负调节因子 Stabilizing negative regulator of plant immunity	PsAvh238	<i>P. sojae</i>	GmACSs	Yang <i>et al.</i> 2019
	PsAvh94	<i>P. sojae</i>	JAZ1/2	Zhao <i>et al.</i> 2022
	Pi04314	<i>P. infestans</i>	PP1c	Boevink <i>et al.</i> 2016
	AVR2	<i>P. infestans</i>	BSL1	Turnbull <i>et al.</i> 2017
	PsAvh262	<i>P. sojae</i>	GmBIP1/2/3/4	Jing <i>et al.</i> 2016
抑制植物免疫正调节因子活性 Inhibiting the activity of positive regulator of plant immunity	PiAvr3a, PsAvr1b, PcAvr3a1, PcAvr3a12	<i>P. infestans</i> , <i>P. sojae</i> and <i>P. capsici</i>	AtCAD7	Li <i>et al.</i> 2019a
增强植物感病因子的功能 Enhancing the function of susceptibility factor	PiAvr3a	<i>P. infestans</i>	CMPG1	Bos <i>et al.</i> 2010
与 BKI1 互作以抑制植物免疫 Interacting with BKI1 to suppresses defence	Pi02860	<i>P. infestans</i>	NRL1	Yang <i>et al.</i> 2016; He <i>et al.</i> 2018
	PvRXLR131	<i>P. viticola</i>	BKI1	Lan <i>et al.</i> 2019

(待续)

(续表 1)

免疫抑制机制 Mechanism of immune suppression	效应分子 Effector(s)	物种 Species	靶标 Target(s)	参考文献 Reference
改变互作蛋白定位与积累量 Altering NPR1's protein localization and accumulation	PcRXLR48	<i>P. capsici</i>	NPR1	Li <i>et al.</i> 2019b
干扰植物细胞自噬 Interfering with autophagy of plant cells	PexRD54	<i>P. infestans</i>	ATG8CL	Dagdas <i>et al.</i> 2016
破坏细胞壁-质膜连续体 Disrupting the cell wall-plasma membrane continuum	IPI-O	<i>P. infestans</i>	LecRK-I.9	Bouwmeester <i>et al.</i> 2011
促进共质体运输 Promoting symplastic cell-to-cell trafficking	RXLR3	<i>P. brassicae</i>	CalS	Tomczynska <i>et al.</i> 2020
抑制早期免疫转录 Suppressing early immune transcriptional responses	Pi06087	<i>P. infestans</i>	StUBK	He <i>et al.</i> 2019
稳定 RNA 结合蛋白 以调节 mRNA Stabilizing RNA-binding protein to regulate mRNA	Pi04089	<i>P. infestans</i>	StKRBP1	Wang <i>et al.</i> 2015

1 抑制 ROS 积累

植物中的 ROS 主要包括 H₂O₂、HO⁻、¹O₂ 和 O₂⁻，通常由细胞质膜上的 NADPH 氧化酶(植物中也称为 respiratory burst oxidase homologs, RBOH)、细胞壁过氧化物酶(peroxidases)、线粒体(mitochondria)、叶绿体(chloroplasts)和过氧化物酶体(peroxisomes)产生(Mittler 2017; Waszczak *et al.* 2018)。ROS 迸发是 PTI 和 ETI 反应的重要信号，而 RXLR 效应分子会攻击和破坏 ROS 产生途径，以此抑制植物免疫。例如：葡萄霜霉效应分子 RXLR31154 和 RXLR50253 分别与植物叶绿体以及细胞质膜上的 ROS 负调节因子 PsbP 和 VpBPA1 互作，稳定它们的蛋白积累量，抑制 ROS 介导的植物抗性(Liu *et al.* 2021; Yin *et al.* 2022)；大豆疫霉效应分子 Avr3b 通过其 C 端的 Nudix 水解酶抑制 ROS 积累，并促进病原菌侵染(Dong *et al.* 2011; Kong *et al.* 2015)。除了直接干扰 ROS 产生途径，RXLR 效应分子还会

通过钙离子结合蛋白 Calmodulin 间接调节 ROS。Calmodulin 作为 Ca²⁺感受器，其过表达会加强 RBOH 的表达，进而促进 ROS 的产生(Dai *et al.* 2018)。致病疫霉效应分子 SFI5 可以与 Calmodulin 互作，从而抑制植物 ROS 和 PTI (Zheng *et al.* 2018)。

2 干扰 MAPK 级联反应

MAPK (mitogen-activated protein kinase)通路在 PTI 和 ETI 反应中扮演着十分重要的角色。植物体内 MAPK 共有 3 种存在形式，即 MAPK、MAPKK (MAP2K 或 MEK)和 MAPKKK (MAP3K 或 MEKK)。通常情况下，植物免疫信号首先会激活 MAPKKK，活化的 MAPKKK 会磷酸化 MAPKK，磷酸化的 MAPKK 会进一步磷酸化 MAPK，活化的 MAPK 再调控下游免疫反应(Zhang *et al.* 2018)。研究表明植物中的多个 MAPK 正调控植物抗病能力，如拟南芥

MEKK1-MKK1/MKK2-MPK4 和 MAPKKK3/MAPKKK5-MKK4/MKK5-MPK3/MPK6 途径涉及到免疫反应的激活(Ma *et al.* 2021); 荔枝 LcMKK9 增强烟草对辣椒疫霉的抗性(黄琳晶 2022)。然而,一些 RXLR 效应分子会干扰 MAPK 级联反应中的磷酸化水平,抑制植物免疫。黄枝孢菌 *Cladosporium fulvum* 和丁香假单胞菌 *Pseudomonas syringae* 分泌的无毒蛋白 Avr4 和 AvrPto 分别能被寄主植物体内的 R 蛋白 Cf4 和 Pto 识别进而触发 ETI-PCD, 该过程均依赖 StMAP3K β 2 和 MAPKKK ϵ 。然而,致病疫霉效应分子 Pi22926 和 PexRD2 分别能与 StMAP3K β 2 和 MAPKKK ϵ 互作,破坏它们对下游 MEK2 的磷酸化,抑制植物免疫(King *et al.* 2014; Ren *et al.* 2019)。此外,也有报道表明, RXLR 效应分子攻击 MAPK 途径可以不是直接靶向该激酶,而是间接抑制 MAPK 诱导的防御反应。例如,大豆疫霉效应分子 PsAvh331 可以抑制 MEK2^{DD} 和 SIPK 触发的 ROS 迸发和 PCD,但是,酵母双杂实验却证明 PsAvh331 与 MAPKs 并不直接互作(Cheng *et al.* 2012)。

MAPK 通路成分不仅能正调控植物免疫还能负调控植物免疫,而 RXLR 效应分子同样能利用 MAPK 的负调控功能抑制植物免疫。例如,马铃薯中的 StVIK (ortholog of VASCULAR HIGHWAY1-interacting kinase, 属于 MAP3K)是一个感病因子(susceptibility factor),在本氏烟草中过表达 StVIK 会阻碍 ICD,并促进致病疫霉侵染。但是,致病疫霉效应分子 Pi17316 直接和 StVIK 互作,增强植物的感病能力(Murphy *et al.* 2018)。StMKK1 也是马铃薯中 PTI 负调控因子,致病疫霉效应分子 PITG20303 能靶向并稳定 StMKK1,增强对 PTI 的抑制能力(Du *et al.* 2021)。以效应子为探针不但发现了 MAPK 信号途径在植物免疫中发挥的作用,进一步解析这些激酶调节的下游反应元件,可以完善 MAPK 介

导的植物抗/感病信号途径。

3 干扰寄主抗病蛋白的运输和分泌

质外体是植物对抗病原物的重要战场,植物会向质外体运输和分泌一些抗病蛋白,以此抵抗病原物的入侵,但该过程同样会受到一些 RXLR 效应分子的干扰。研究表明,囊泡(vesicle)运输对于植物免疫反应十分重要,如泡外(exocyst)复合体将高尔基体囊泡固定在细胞质膜上,此过程对于 SNARE 介导的植物防御相关蛋白 PR-1 在质外体中的积累至关重要(Collins *et al.* 2003; Kalde *et al.* 2007; Bing & Guo 2009)。致病疫霉效应分子 Avr1 通过与 exocyst 亚基 Sec5 互作并将其劫持,使其不能与 exocyst 结合,导致 exocyst 无法介导 PR-1 的分泌和胼胝质的积累(Du *et al.* 2015)。类似的机理在大豆疫霉 RXLR 效应分子中也曾观察到,例如,效应分子 PsAvh181 和大豆中的 GmSNAP-1 蛋白互作,干扰 GmSNAP-1 结合 SNARE 复合物中的 GmNSF 蛋白,破坏囊泡运输介导的 PR-1 分泌(Wang *et al.* 2021)。PLCPs (papain-like cysteine proteases)是植物分泌到质外体中的一类重要蛋白酶,用以对抗细菌、真菌、卵菌、线虫和昆虫等多种病原物(Dixon *et al.* 2000; Pechan *et al.* 2002; Ilyas *et al.* 2015)。致病疫霉的另外一个效应分子 Avrblb2 靶向 PLCP 类的 C14 并阻止其分泌到质外体,从而抑制 C14 介导的植物抗性(Bozkurt *et al.* 2011)。除了 PLCPs,天冬氨酸蛋白酶(aspartic protease, AP)是另外一类质外体抗病蛋白。但是,天冬氨酸蛋白酶介导的植物抗性同样会被一些能成功侵染的病原菌克服。大豆疫霉效应分子 PsAvh240 通过其前 2 个 α 螺旋与大豆 GmAP1 互作,同时 2 个 PsAvh240 分子中第 2 个 WY 基序会形成手性二聚体,该二聚体会抑制 GmAP1 向质外体的分泌,最终促进大豆疫霉侵染(Guo

et al. 2019a)。

4 抑制植物诱导的 RNAi

sRNAs (small RNAs)中的 small interfering RNAs (siRNAs)在植物生长和 RNAi 介导的抗病反应中扮演着重要角色。细胞质中的 Dicer-like 蛋白会将外源 dsRNA 切割成特定长度的 siRNAs (small interfering RNA) (Rogers & Chen 2013)。siRNAs 在 RNA 解旋酶的作用下形成单链 siRNAs, 接着反义 siRNAs、AGO (argonaute protein)以及多种核酸酶形成 RNA 诱导的沉默复合体 RISC (RNA-induced silencing complex), RISC 最终靶向并切割靶标 mRNA, 以此干扰靶标基因的表达(Guo *et al.* 2019b; Iwakawa & Tomari 2022)。前期的研究多聚焦于 RNAi 对于植物抵抗病毒入侵的作用, 但最近一些研究发现, 植物同样能利用 RNAi 对抗丝状真菌和卵菌等非病毒病原菌(Pumplin & Voinnet 2013; Rosa *et al.* 2018; Huang *et al.* 2019)。作为应对, 病原菌也会分泌效应分子来抑制植物的 RNAi。研究者从 59 个大豆疫霉的 RXLR 效应分子中筛选到 2 个能抑制烟草 RNAi 的效应分子 PsAvh18 和 PsAvh146, 并将其命名为 PSR1 和 PSR2 (Qiao *et al.* 2013)。后续的研究鉴定到 PSR1 的互作蛋白 PINP1 (PSR1-interacting protein 1), 而 Dicer-like 1 蛋白复合物在植物细胞核中的正确定位、sRNAs 积累量以及植物对疫霉的敏感度均受到 PINP1 的正向调节(Qiao *et al.* 2015)。PSR1 通过其 WY 基序靶向 PINP1, 破坏 PINP1 介导的植物 RNAi, 促进病原菌侵染(Zhang *et al.* 2019)。

在植物和病原物的军备竞赛中, 植物也会主动进攻, 其分泌 sRNAs 进入病原菌沉默。例如, PPR (pentatricopeptide-repeat protein)编码基因转录来源的 secondary siRNA-1310, 可以靶向辣椒疫霉基因 Phyca_554980 并增加植物抗性, 然而, 效应分子 PSR2 通过自身的 WY1 和 LWY2 基序

与 DRB4 (dsRNA-binding protein 4) N 端的 2 个 dsRBM 结构互作, 减少 secondary siRNA 的积累量, 抑制 siRNA 介导的跨界 RNAi (Hou *et al.* 2019)。

5 表观遗传修饰及转录重编程

组蛋白乙酰化是表观遗传修饰途径之一, 对植物免疫相关基因具有重要的调节作用(Zhu *et al.* 2016)。但一些 RXLR 效应分子会通过操纵寄主植物组蛋白乙酰化干扰植物免疫。大豆疫霉效应分子 PsAvh23 与组蛋白乙酰转移酶复合体 (SAGA)亚基 ADA2 互作, 破坏了 SAGA 催化活力亚基 GCN5 与 ADA2 的结合, 抑制了 GCN5 介导的植物防卫基因的表达(Kong *et al.* 2017)。此外, 大豆疫霉另一个效应分子 PsAvh52 能与大豆细胞质中的乙酰转移酶 GmTAP1 互作并将其劫持到细胞核中, 入核后的 GmTAP1 作为感病因子使组蛋白乙酰化, 上调感病基因的表达, 促进大豆疫霉侵染(Li *et al.* 2018)。

可变剪接(alternative splicing, AS)可以增加转录组和蛋白组的多样性, 对植物抗病能力具有重要贡献(Rigo *et al.* 2019)。例如, E3 泛素连接酶基因 *SP1* 拥有两个转录本 *SP1.1* 和 *SP1.2*, *SP1.1* 经过可变剪接可以翻译成完整的 E3 泛素连接酶, 限制致病疫霉侵染烟草, 而 *SP1.2* 由于存在内含子保留(intron retention, IR), 导致其编码的 E3 泛素连接酶缺少 ZF-RING 结构, 丧失了抑制致病疫霉侵染的能力。类似的例子还有 *RLPK* 和 *PKFP*, 它们均有 2 个转录本, 一个编码完整激酶蛋白, 正调控植物免疫; 另一个编码蛋白缺少激酶结构, 不能加强植物抗病能力(Huang *et al.* 2020)。然而, 一些 RXLR 效应分子可以干扰植物可变剪接来操纵植物免疫相关基因的转录。例如, 大豆疫霉效应分子 PsAvr3c 与大豆中一个富含赖氨酸/丝氨酸/精氨酸的剪接体组件 GmSKRPs 互作, 干扰大豆基因 Pre-mRNA

的可变剪接过程, 导致大豆 NAC 转录因子和 WRKY 转录因子等免疫相关基因的转录本出现更多的内含子保留, 从而抑制大豆免疫(Huang *et al.* 2017)。同样, 致病疫霉效应分子 SRE3 通过其 C 端的 WY 结构与剪接体核心元件 U1-70K 交互, 削弱抗性相关基因的可变剪接效率, 促进侵染(Huang *et al.* 2020)。

干扰转录因子的功能是 RXLR 效应分子重编程植物免疫相关基因的另外一条途径。HY5 (elongated hypocotyl 5) 是 bZIP (basic leucine zipper) 转录因子, 突变 HY5 后的拟南芥植株对拟南芥霜霉更加敏感, 而过表达 HY5 则会增加拟南芥对拟南芥霜霉的抗性, 表明 HY5 正调节植物抗性。研究发现, 拟南芥霜霉会分泌效应分子 HaRxLL470 与 HY5 的 DNA-binding 结构交互并抑制其活性, 导致防御相关基因 *EDS1*、*ICS1*、*PR1* 和 *PR2* 的下调表达, 削弱 HY5 介导的植物抗性(Chen *et al.* 2021)。除了霜霉菌外, 致病疫霉 RXLR 效应分子通过免疫相关转录因子调节植物抗性的现象也曾观察到。例如, 效应分子 Pi03192 与寄主的 2 个转录因子 StNTP1 和 StNTP2 交互并将它们固定在内质网中, 使 StNTP1 和 StNTP2 不能进入细胞核中行使转录调控功能, 从而导致寄主植物对致病疫霉更加敏感(McLellan *et al.* 2013)。与前者不同, 效应分子 Pi22798 的转录因子靶标 StKNOX3 是一个免疫负调节因子, Pi22798 与 StKNOX3 交互促进 StKNOX3 形成同源二聚体, 从而加强植物敏感度(Zhou *et al.* 2022)。

6 调控植物激素

植物激素对植物的生长发育和抗病能力均具有重要的调节作用, 其中水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和乙烯(ethylene, ET)是 3 个主要的植物免疫相关植物激素, 而植物生长相关激素油菜素内酯(brassinosteroids,

BRs) 也能调控植物免疫反应(Pieterse *et al.* 2009; Berens *et al.* 2017)。在植物和病原菌的互作过程中, SA 负责调控植物对活体病原菌的抗性, 而 JA 和 ET 负责调控植物对死体病原菌的抗性, SA 和 JA 在植物体内存在拮抗关系(Robert-Seilaniantz *et al.* 2011)。一些病原菌会利用这种拮抗关系调控植物免疫。例如, 活体病原菌拟南芥霜霉分泌效应分子 HaRxL44 与拟南芥 Mediator 亚基 MED19a 交互并使其降解, 破坏了 SA-JA 之间的平衡, 导致 JA 信号加强和 SA 信号的削弱, 从而抑制了 SA 介导的拟南芥抗性(Caillaud *et al.* 2013)。但 SA 和 JA 之间由拮抗作用在面对某些 RXLR 效应分子进攻时似乎不是绝对的。例如, 致病疫霉效应分子 Pi04314 能同时抑制 SA 和 JA 相关防御基因的表达; 大豆疫霉效应分子 PsAvh94 能稳定植物 JA 抑制因子 JAZ1/2, 抑制 JA 信号, 但有趣的是, 与之拮抗的 SA maker 基因并没有受到影响(Boevink *et al.* 2016; Zhao *et al.* 2022)。以上例子表明, RXLR 效应分子不仅作用于 SA 和 JA 之间的交互对话, 也作用于 SA 和 JA 相互独立的通路。

ET 对植物免疫的影响比较复杂, 根据入侵病原菌类型和具体环境不同, ET 表现出诱导植物抗性和诱导植物感病的双重性质。例如, 烟草乙烯受体基因 *ETR* 的突变使其对尖孢镰孢菌 *Fusarium oxysporum* 的敏感度增加, 但却让其对寄生霜霉 *Peronospora parasitica* 表现出更高的抗性水平(Geraats *et al.* 2003)。ET 通常能限制疫霉的入侵, 而一些成功侵染的疫霉会分泌效应分子抑制植物 ET 的产生。大豆疫霉效应分子 PsAvh238 特异性靶向 II 型 ET 生物合成限速酶 GmACSs, 并通过 26S 蛋白酶体途径将 II 型 GmACSs 降解, 从而削弱 ET 介导植物对大豆疫霉的抗性(Yang *et al.* 2019)。

研究表明, 植物生长和免疫之间存在资源的竞争, 当植物将有限的资源用于自身生长发育

时,其免疫能力会在一定程度上有所下降(Huot *et al.* 2014)。BRs 对于植物细胞分裂和生殖发育都具有十分重要的调节作用,同时有研究显示, BR 信号的激活会抑制 PTI 反应(Bai *et al.* 2012; Belkhadir *et al.* 2012; Fan *et al.* 2014),表明 BRs 正调节植物生长,负调节植物免疫。RXLR 效应分子 AVR2 与马铃薯体内 BR 信号正调控因子 BSL1 互作,造成 BRs 介导的生长畸形的同时,上调了免疫负调控转录因子 StCHL1 编码基因的表达水平,从而抑制植物免疫(Turnbull *et al.* 2017)。上述研究表明, RXLR 效应分子至少通过 3 种途径干扰激素介导的植物免疫:第一是直接破坏激素的生物合成;第二是干扰激素信号途径中的下游反应;第三是利用激素介导的植物生长-免疫平衡。

7 其他调控途径

除了以上 6 种主要途径外, RXLR 效应分子还能操纵植物细胞自噬、内质网压力、泛素化、细胞壁-质膜之间的粘连性、胼胝质积累和受体激酶等生物进程抑制植物免疫。例如,致病疫霉效应分子 PexRD54 与自噬蛋白 ATG8CL 结合,阻碍免疫正调控亚基 Joka2 与 ATG8CL 的结合,抑制 Joka2 介导的植物抗病能力(Dagdas *et al.* 2016); FKBP15-2 参与植物内质网介导植物免疫,辣椒疫霉效应分子 PcAvr3a12 与 FKBP15-2 互作,抑制 FKBP15-2 诱导的植物抗性(Fan *et al.* 2018);致病疫霉效应分子 PiAvr3a 靶向植物体内 E3 泛素连接酶 CMPG1 并使之稳定,抑制 INF1 触发的植物免疫(Bos *et al.* 2010);效应分子 IPI-O 利用其 RGD 基序与植物细胞壁-质膜粘连因子 LecRK-I.9 互作,破坏细胞壁-质膜连续体,增强植物感病能力(Bouwmeester *et al.* 2011); *Phytophthora brassicae* 效应分子 RXLR3 与胼胝质合成酶互作,抑制胼胝质的积累,促进胞间运输,增加病原菌的侵染能力(Tomczynska

et al. 2020);葡萄霜霉效应分子 PvRXLR131 与寄主植物细胞质膜上的受体激酶抑制子 BKI1 互作,促进自身侵染(Lan *et al.* 2019)。

8 应用前景与展望

以致病疫霉和大豆疫霉为代表的植物病原卵菌给马铃薯和大豆等主要粮食作物的生产带来了巨大的破坏,严重威胁粮食安全。RXLR 效应分子作为促进卵菌侵染的一类重要的胞内效应分子,对于其致病机制的研究有助于深入了解和利用植物免疫系统,可以帮助人们开发高效杀菌剂和培育抗病品种,对于提高粮食的产量和质量均具有重要意义。

尽管目前已经有很多关于 RXLR 效应分子作用机理的研究,但仍然存在以下几个方面值得深入探究:(1) 大规模筛选试验发现疫霉和霜霉中很多效应分子能触发或抑制植物免疫反应,但仍然存在相当一部分效应分子单独表达后未发现能触发或抑制植物免疫(Fabro *et al.* 2011; Wang *et al.* 2011; Liu *et al.* 2018),这些效应分子在一些毒力或无毒效应分子与植物的互作过程中所扮演的角色仍然未知。(2) 细菌 TAL 效应分子和卵菌中的少数 CRN 效应分子能靶向寄主 DNA (Deng *et al.* 2012; Song *et al.* 2015),但是,目前所发现的 RXLR 效应分子靶标均为具有重要生物学功能的蛋白质,暂未发现该类效应分子直接与植物细胞中的 DNA、RNA 或其他小分子互作。因此,鉴定 RXLR 效应分子在寄主植物中的 DNA、RNA 或其他小分子靶标,对于解析 RXLR 效应分子致病机制具有重要价值。(3) 已知部分 RXLR 效应分子中的 RXLR 基序能与植物细胞质膜上的 PI3P (phosphatidylinositol-3-phosphate)互作,协助效应分子进入植物细胞(Kale *et al.* 2010),但尚不清楚该类效应分子能否靶向植物细胞中的关键成分实现自身的胞间穿梭。(4) 已有研究表明,细菌效应分子能操纵

植物糖外流转运蛋白, 为病原菌生长提供营养 (Chen *et al.* 2010)。然而, 目前关于卵菌 RXLR 的研究主要集中在效应分子操纵植物免疫相关蛋白的层面。因此, 探究 RXLR 效应分子在病原菌获取寄主营养过程中所起的作用, 对于全面了解 RXLR 促进病原菌侵染机制具有重要意义。

RXLR 效应分子的靶标基因通常是植物抗病相关蛋白或感病因子, 这为病害防控提供了理论基础。提高抗病相关基因的表达或者降低感病因子的表达水平, 可以有效提高植物的抗病性 (Zhang *et al.* 2021)。同时, 通过改变抗病蛋白或者感病因子的靶点可以使植物逃避病原菌效应分子的干扰, 从而提高植物的抗病性。通过寄主介导的基因沉默 HIGS 干扰 RXLR 效应分子基因的表达, 也可能抑制病原菌的侵染。

[REFERENCES]

- Adachi H, Nakano T, Miyagawa N, Ishihama N, Yoshioka M, Katou Y, Yaeno T, Shirasu K, Yoshioka H, 2015. WRKY transcription factors phosphorylated by MAPK regulate a plant immune NADPH oxidase in *Nicotiana benthamiana*. *The Plant Cell*, 27(9): 2645-2663
- Bai MY, Fan M, Oh E, Wang ZY, 2012. A triple helix-loop-helix/basic helix-loop-helix cascade controls cell elongation downstream of multiple hormonal and environmental signaling pathways in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 24(12): 4917-4929
- Belkadir Y, Jaillais Y, Epple P, Balsemao-Pires E, Dangl JL, Chory J, 2012. Brassinosteroids modulate the efficiency of plant immune responses to microbe-associated molecular patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(1): 297-302
- Berens ML, Berry HM, Mine A, Argueso CT, Tsuda K, 2017. Evolution of hormone signaling networks in plant defense. *Annual Review of Phytopathology*, 55: 401-425
- Bing H, Guo W, 2009. The exocyst complex in polarized exocytosis. *Current Opinion in Cell Biology*, 21(4): 537-542
- Boevink PC, Wang X, McLellan H, He Q, Naqvi S, Armstrong MR, Zhang W, Hein I, Gilroy EM, Tian Z, Birch P, 2016. A *Phytophthora infestans* RXLR effector targets plant PP1c isoforms that promote late blight disease. *Nature Communications*, 7: 10311
- Bos JIB, Armstrong MR, Gilroy EM, Boevink PC, Hein I, Taylor RM, Tian ZD, Engelhardt S, Vetukuri RR, Harrower B, Dixelius C, Bryan G, Sadanandom A, Whisson SC, Kamoun S, Birch PRJ, 2010. *Phytophthora infestans* effector AVR3a is essential for virulence and manipulates plant immunity by stabilizing host E3 ligase CMPG1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(21): 9909-9914
- Boutemy LS, King SRF, Win J, Hughes RK, Clarke TA, Blumenschein TMA, Kamoun S, Banfield MJ, 2011. Structures of *Phytophthora* RXLR effector proteins: a conserved but adaptable fold underpins functional diversity. *The Journal of Biological Chemistry*, 286(41): 35834-35842
- Bouwmeester K, de Sain M, Weide R, Gouget A, Klammer S, Canut H, Govers F, 2011. The lectin receptor kinase lecRK-1.9 is a novel *Phytophthora* resistance component and a potential host target for a RXLR effector. *PLoS Pathogens*, 7(3): e1001327
- Bozkurt TO, Schornack S, Win J, Shindo T, Ilyas M, Oliva R, Cano LM, Jones AME, Huitema E, van der Hoorn RAL, Kamoun S, 2011. *Phytophthora infestans* effector AVRblb2 prevents secretion of a plant immune protease at the haustorial interface. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(51): 20832-20837
- Caillaud MC, Asai S, Rallapalli G, Piquerez S, Fabro G, Jones J, He S, 2013. A downy mildew effector attenuates salicylic acid-triggered immunity in *Arabidopsis* by interacting with the host mediator complex. *PLoS Biology*, 11(12): e1001732
- Chen LQ, Hou BH, Lalonde S, Takanaga H, Hartung ML, Qu XQ, Guo WJ, Kim JG, Underwood W, Chaudhuri B, Chermak D, Antony G, White FF, Somerville SC, Mudgett MB, Frommer WB, 2010. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*, 468(7323): 527-532
- Chen S, Ma T, Song S, Li X, Fu P, Wu W, Liu J, Gao Y, Ye W, Dry IB, Lu J, 2021. *Arabidopsis* downy mildew effector HaRxLL470 suppresses plant immunity by attenuating the DNA-binding activity of bZIP transcription factor HY5. *New Phytologist*, 230(4): 1562-1577
- Cheng B, Yu X, Ma Z, Dong S, Dou D, Wang Y, Zheng X, 2012. *Phytophthora sojae* effector Avh331 suppresses the plant defence response by disturbing the MAPK signalling pathway. *Physiological & Molecular Plant Pathology*, 77(1): 1-9
- Collins NC, Thordal-Christensen H, Lipka V, Bau S, Kombrink E, Qiu JL, Huckelhoven R, Stein M,

- Freialdenhoven A, Somerville SC, Schulze-Lefert P, 2003. SNARE-protein-mediated disease resistance at the plant cell wall. *Nature*, 425(6961): 973-977
- Dagdas YF, Belhaj K, Maqbool A, Chaparro-Garcia A, Pandey P, Petre B, Tabassum N, Cruz-Mireles N, Hughes RK, Sklenar J, Win J, Menke F, Findlay K, Banfield MJ, Kamoun S, Bozkurt TO, 2016. An effector of the Irish potato famine pathogen antagonizes a host autophagy cargo receptor. *eLife*, 5: e10856
- Dai C, Lee Y, Lee IC, Nam HG, Kwak JM 2018. Calmodulin 1 regulates senescence and ABA response in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 9: 803
- Deng D, Yan C, Pan X, Mahfouz M, Wang J, Zhu JK, Shi Y, Yan N, 2012. Structural basis for sequence-specific recognition of DNA by TAL effectors. *Science*, 335(6069): 720-723
- Dixon MS, Golstein C, Thomas CM, van der Biezen EA, Jones JD, 2000. Genetic complexity of pathogen perception by plants: the example of *Rcr3*, a tomato gene required specifically by *Cf-2*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(16): 8807-8814
- Dong S, Yin W, Kong G, Yang X, Qutob D, Chen Q, Kale SD, Sui Y, Zhang Z, Dou D, Zheng X, Gijzen M, Tyler BM, Wang Y, 2011. *Phytophthora sojae* avirulence effector Avr3b is a secreted NADH and ADP-ribose pyrophosphorylase that modulates plant immunity. *PLoS Pathogens*, 7(11): e1002353
- Du Y, Chen X, Guo Y, Zhang X, Zhang H, Li F, Huang G, Meng Y, Shan W, 2021. *Phytophthora infestans* RXLR effector PITG20303 targets a potato MKK1 protein to suppress plant immunity. *New Phytologist*, 229(1): 501-515
- Du Y, Mpina MH, Birch PR, Bouwmeester K, Govers F, 2015. *Phytophthora infestans* RXLR effector AVR1 interacts with exocyst component sec5 to manipulate plant immunity. *Plant Physiology*, 169(3): 1975-1990
- Fabro G, Steinbrenner J, Coates M, Ishaque N, Baxter L, Studholme DJ, Körner E, Allen RL, Piquerez S, Rougon-Cardoso A, 2011. Multiple candidate effectors from the oomycete pathogen *Hyaloperonospora arabidopsidis* suppress host plant immunity. *PLoS Pathogens*, 7(11): e1002348
- Fan G, Yang Y, Li T, Lu W, Du Y, Qiang X, Wen Q, Shan W, 2018. A *Phytophthora capsici* RXLR effector targets and inhibits a plant PPIase to suppress endoplasmic reticulum-mediated immunity. *Molecular Plant*, 11(8): 1067-1083
- Fan M, Bai MY, Kim JG, Wang T, Oh E, Chen L, Park CH, Son SH, Kim SK, Mudgett MB, Wang ZY, 2014. The bHLH transcription factor HBI1 mediates the trade-off between growth and pathogen-associated molecular pattern-triggered immunity in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 26(2): 828-841
- Geraats BPJ, Bakker PAHM, Lawrence CB, Achuo EA, Hofte M, van Loon LC, 2003. Ethylene-insensitive tobacco shows differentially altered susceptibility to different pathogens. *Phytopathology*, 93(7): 813-821
- Guo B, Wang H, Yang B, Jiang W, Jing M, Li H, Xia Y, Xu Y, Hu Q, Wang F, Yu F, Wang Y, Ye W, Dong S, Xing W, Wang Y, 2019a. *Phytophthora sojae* effector PsAvh240 inhibits host aspartic protease secretion to promote infection. *Molecular Plant*, 12(4): 522-564
- Guo Z, Li Y, Ding SW, 2019b. Small RNA-based antimicrobial immunity. *Nature Reviews Immunology*, 19(1): 31-44
- He Q, Mclellan H, Hughes RK, Boevink PC, Armstrong M, Lu Y, Banfield MJ, Tian Z, Birch PRJ, 2019. *Phytophthora infestans* effector SFI3 targets potato UBK to suppress early immune transcriptional responses. *The New Phytologist*, 222(1): 438-454
- He Q, Naqvi S, Mclellan H, Boevink PC, Champouret N, Hein I, Birch PRJ, 2018. Plant pathogen effector utilizes host susceptibility factor NRL1 to degrade the immune regulator SWAP70. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(33): E7834-E7843
- Hou Y, Zhai Y, Feng L, Karimi HZ, Rutter BD, Zeng L, Choi DS, Zhang B, Gu W, Chen X, Ye W, Innes RW, Zhai J, Ma W, 2019. A *Phytophthora* effector suppresses trans-kingdom RNAi to promote disease susceptibility. *Cell Host & Microbe*, 25(1): 153-165
- Huang CY, Wang H, Hu P, Hamby R, Jin H, 2019. Small RNAs-big players in plant-microbe interactions. *Cell Host & Microbe*, 26(2): 173-182
- Huang J, Gu L, Zhang Y, Yan T, Kong G, Kong L, Guo B, Qiu M, Wang Y, Jing M, Xing W, Ye W, Wu Z, Zhang Z, Zheng X, Gijzen M, Wang Y, Dong S, 2017. An oomycete plant pathogen reprograms host pre-mRNA splicing to subvert immunity. *Nature Communications*, 8(1): 2051
- Huang J, Lu X, Wu H, Xie Y, Peng Q, Gu L, Wu J, Wang Y, Reddy A, Dong S, 2020. *Phytophthora* effectors modulate genome-wide alternative splicing of host mRNAs to reprogram plant immunity. *Molecular Plant*, 13(10): 1470-1484
- Huang LJ, 2022. Molecular mechanism of *Peronospora litchii* effector PIAvh23 to modulate plant immunity. Master Thesis, South China Agricultural University, Guangzhou. 1-58 (in Chinese)

- Huot B, Yao J, Montgomery BL, He SY, 2014. Growth-defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. *Molecular Plant*, 7(8): 1267-1287
- Ilyas M, Horger AC, Bozkurt TO, van den Burg HA, Kaschani F, Kaiser M, Belhaj K, Smoker M, Joosten MH, Kamoun S, van der Hoorn RA, 2015. Functional divergence of two secreted immune proteases of tomato. *Current Biology*, 25(17): 2300-2306
- Iwakawa HO, Tomari Y, 2022. Life of RISC: formation, action, and degradation of RNA-induced silencing complex. *Molecular Cell*, 82(1): 30-43
- Jing M, Guo B, Li H, Yang B, Wang H, Kong G, Zhao Y, Xu H, Wang Y, Ye W, Dong S, Qiao Y, Tyler BM, Ma W, Wang Y, 2016. A *Phytophthora sojae* effector suppresses endoplasmic reticulum stress-mediated immunity by stabilizing plant Binding immunoglobulin Proteins. *Nature Communications*, 7: 11685. <https://doi.org/10.1038/ncomms11685>
- Jones JDG, Dangl JL, 2006. The plant immune system. *Nature*, 444(7117): 323-329
- Kalde M, Nuhse TS, Findlay K, Peck SC, 2007. The syntaxin SYP132 contributes to plant resistance against bacteria and secretion of pathogenesis-related protein 1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(28): 11850-11855
- Kale SD, Gu B, Capelluto DG, Dou D, Feldman E, Rumore A, Arredondo FD, Hanlon R, Fudal I, Rouxel T, Lawrence CB, Shan W, Tyler BM, 2010. External lipid PI3P mediates entry of eukaryotic pathogen effectors into plant and animal host cells. *Cell*, 142(2): 284-295
- King SRF, McLellan H, Boevink PC, Armstrong MR, Bukharova T, Sukarta O, Win J, Kamoun S, Birch PRJ, Banfield MJ, 2014. *Phytophthora infestans* RXLR effector PexRD2 interacts with host MAPKKKε to suppress plant immune signaling. *The Plant Cell*, 26(3): 1345-1359
- Kong G, Zhao Y, Jing M, Huang J, Yang J, Xia Y, Kong L, Ye W, Xiong Q, Qiao Y, Dong S, Ma W, Wang Y, 2015. The activation of *Phytophthora* effector Avr3b by plant cyclophilin is required for the Nudix hydrolase activity of Avr3b. *PLoS Pathogens*, 11(8): e1005139
- Kong GH, Feng DN, Li W, Lian SL, Xi PG, Jiang ZD, 2021. Research progress in studies on the downy blight disease in litchi. *Journal of Fruit Science*, 38(4): 603-612 (in Chinese)
- Kong L, Qiu X, Kang J, Wang Y, Chen H, Huang J, Qiu M, Zhao Y, Kong G, Ma Z, Wang Y, Ye W, Dong S, Ma W, Wang Y, 2017. A *Phytophthora* effector manipulates host histone acetylation and reprograms defense gene expression to promote infection. *Current Biology*, 27(7): 981-991
- Lan X, Liu Y, Song S, Yin L, Xiang J, Qu J, Lu J, 2019. *Plasmopara viticola* effector PvRXLR131 suppresses plant immunity by targeting plant receptor-like kinase inhibitor BKI1. *Molecular Plant Pathology*, 20(6): 765-783
- Li H, Wang H, Jing M, Zhu J, Guo B, Wang Y, Lin Y, Chen H, Kong L, Ma Z, Wang Y, Ye W, Dong S, Tyler B, Wang Y, 2018. A *Phytophthora* effector recruits a host cytoplasmic transacetylase into nuclear speckles to enhance plant susceptibility. *eLife*, 7: e40039
- Li Q, Chen Y, Wang J, Zou F, Jia Y, Shen D, Zhang Q, Jing M, Dou D, Zhang M, 2019b. A *Phytophthora capsici* virulence effector associates with NPR1 and suppresses plant immune responses. *Phytopathology Research*, <https://doi.org/10.1186/s42483-019-0013-y>
- Li T, Wang Q, Feng R, Li L, Ding L, Fan G, Li W, Du Y, Zhang M, Huang G, Schäfer P, Meng Y, Tyler BM, Shan W, 2019a. Negative regulators of plant immunity derived from cinnamyl alcohol dehydrogenases are targeted by multiple *Phytophthora* Avr3a-like effectors. *The New Phytologist*, <https://doi.org/10.1111/nph.16139>
- Liu R, Chen T, Yin X, Xiang G, Peng J, Fu Q, Li M, Shang B, Ma H, Liu G, Wang Y, Xu Y, 2021. A *Plasmopara viticola* RXLR effector targets a chloroplast protein PsbP to inhibit ROS production in grapevine. *The Plant Journal*, 106(6): 1557-1570
- Liu Y, Lan X, Song S, Yin L, Dry IB, Qu J, Xiang J, Lu J, 2018. In planta functional analysis and subcellular localization of the oomycete pathogen *Plasmopara viticola* candidate RXLR effector repertoire. *Frontiers in Plant Science*, 9: 286
- Ma H, Li J, Ma L, Wang P, Xue Y, Yin P, Xiao J, Wang S, 2021. Pathogen-inducible OsMPKK10.2-OsMPK6 cascade phosphorylates the Raf-like kinase OsEDR1 and inhibits its scaffold function to promote rice disease resistance. *Molecular Plant*, 14(4): 620-632
- McLellan H, Boevink PC, Armstrong MR, Pritchard L, Gomez S, Morales J, Whisson SC, Beynon JL, Birch PR, 2013. An RxLR effector from *Phytophthora infestans* prevents re-localisation of two plant NAC transcription factors from the endoplasmic reticulum to the nucleus. *PLoS Pathogens*, 9(10): e1003670
- Mine A, Seyfferth C, Kracher B, Berens ML, Becker D, Tsuda K, 2018. The defense phytohormone signaling network enables rapid, high-amplitude transcriptional reprogramming during effector-triggered immunity. *The Plant Cell*, 30(6): 1199-1219
- Mittler R, 2017. ROS are good. *Trends in Plant Science*, 22(1): 11-19

- Murphy F, He Q, Armstrong M, Giuliani LM, Boevink PC, Zhang W, Tian Z, Birch PRJ, Gilroy EM, 2018. The potato MAP3K StVIK is required for the *Phytophthora infestans* RXLR effector Pi17316 to promote disease. *Plant Physiology*, 177(1): 398-410
- Pechan T, Cohen A, Williams WP, Luthe DS, 2002. Insect feeding mobilizes a unique plant defense protease that disrupts the peritrophic matrix of caterpillars. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(20): 13319-13323
- Pieterse CMJ, Leon-Reyes A, van der Ent S, van Wees SCM, 2009. Networking by small-molecule hormones in plant immunity. *Nature Chemical Biology*, 5(5): 308-316
- Pumplin N, Voinnet O, 2013. RNA silencing suppression by plant pathogens: defence, counter-defence and counter-counter-defence. *Nature Reviews Microbiology*, 11(11): 745-760
- Qiao Y, Liu L, Xiong Q, Flores C, Wong J, Shi J, Wang X, Liu X, Xiang Q, Jiang S, Zhang F, Wang Y, Judelson HS, Chen X, Ma W, 2013. Oomycete pathogens encode RNA silencing suppressors. *Nature Genetics*, 45(3): 330-333
- Qiao Y, Shi J, Zhai Y, Hou Y, Ma W, 2015. *Phytophthora* effector targets a novel component of small RNA pathway in plants to promote infection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(18): 5850-5855
- Rehmany AP, Gordon A, Rose LE, Allen RL, Armstrong MR, Whisson SC, Kamoun S, Tyler BM, Beynon B, 2005. Differential recognition of highly divergent downy mildew avirulence gene alleles by *RPPI* resistance genes from two *Arabidopsis* lines. *The Plant Cell*, 17(6): 1839-1850
- Ren Y, Armstrong M, Qi Y, McLellan H, Zhong C, Du B, Birch PRJ, Tian Z, 2019. *Phytophthora infestans* RXLR effectors target parallel steps in an immune signal transduction pathway. *Plant Physiology*, 180(4): 2227-2239
- Rigo R, Bazin J, Crespi M, Charon CL, 2019. Alternative splicing in the regulation of plant-microbe interactions. *Plant and Cell Physiology*, 60(9): 1906-1916
- Robert-Seilanianz A, Grant M, Jones JD, 2011. Hormone crosstalk in plant disease and defense: more than just jasmonate-salicylate antagonism. *Annual Review of Phytopathology*, 49: 317-343
- Rogers K, Chen X, 2013. Biogenesis, turnover, and mode of action of plant microRNAs. *The Plant Cell*, 25(7): 2383-2399
- Rosa C, Kuo Y, Wuriyangan H, Falk BW, 2018. RNA interference mechanisms and applications in plant pathology. *Annual Review of Phytopathology*, 56(1): 581-610
- Schornack S, Damme MV, Bozkurt TO, Cano LM, Huitema E, 2010. Ancient class of translocated oomycete effectors targets the host nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(40): 17421-17426
- Song T, Ma Z, Shen D, Li Q, Li W, Su L, Ye T, Zhang M, Wang Y, Dou D, 2015. An oomycete CRN effector reprograms expression of plant HSP genes by targeting their promoters. *PLoS Pathogens*, 11(12): e1005348
- Tomczynska I, Stumpe M, Doan TG, Mauch F, 2020. A *Phytophthora* effector protein promotes symplastic cell-to-cell trafficking by physical interaction with plasmodesmata-localised callose synthases. *New Phytologist*, 227(5): 1467-1478
- Tomczynska I, Stumpe M, Mauch F, 2018. A conserved RxLR effector interacts with host RABA-type GTPases to inhibit vesicle-mediated secretion of antimicrobial proteins. *The Plant Journal*, 95(2): 187-203
- Turnbull D, Yang L, Naqvi S, Breen S, Welsh L, Stephens J, Morris J, Boevink PC, Hedley PE, Zhan J, Birch PRJ, Gilroy EM, 2017. RXLR effector AVR2 up-regulates a brassinosteroid-responsive bHLH transcription factor to suppress immunity. *Plant Physiology*, 174(1): 356-369
- Wang H, Guo B, Yang B, Li H, Xu Y, Zhu J, Wang Y, Ye W, Duan K, Zheng X, Wang Y, Bozkurt T, 2021. An atypical *Phytophthora sojae* RxLR effector manipulates host vesicle trafficking to promote infection. *PLoS Pathogens*, 17(11): e1010104
- Wang Q, Han C, Ferreira AO, Yu X, Ye W, Tripathy S, Kale SD, Gu B, Sheng Y, Sui Y, Wang X, Zhang Z, Cheng B, Dong S, Shan W, Zheng X, Dou D, Tyler BM, Wang Y, 2011. Transcriptional programming and functional interactions within the *Phytophthora sojae* RXLR effector repertoire. *The Plant Cell*, 23(6): 2064-2086
- Wang X, Boevink P, McLellan H, Armstrong M, Bukharova T, Qin Z, Birch PR, 2015. A host KH RNA-binding protein is a susceptibility factor targeted by an RXLR effector to promote late blight disease. *Molecular Plant*, 8(9): 1385-1395
- Waszczak C, Carmody M, Kangasjarvi J, 2018. Reactive oxygen species in plant signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 69: 209-236
- Wirthmueller L, Asai S, Rallapalli G, Sklenar J, Fabro G, Kim DS, Lintermann R, Jaspers P, Wrzaczek M, Kangasjarvi J, Maclean D, Menke F, Banfield MJ, Jones J, 2018. *Arabidopsis* downy mildew effector HaRxL106 suppresses plant immunity by binding to radical-induced cell death1. *New Phytologist*, 220(1): 232-248
- Yang B, Wang Y, Guo B, Jing M, Zhou H, Li Y, Wang H,

- Huang J, Wang Y, Ye W, Dong S, Wang Y, 2019. The *Phytophthora sojae* RXLR effector Avh238 destabilizes soybean Type2 GmACSs to suppress ethylene biosynthesis and promote infection. *New Phytologist*, 222(1): 425-437
- Yang L, Mclellan H, Naqvi S, He Q, Boevink PC, Armstrong M, Giuliani LM, Zhang W, Tian Z, Zhan J, Gilroy EM, Birch PRJ, 2016. Potato NPH3/RPT2-like protein StNRL1, targeted by a *Phytophthora infestans* RXLR effector, is a susceptibility factor. *Plant Physiology*, 171(1): 645-657
- Yang N, Zhang L, Ding P, Wang LY, Liu SY, Zhang XG, 2017. Functional analysis of an effector RxLR121504 in *Phytophthora capsici*. *Mycosystema*, 36(9): 1233-1242 (in Chinese)
- Yin X, Fu Q, Shang B, Wang Y, Liu R, Chen T, Xiang G, Dou M, Liu G, Xu Y, 2022. An RxLR effector from *Plasmopara viticola* suppresses plant immunity in grapevine by targeting and stabilizing VpBPA1. *Plant Journal*, 112(1): 104-114
- Yuan M, Jiang Z, Bi G, Nomura K, Liu M, Wang Y, Cai B, Zhou J, He SY, Xin X, 2021. Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity. *Nature*, 592(7852): 105-109
- Zhang H, Li F, Li Z, Cheng J, Chen X, Wang Q, Joosten MHAJ, Shan W, Du Y, 2021. Potato StMPK7 is a downstream component of StMKK1 and promotes resistance to the oomycete pathogen *Phytophthora infestans*. *Molecular Plant Pathology*, 22(6): 644-657
- Zhang M, Su J, Zhang Y, Xu J, Zhang S, 2018. Conveying endogenous and exogenous signals: MAPK cascades in plant growth and defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 45(Pt A): 1-10
- Zhang P, Jia Y, Shi J, Chen C, Ye W, Wang Y, Ma W, Qiao Y, 2019. The WY domain in the *Phytophthora* effector PSR1 is required for infection and RNA silencing suppression activity. *New Phytologist*, 223(2): 839-852
- Zhao Y, Yang B, Xu H, Wu J, Xu Z, Wang Y, 2022. The *Phytophthora* effector Avh94 manipulates host jasmonic acid signaling to promote infection. *Journal of Integrative Plant Biology*, 64(11): 2199-2210
- Zheng X, Wagener N, Mclellan H, Boevink PC, Hua C, Birch P, Brunner F, 2018. *Phytophthora infestans* RXLR effector SFI5 requires association with calmodulin for PTI/MTI suppressing activity. *New Phytologist*, 219(4): 1433-1446
- Zhou J, Qi Y, Nie J, Guo L, Luo M, Mclellan H, Boevink PC, Birch P, Tian Z, 2022. A *Phytophthora* effector promotes homodimerization of host transcription factor StKNOX3 to enhance susceptibility. *Journal of Experimental Botany*, 73(10): 6902-6915
- Zhu Q, Shan W, Ayliffe MA, Wang M, 2016. Epigenetic mechanisms: an emerging player in plant-microbe interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 29(3): 187-196

[附中文参考文献]

- 黄琳晶, 2022. 荔枝霜疫霉效应蛋白 PIAvh23 调控植物免疫的分子机制. 华南农业大学硕士论文, 广州. 1-58
- 孔广辉, 冯迪南, 李雯, 连帅利, 习平根, 姜子德, 2021. 荔枝霜疫病的研究进展. *果树学报*, 38(4): 603-612
- 杨楠, 张丽, 丁鹏, 王俪颖, 刘淑艳, 张修国, 2017. 辣椒疫霉效应分子 RxLR121504 功能特性的研究. *菌物学报*, 36(9): 1233-1242