

文章编号: 1674-7054(2021)01-0075-08

效应蛋白 OhEF 2 正调控拟南芥对 橡胶树白粉菌的感病性

程 度¹, 戎 伟², 梅双双²

(1. 海南大学 生命科学与药学院, 海口 570228; 2. 海南大学 植物保护学院, 海口 570228)

摘 要: 白粉菌通过在植物细胞内形成吸器, 产生大量的效应蛋白, 从而实现在寄主细胞内的侵染。前期有研究人员对 *Oidium heveae* 进行基因组和转录组测序分析, 预测出 133 个潜在的效应蛋白。笔者克隆了其中的一个基因 *OhEP2* (*Oidium heveae* Effector Protein 2), 并构建了 *OhEF 2* 基因在拟南芥 Col-0 背景下的过表达转基因植株。通过接种发现, 过量表达 *OhEF 2* 可以明显促进拟南芥对橡胶树白粉菌的感病性, 但不能提高假单胞菌 DC 3000 的毒性功能, 表明 *OhEF 2* 可能只在白粉菌侵染的过程中发挥作用。进一步研究发现, *OhEF 2* 显著降低了橡胶树白粉菌在拟南芥上激发的胼胝体沉积和 *PR1* (Pathogen-Related Gene1) 基因表达, 这为进一步研究效应蛋白 *OhEF 2* 在植物体内的毒性作用机理奠定了基础。

关键词: 橡胶树白粉菌; 效应蛋白; *OhEF 2*; 毒性机理

中图分类号: Q 943.2; S 763.7 **文献标志码:** A

引用格式: 程度, 戎伟, 梅双双. 效应蛋白 *OhEF 2* 正调控拟南芥对橡胶树白粉菌的感病性 [J]. 热带生物学报, 2021, 12(1): 75-82. DOI: [10.15886/j.cnki.rdsxb.2021.01.011](https://doi.org/10.15886/j.cnki.rdsxb.2021.01.011)

白粉菌 (Powdery mildew) 是一种专性活体寄生真菌, 可以侵染多种植物, 造成巨大的经济损失^[1-2]。白粉菌与寄主相互作用的过程中, 首先刺入寄主细胞壁形成吸器 (haustorium), 从寄主细胞内获取水分和营养物质。同时, 白粉菌通过在吸器转录, 翻译形成大量的效应蛋白 (Effector proteins), 分泌到寄主细胞内, 从而实现在寄主体内的增殖和侵染^[3-4]。目前, 利用基因组、转录组测序及蛋白质组分析, 通过对大麦白粉菌 (*Bgh*, *Blumeria graminis* f. sp. *Hordei*)、小麦白粉菌 (*Bgt*, *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)、拟南芥白粉菌 (*Gor*, *Golovinomyces orontii*)、葡萄白粉菌 (*En*, *Erysiphe necator*) 和葫芦白粉菌 (*Pxa*, *Podosphaera xanthii*) 等进行预测, 发现了一些潜在的效应蛋白^[5]。大麦和小麦白粉菌编码的效应蛋白数量最多, 通常是一些小的蛋白质, 并且与已知蛋白同源性很低^[6]。另外, 大麦白粉菌形成的效应蛋白 N 端通常含有一个保守的结构域: 第一个氨基酸是芳香族氨基酸 (酪氨酸, 苯丙氨酸或色氨酸), 最后一个氨基酸是半胱氨酸 (Y/F/WXC)^[7]。然而, 双子叶植物白粉菌编码的效应蛋白并不是都含有该保守结构域^[8-9]。白粉菌是专性活体寄生, 无法进行遗传操作, 因此, 目前对白粉菌效应蛋白功能的了解还非常少。最近, 通过寄主诱导的基因沉默技术 (HIGS, host-induced gene silencing), 发现大麦白粉菌的一些效应蛋白在刺入寄主植物和形成吸器的过程中发挥毒性功能^[10]。橡胶树白粉病是由橡胶树白粉菌 (*Oidium heveae*) 引发的一种真菌病害, 对天然橡胶的生产造成了严重的经济损失。该病于 1918 年在印尼爪哇首次发现^[11-13], 迄今已遍布全球各橡胶种植区。由于橡胶树白粉菌与橡胶树很难进行遗传操作, 因此严重阻碍了二者相互作用机

收稿日期: 2020-12-06

修回日期: 2021-01-21

基金项目: 国家自然科学基金 (31760303; 32060138)

第一作者: 程度 (1995-), 男, 海南大学生命科学与药学院 2018 级硕士研究生. E-mail: 545281379@qq.com

通信作者: 梅双双 (1975-), 女, 副教授. 研究方向: 植物与病原微生物相互作用. E-mail: mssrw2002@126.com

理的研究。最近研究发现,橡胶树白粉菌在野生型拟南芥 Col-0 激发依赖于 EDS1(enhanced disease susceptibility 1) 和 PAD4(Phytoalexin Deficient 4) 的抗病反应,推测拟南芥 *TIR-NB-LRR*(Toll-Interleukin1 Receptor-nucleotide binding-leucine-rich repeat) 类抗性基因参与了对橡胶树白粉菌的识别过程^[14]。

通过基因组和转录组测序分析,预测出橡胶树白粉菌含有 133 个潜在的效应蛋白^[8],然而,这些效应蛋白的功能还是未知的。笔者克隆了橡胶树白粉菌潜在的效应蛋白基因 *OhEF 2* (*Oidium heveae* effector protein 2),并对该效应蛋白结构进行分析,构建在 Col-0 背景下的 *OhEF 2* 基因过表达转基因植株。结果表明,过表达植株对橡胶树白粉菌敏感性增加,并且有效降低了橡胶树白粉菌在拟南芥上诱导的胼胝体沉积和致病相关基因的表达。

1 材料与方法

1.1 植物材料和菌株 植物材料:拟南芥野生型 Col-0, *Hevea brasiliensis* 73397; 菌株: *O. Heveae* HN1106^[14], 假单胞菌 DC 3000。

1.2 效应蛋白 OhEF 2 拟南芥转基因植株的构建 橡胶树叶片古铜期接种白粉菌,8 d 后剪取叶片,利用快速通用植物 RNA 提取试剂盒 3.0(北京华越洋公司,产品编号:0416-50)提取总 RNA。反转录试剂盒(北京华越洋公司,产品编号:HYY871)进行反转录,获得 cDNA。设计用于扩增 *OhEF 2* 基因的引物 OhEF 2-F 和 OhEF 2-R,进行 PCR 扩增。引物序列:OhEF 2-F, 5'-AAACTCGAGCATCCTGGTCAGAAAC GAGA-3'; OhEF 2-R, 5'-AAATTCGAAGTTTCCAATAGTTTGAGCAAT-3'(Gene_id: *OH_02339*)^[8]。利用限制性内切酶 *Xho I* 和 *BstB I*(NEB 公司)分别对 PCR 扩增片段和 pER8^[15] 载体进行酶切。T4(NEB 公司)连接酶进行连接,测序正确后转入农杆菌 GV3101。利用花粉管侵染方法,侵染拟南芥野生型 Col-0。收取拟南芥种子,在含有潮霉素的 MS 培养基中筛选,挑取长根的拟南芥植株,移栽土中。

1.3 植物叶片蛋白提取和蛋白质免疫印迹 生长 4 周后,喷洒雌激素,剪取 1 个叶片,放入 1.5 mL 离心管中,加入 100 μ L 蛋白提取液(0.15 mol·L⁻¹ KCl, 50 mmol·L⁻¹ HEPES-KOH, pH 7.5, 1 mmol·L⁻¹ EDTA, 1 mmol·L⁻¹ DTT, 0.2% Triton-X 100, cocktail 蛋白酶抑制剂), 研碎后, 12 000 r·min⁻¹, 4 $^{\circ}$ C, 离心 10 min, 取上清,加入 loading buffer,进行 SDA-PAGE 电泳^[15]。

利用湿转法在转膜电泳槽(伯乐)中,将蛋白条带转移至 PVDF 膜上,转膜液(7.58 g Tris, 36 g Glycine, 800 mL 甲醇,加水至 4 L),电压 100 伏,电泳 1 h。5% 的脱脂奶粉,室温封闭 2 h,加入 FLAG 抗体(sigma),室温孵育 2 h,加入 HRP 标记的羊抗鼠 2 抗,室温作用 0.5 h,在黑暗条件下显影、定影。

1.4 白粉菌细胞进入率计算方法 将长 40 cm,宽 40 cm,孔径为 50 μ m 的尼龙膜接种箱置于生长 5 周的拟南芥植株上方,用毛笔刷将橡胶树白粉菌从橡胶树叶片刷到接种箱上,白粉菌透过接种箱,均匀洒落在拟南芥叶片上。橡胶树白粉菌为橡胶树古铜期叶片接种 10 d 后的白粉菌孢子。接种 1 d 后,剪取叶片,置于脱色液:体积比(乙醇:苯酚:水:乳酸=2:1:1:1)中,脱色过夜。次日,于考马斯亮蓝染色液(G250,浓度为 6 g·L⁻¹ 乙醇溶液)中染色 30 s。脱色后,显微镜下进行观察。计数橡胶树白粉菌产生 1 根芽管和 2 根芽管的白粉菌孢子数目。利用计算公式:2 根芽管孢子数目/(1 根芽管孢子数目+2 根芽管孢子数目),计算细胞进入率^[14]。

1.5 菌丝生长长度分析 利用接种箱在拟南芥叶片接种橡胶树白粉菌,接种 2 d 后,剪取叶片,于脱色液中脱色过夜。考马斯亮蓝染色 30 s,显微镜观察,利用 MIE3.1 软件测量菌丝长度^[14]。

1.6 叶片发病表型观察及分生孢子计数 利用接种箱在拟南芥叶片接种橡胶树白粉菌,接种 10 d 后,观察叶片发病症状并进行拍照。剪取叶片置于脱色液中脱色过夜,考马斯亮蓝染色液中染色 30 s,计数单个孢子产生的分生孢子数^[14]。

1.7 拟南芥总 RNA 提取和致病相关基因 PR1 (Pathogenesis-Related Gene1) 表达检测 利用接种箱

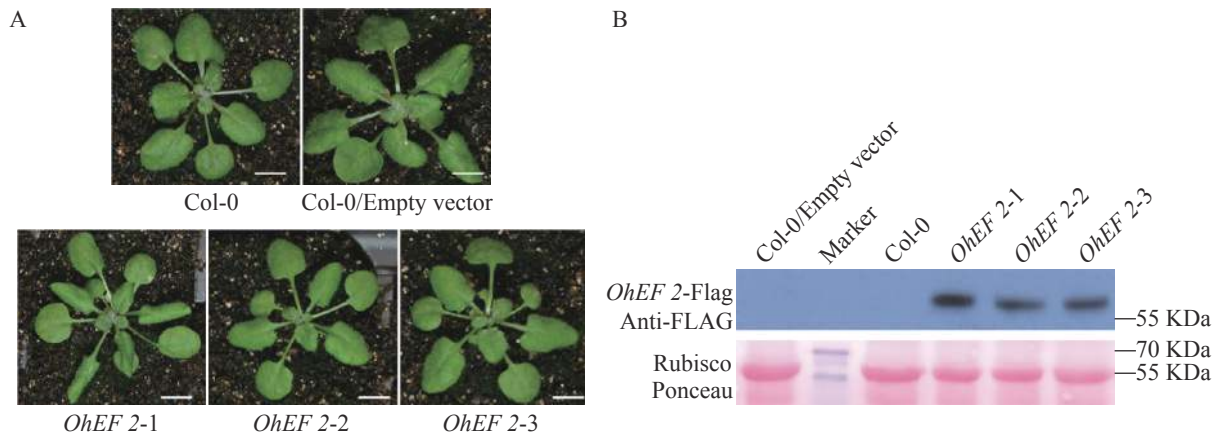


图2 橡胶树白粉菌效应蛋白 OhEF 2 拟南芥转基因植株的构建

A. 效应蛋白 OhEF 2 转基因植株表型观察; B. 效应蛋白 OhEF 2 转基因植株蛋白表达分析。Bar=1 cm。

Fig. 2 The construction of *Oidium heveae* effector OhEF 2 transgenic plants in *Arabidopsis* Col-0 background

A. The phenotype observation of effector OhEF-2 transgenic plants; B. Protein detection of effector OhEF-2 transgenic plants. Bar=1 cm.

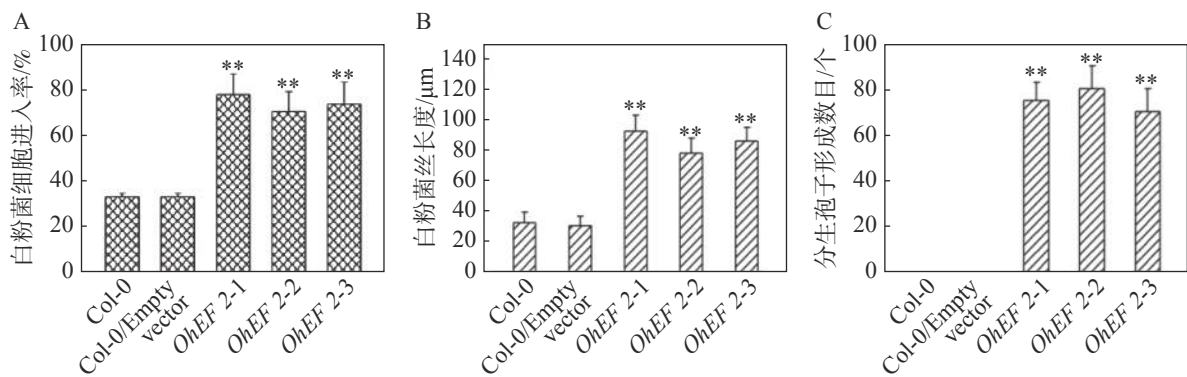


图3 效应蛋白 OhEF 2 正调控拟南芥对橡胶树白粉菌的感病性

A. 橡胶树白粉菌细胞进入率测定结果; B. 橡胶树白粉菌菌丝生长测定结果; C. 分生孢子计数结果。**: $P < 0.01$ 。

Fig. 3 Effector protein OhEF 2 positively regulates the susceptibility of *Arabidopsis* to *Oidium heveae*

A. Quantitative assessment of host cell entry rates; B. Quantitative analysis of hyphal growth of *O. heveae*; C. The numbers of conidiospores per colony were counted at 10 dpi. **: $P < 0.01$.

菌细胞进入率约为 35%,无明显差异,3 个 *OhEF 2* 转基因植株白粉菌细胞进入率约为 75%,与野生型植物相比,差异极显著 ($P < 0.01$)。接种 2 d 后的菌丝生长长度计算结果表明,3 个 *OhEF 2* 转基因植株同样显著高于野生型 Col-0 和空载体转基因植株 (图 3B), Col-0 和空载体转基因植株菌丝长度约为 30 μm ,无明显差异,3 个 *OhEF 2* 转基因植株菌丝长度约为 90 μm ,与野生型植物相比,差异极显著 ($P < 0.01$)。接种 10 d 后,3 个 *OhEF 2* 转基因植株出现典型的白粉病病斑 (图 4A),野生型 Col-0 和空载体转基因植株并未出现白粉病病斑 (图 4A),而是表现出叶片发黄的症状 (图 4A)。分生孢子计数分析结果表明,橡胶树白粉菌不能在野生型 Col-0 和空载体转基因植株上产生分生孢子,而在 3 个 *OhEF 2* 转基因植株上形成了大量的分生孢子 (图 3C, 4B)。综上所述,效应蛋白 OhEF 2 可以明显增强拟南芥对橡胶树白粉菌感病的表型。

2.3 效应蛋白 OhEF 2 不能促进假单胞菌 DC 3000 在拟南芥上的毒性 效应蛋白 OhEF 2 可以明显提高橡胶树白粉菌在拟南芥上的毒性,为了验证 OhEF 2 是否也可以促进其他病原菌的毒性,笔者在野生型拟南芥 Col-0、空载体转基因植株和 *OhEF 2* 转基因植株 *OhEF 2-1*, *OhEF 2-2*, *OhEF 2-3* 上接种了假单胞菌

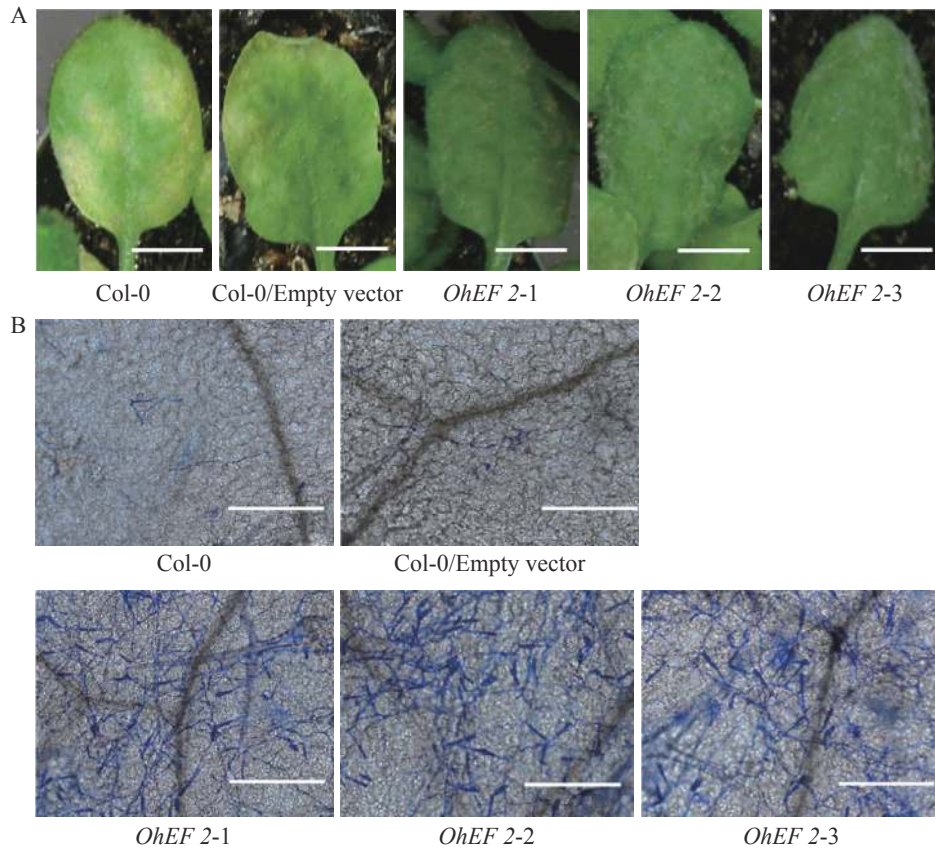


图 4 OhEF 2 转基因植株叶片发病症状及显微观察结果

A. 叶片症状观察结果, Bar=5 mm; B. 显微观察结果, Bar=200 μm。

Fig. 4 Symptoms and light microscopy of leaves of OhEF2 transgenic plants inoculated with *Oidium heveae*

A. Symptoms of WT Col-0/ Empty vector and OhEF 2 transgenic plants at 10 dpi, Bar=5 mm; B. Light microscopy images, Bar=200 μm.

DC 3000。假单胞菌作为活体寄生病原微生物,其与寄主植物的互作机制已有比较深入的了解。分别在接种后 0 d 和 3 d 取样、研磨、涂板,进行细菌计数。结果表明,假单胞菌 DC 3000 在野生型植物和空载体转基因植株以及 *OhEF 2* 转基因植株上并未表现出明显的生长差异(图 5),结果表明,效应蛋白 OhEF 2 不能促进假单胞菌 DC 3000 的毒性。

2.4 蛋白 OhEF 2 抑制橡胶树白粉菌在拟南芥上激发的胼胝体沉积和 *PR1* 基因表达 效应蛋白 OhEF 2 显著增强了拟南芥对橡胶树白粉菌的感病性,推测 OhEF 2 可能抑制了橡胶树白粉菌在拟南芥上激活的抗病反应。为了确定这一可能性,笔者在野生型 Col-0、空载体转基因植株和 *OhEF 2* 转基因植株 *OhEF 2-1*、*OhEF 2-2*、*OhEF 2-3* 上分别接种橡胶树白粉菌 *O.Heveae* HN1106。接种 6 d 后,剪取接种叶片,进行了胼胝体沉积分析和 *PR1* 基因表达分析。结果表明,与野生型相比,橡胶树白粉菌在 3 个转基因植株上诱导的胼胝体沉积(图 6A, B)和 *PR1* 基因表达(图 7)都显著降低,表明效应蛋白 OhEF 2 有效地抑制了橡胶树白粉菌在拟南芥上激发的抗病反应。

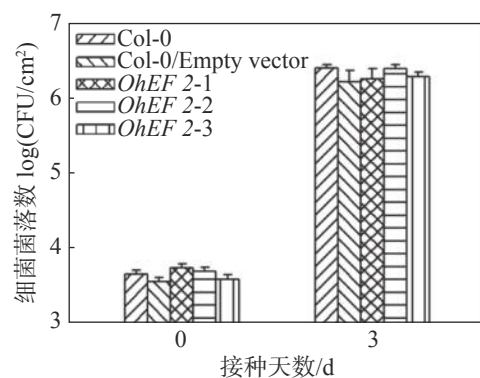


图 5 假单胞菌 DC 3000 细菌生长结果

Fig. 5 Bacterial growth of *Pseudomonas syringae* DC 3000

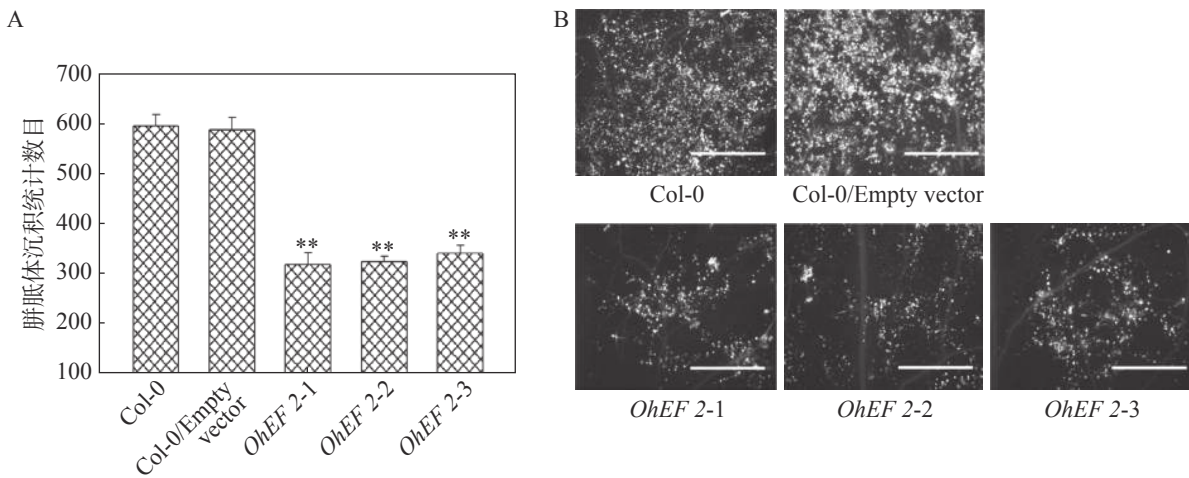


图6 效应蛋白 OhEF 2 抑制橡胶树白粉菌在拟南芥上激发的胼胝体沉积

A. 胼胝体计数结果; B. 叶片显微观察结果。**: $P < 0.01$ 。

Fig. 6 Effector protein OhEF 2 inhibits the callose deposition triggered by *Oidium heveae* in *Arabidopsis*

A. Average number of callose deposits per microscope field of 0.1 mm² on Col-0 and OhEF 2 transgenic plants; B. Light microscopy images. Bar=200 μm. **: $P < 0.01$.

3 讨论

与拟南芥的相互作用过程中,橡胶树白粉菌对拟南芥野生型 Col-0 激发抗病反应,并且这种抗病反应依赖于 EDS1 和 PAD4,但并不依赖于 NDR1,推测拟南芥 TIR-NB-LRR 类抗性蛋白可以识别橡胶树白粉菌的效应蛋白,从而激活了下游的抗病信号通路^[14]。笔者在前人研究的基础上,克隆了橡胶树白粉菌的 1 个潜在效应蛋白基因 *OhEF 2*,并构建了该基因在野生型 Col-0 背景下雌激素诱导的过表达转基因植株。通过雌激素诱导后,与野生型 Col-0 和空载体转基因植株相比,*OhEF 2* 过表达转基因植物并未出现明显的植物叶片发黄表型,暗示着效应蛋白 OhEF 2 在植物体内并不是发挥无毒蛋白的功能。

白粉菌作为专性活体寄生真菌,通过分泌大量的效应蛋白到寄主细胞内,发挥毒性功能,帮助白粉菌在寄主体内的侵染和繁殖^[16-17]。大麦白粉菌效应蛋白 CSEP0064 可以与植物细胞内 PR10 蛋白发生相互作用,干扰宿主细胞内核糖体 RNA 的降解,抑制植物的免疫反应^[18]。通过寄主诱导的基因沉默技术,发现白粉菌 *Podosphaera xanthii* 效应蛋白 PEC 可以抑制植物细胞内活性氧的产生^[10],从而促进白粉菌的繁殖。笔者通过在野生型 Col-0 过表达效应蛋白 OhEF 2,发现效应蛋白 OhEF 2 显著增强了橡胶树白粉菌的毒性功能,并有效降低了橡胶树白粉菌在拟南芥上激发的胼胝体沉积和 *PR1* 基因表达。胼胝体沉积在白粉菌的侵染过程中发挥非常重要的作用,在白粉菌侵染早期形成的刺入钉位置,植物细胞产生大量的胼胝体,从而抑制白粉菌的侵染。胼胝体合成酶基因 *PMR4* 突变后,植物对白粉菌的感病性大大增强^[19],表明效应蛋白 OhEF 2 可能参与了白粉菌侵染的早期阶段,与胼胝体形成的相关基因发生相互作用,从而抑制了胼胝体沉积。另外,*PR1* 基因作为效应蛋白激发免疫信号通路 ETI(Effector triggered immunity)的标志基因^[20],暗示着效应蛋白 OhEF 2 抑制了植物抗性蛋白识别橡胶树白粉菌后激发的免疫反应。然而,

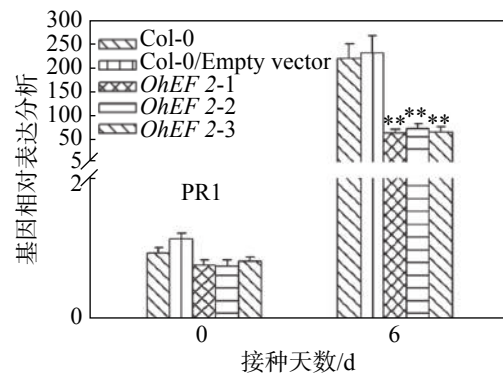


图7 效应蛋白 OhEF 2 抑制橡胶树白粉菌在拟南芥上激发的 *PR1* 基因表达

** : $P < 0.01$ 。

Fig. 7 Effector protein OhEF 2 inhibits the *PR1* gene expression triggered by *Oidium heveae* in *Arabidopsis*

** : $P < 0.01$ 。

OhEF 2 并不能促进活体寄生假单胞菌 DC 3000 在拟南芥上的毒性, 表明橡胶树白粉菌与假单胞菌在植物体内的毒性作用机理可能是不相同的。OhEF 2 能否促进其他白粉菌的毒性功能, 尚需进一步验证。

参考文献:

- [1] WILSON I W, SCHIFF C L, HUGHES D E, et al. Quantitative trait loci analysis of powdery mildew disease resistance in the *Arabidopsis thaliana* accession kashmir-1 [J]. *Genetics*, 2001, 158(3): 1301 – 1309.
- [2] XIAO S, CALIS O, PATRICK E, et al. The atypical resistance gene, RPW8, recruits components of basal defence for powdery mildew resistance in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal: for cell and molecular biology*, 2005, 42(1): 95 – 110.
- [3] GOLLNER K, SCHWEIZER P, BAI Y, et al. Natural genetic resources of *Arabidopsis thaliana* reveal a high prevalence and unexpected phenotypic plasticity of RPW8-mediated powdery mildew resistance [J]. *The New Phytologist*, 2008, 177: 725 – 742.
- [4] WANG Y, NISHIMURA M T, ZHAO T, et al. ATG2, an autophagy-related protein, negatively affects powdery mildew resistance and mildew-induced cell death in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal: for cell and molecular biology*, 2011, 68: 74 – 87.
- [5] SHARMA G, AMINEDI R, SAXENA D, et al. Effector mining from the *Erysiphe pisi* haustorial transcriptome identifies novel candidates involved in pea powdery mildew pathogenesis [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2019, 20(11): 1506 – 1522.
- [6] 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.
- [7] GODFREY D, BOHLENIUS H, PEDERSEN C, et al. Powdery mildew fungal effector candidates share N-terminal Y/F/WxC-motif [J]. *BMC genomics*, 2010, 11: 317.
- [8] LIANG P, LIU S, XU F, et al. Powdery mildews are characterized by contracted carbohydrate metabolism and diverse effectors to adapt to obligate biotrophic lifestyle [J]. *Front Microbiol.*, 2018, 9: 3160.
- [9] WU Y, MA X, PAN Z, et al. Comparative genome analyses reveal sequence features reflecting distinct modes of host-adaptation between dicot and monocot powdery mildew [J]. *BMC Genomics.*, 2018, 19(1): 705.
- [10] MARTÍNEZ-CRUZ J, ROMERO D, TORRE F N, et al. The functional characterization of *Podosphaera xanthii* candidate effector genes reveals novel target functions for fungal pathogenicity [J]. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2018, 32: 914 – 931.
- [11] BEELEY, F. *Oidium heveae*: report on the 1933 outbreak of *Hevea* leaf mildew [J]. *J. Rubber Res. Inst. Malaysia*, 1933, 5: 5 – 13.
- [12] MITRA M, MEHTA P R. Some leaf diseases of *Hevea brasiliensis* new to India [J]. *Indian J. Agric. Sci.*, 1938, 8: 185 – 188.
- [13] SARANYA L, SAWANEE K, EDSON L, et al. Molecular phylogenetic and morphological analyses of *Oidium heveae*, a powdery mildew of rubber tree [J]. *J. Mol. Evol.*, 2005, 46: 220 – 226.
- [14] MEI S, HOU G, CUI T, et al. Characterization of the interaction between *Oidium heveae* and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Plant Pathol*, 2016, 17(9): 1331 – 1343.
- [15] ZHANG J, SHAO F, LI Y, et al. A *Pseudomonas syringae* effector inactivates MAPKs to suppress PAMP-induced immunity in plants [J]. *Cell Host Microbe*, 2007, 1: 175 – 185.
- [16] SATO K, KADOTA Y, SHIRASU, K. Plant immune responses to parasitic nematodes [J]. *Front Plant Sci.*, 2019, 10: 1 – 14.
- [17] THORDAL-CHRISTENSEN H, BIRCH P R J, SPANU P D, et al. Why did filamentous plant pathogens evolve the potential to secrete hundreds of effectors to enable disease? [J]. *Mol Plant Pathol*, 2018, 19: 781 – 785.
- [18] 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: e1007620.
- [19] NISHIMURA M T, STEIN M, HOU B H, et al. Loss of a callose synthase results in salicylic acid-dependent disease resistance [J]. *Science*, 2003, 301: 969 – 972.
- [20] WU Y J, GAO Y, ZHAN Y Y, et al. Loss of the common immune coreceptor BAK1 leads to NLR-dependent cell death [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(43): 27044 – 27053.

Effector protein OhEF 2 enhances the susceptibility of *Arabidopsis* to *Oidium heveae*

CHENG Du¹, RONG Wei², MEI Shuangshuang²

(1. College of Life Sciences and Pharmacy, Hainan University, Haikou, Hainan, 570228;

2. College of Plant Protection, Hainan University, Haikou, Hainan, 570228)

Abstract: Powdery mildew fungi complete its infection process on living host plants through the establishment of haustoria which secretes a plethora of effectors into plant cells. A previous study showed that 133 potential effectors of *Oidium heveae* have been predicted by genome and transcriptome sequencing. However, the biological function of these effectors are still unknown. In this study, an effector gene, named *OhEF 2*, was cloned and transformed into *Arabidopsis*, and the transgenic plants of *OhEF 2* gene in *Arabidopsis* Col-0 background were constructed and inoculated with *O. heveae*. Inoculation assay showed that *OhEF 2* obviously enhanced the susceptibility of *Arabidopsis* to *O. heveae*. However, *OhEF 2* did not increase the virulence of *Pseudomonas syringae* DC 3000, suggesting that *OhEF 2* probably plays a role only in the process of powdery mildew infection. Further study showed that *OhEF 2* decreased the callose deposition and *PR1* gene expression triggered by *O. heveae* in *Arabidopsis*, which lays a foundation for the future study of *OhEF 2* virulence mechanisms in host plants.

Keywords: *Oidium heveae*; effector protein; OhEF 2; virulence mechanism

(责任编辑:钟云芳)