

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2025.03.004

余玲, 申世凯, 王甲军, 等. 柑橘褪绿矮缩病毒感染尤力克柠檬诱导细胞自噬 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2025, 47(3): 37-45.

# 柑橘褪绿矮缩病毒感染尤力克柠檬诱导细胞自噬

余玲<sup>1</sup>, 申世凯<sup>1</sup>, 王甲军<sup>1</sup>, 柏自琴<sup>2</sup>,  
陈力<sup>3</sup>, 胡德玉<sup>3</sup>, 周彦<sup>1</sup>

1. 西南大学 西南大学柑桔研究所/国家柑桔工程技术研究中心, 重庆 400712;

2. 贵州省农业科学院 果树科学研究所, 贵阳 550000; 3. 重庆市万州区经济作物发展中心, 重庆 万州 404100

**摘要:** 自噬是寄主响应病毒感染的一种重要防御机制。为明确柑橘褪绿矮缩病毒(*Citrus chlorotic dwarf-associated virus*, CCDaV)感染柑橘是否引起细胞自噬反应, 运用透射电镜、实时荧光定量检测、GFP-NbATG8f 荧光标记和蛋白印记等方法, 结果发现, CCDaV 感染尤力克柠檬 15 d 后, 在尤力克柠檬叶片细胞质内观察到自噬小体结构的形成, 自噬相关基因 (*CIATG3*、*CIATG5*、*CIATG7*、*CIATG8a*、*CIATG8d*、*CIATG8f*、*CIATG8g*、*CIATG8i*、*ClBeclin1*、*ClPI3K* 和 *ClNBRI*) 的表达量显著上调, 且 ATG8 的含量是对照组的 1.99 倍。将 CCDaV 编码的 6 个病毒蛋白分别与 GFP-NbATG8f 共表达于本生烟 48 h 后, 通过共聚焦观察到 V3 和 V4 蛋白分别与 GFP-NbATG8f 共表达时诱导产生的自噬小体数量显著高于对照, 且游离 GFP 的含量也显著增加。表明 CCDaV 感染可诱导尤力克柠檬产生细胞自噬反应, 且病毒编码的 V3 和 V4 蛋白可能是诱导自噬的重要因子。

**关键词:** 柑橘褪绿矮缩病毒; 尤力克柠檬; 细胞自噬; 病毒蛋白

中图分类号: S436.66; S666.5

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2025)03-0037-09

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Infestation of *Citrus chlorotic Dwarf-Associated Virus* in *Eureka lemon* Induced Cellular Autophagy

YU Ling<sup>1</sup>, SHEN Shikai<sup>1</sup>, WANG Jiajun<sup>1</sup>, BAI Ziqin<sup>2</sup>,  
CHEN Li<sup>3</sup>, HU Deyu<sup>3</sup>, ZHOU Yan<sup>1</sup>

收稿日期: 2024-07-30

基金项目: 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-26-05B); 重庆市自然科学基金面上项目(CSTB2024NSCQ-MSX0311); 重庆市万州区农业技术研发服务项目(柑橘)。

作者简介: 余玲, 硕士研究生, 主要从事柑橘病毒研究。

通信作者: 周彦, 研究员。

1. Citrus Research Institute, Southwest University/National Citrus Engineering Research Center, Chongqing 400712, China;
2. Fruit Research Institute, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550000, China;
3. Economic Crop Development Center of Wanzhou District, Wanzhou Chongqing 404100, China

**Abstract:** Autophagy is an important defense mechanism of host in response to virus infection. To clarify whether the infection of *Citrus chlorotic dwarf-associated virus* (CCDaV) could induce autophagic response in plant, in this study, transmission electron microscope (TEM), quantitative real-time PCR, confocal microscopy analysis of enhanced green fluorescent protein-tagged *Nicotiana benthamiana* ATG8f (GFP-NbATG8f) and western blot were used to investigate the formation of autophagic structure, the transcript levels of autophagy related genes and ATG8 content in CCDaV-infected *Eureka lemon*, respectively. The results showed that the formation of autophagic structure was observed in the cytoplasm of CCDaV-infected *Eureka lemon* leaf cell by TEM at 15 days post inoculation (dpi). Compared with the healthy control, the expression levels of autophagy related genes (*ClATG3*, *ClATG5*, *ClATG7*, *ClATG8a*, *ClATG8d*, *ClATG8f*, *ClATG8g*, *ClATG8i*, *ClBeclin1*, *ClPI3K* and *ClNBRI*) in CCDaV-infected *Eureka lemon* leaves were significantly up-regulated, and ATG8 content was increased by 1.99 times. After co-expression of the six viral proteins encoded by CCDaV with GFP-NbATG8f in *N. benthamiana* for 48 h, the number of autophagosomes induced by co-expression of V3 and V4 proteins with GFP-NbATG8f was significantly higher than that of the control, and the content of free GFP was also significantly increased. These results indicated that CCDaV infection induced autophagic response in *Eureka lemon*, and V3 and V4 proteins may be important factors to induce autophagy.

**Key words:** *Citrus chlorotic dwarf-associated virus*; *Eureka lemon*; autophagy; viral proteins

自噬最早于 1963 年由 De Duve 等首次提出,用来描述细胞自身物质的溶酶体降解途径<sup>[1]</sup>。随后, Tsukada 等在酵母上鉴定出第一个自噬基因 *APG*<sup>[2]</sup>,之后陆续在酵母、动物和植物中鉴定出 40 多个自噬相关蛋白(ATGs)。早期对自噬的研究主要集中于其在癌症、神经退行性疾病等人类疾病中的功能<sup>[3]</sup>。Liu 等<sup>[4]</sup>首次发现烟草花叶病毒(*Tobacco mosaic virus*, TMV)的侵染能够诱导自噬基因的表达。随后,越来越多的研究表明,自噬反应在植物应对多种植物病毒感染时被激活,不仅能够限制病毒的积累,还能促进病毒的感染,是植物响应病毒侵染的重要调控机制<sup>[5-6]</sup>。在发生自噬反应的植物细胞中可以观察到自噬相关基因(ATGs)表达量显著上调,以及自噬小体和自噬标记物 ATG8 的大量积累<sup>[7]</sup>。

双生病毒(Geminiviruses)是一类在世界范围内广泛发生的单链环状 DNA 病毒,其寄主范围广泛,主要通过烟粉虱、叶蝉和蚜虫传播,每年造成的经济损失达数百亿美元。自噬现象在双生病毒上也较为普遍,棉花木尔坦曲叶病毒(Cotton leaf curl Multan virus, CLCuMuV)编码的  $\beta$ C1 蛋白是第一个被鉴定的植物病毒自噬激活剂,通过阻止自噬相关蛋白 3(ATG3)与胞质自噬负调控因子 3-磷酸甘油醛脱氢酶(GAPC)互动,从而激活植株的自噬反应,抑制 CLCuMuV 侵染<sup>[8]</sup>。随后发现云南番茄曲叶病毒(Tomato leaf curl Yunnan virus, TLCYnV)、印度绿豆黄化花叶病毒(Mungbean yellow mosaic India virus, MYMIV)、甜菜严重曲顶病毒(Beet severe curly top virus, BSCTV)等多种双生病毒都能激活细胞自噬途径,上调自噬相关基因 mRNA 的表达<sup>[9-10]</sup>。

柑橘褪绿矮缩病毒(*Citrus chlorotic dwarf-associated virus*, CCDaV)是近年来柑橘生产上出现的一种新病毒,自 19 世纪 80 年代在土耳其东部以及地中海地区默辛省被首次发现<sup>[11]</sup>,目前在中国和泰国都有发

生<sup>[12-13]</sup>。CCDaV 在柠檬、红宝石柚等敏感品种上引起叶片褪绿、斑驳和扭曲(图 1a 和 1b)。CCDaV 基因组为约 3.64 kb 的环状单链 DNA 分子,可能含有 6 个开放阅读框(Open reading frames, ORFs),分别是 V1、V2、V3、V4、RepA、Rep。其中, V1 被认为是外壳蛋白(CP); V2 含有双生病毒 V2 蛋白的保守结构域,具有保守的半胱氨酸残基,该残基对抑制番茄黄化曲叶病毒(Tomato yellow leaf curl virus, TYLCV)诱导的基因沉默至关重要<sup>[14]</sup>。近来研究发现 WRKY1 正向调控 CCDaV 复制相关蛋白 RepA 在本生烟(*Nicotiana benthamiana*)中诱导细胞死亡<sup>[15]</sup>。CCDaV 编码的 V2 蛋白可抑制 GFP RNA 引发的局部和系统 RNA 沉默,但不影响 16c 本生烟中 RNA 沉默信号的短距离移动<sup>[16]</sup>。目前国内外尚未开展关于 CCDaV 诱导寄主自噬的相关研究。



图 1 感病红宝石柚

本研究以感染 CCDaV 的尤力克柠檬作为研究材料,探究 CCDaV 是否能诱导尤力克柠檬的自噬反应,以及诱导自噬的病毒蛋白种类,以期为今后研究细胞自噬在 CCDaV 侵染寄主中的调控作用提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

无病毒一年生尤力克柠檬实生苗和 CCDaV 毒株均保存于国家柑桔苗木脱毒中心。本生烟生长条件为 25 ℃, 16 h 光照, 8 h 黑暗处理。统一采用生长至 40 d 的四至六叶期烟苗为试验材料。

### 1.2 主要试剂

植物蛋白提取试剂盒购自北京索莱宝生物科技有限公司; IsoPlus、Prime STAR Max DNA Polymerase 购自宝生物工程(大连)有限公司; 氯仿、乙醇、异丙醇等购自北京鼎国昌盛生物技术有限责任公司; 反转录一步法试剂购自 ABM 公司; 实时荧光定量 SYBR Prime qPCR Mix 试剂购自重庆葆光生物科技有限公司; Anti-Actin 抗体、羊抗鼠二抗和羊抗兔二抗购买于翌圣生物科技(上海)股份有限公司; GFP 单克隆抗体、ATG8 单克隆抗体购自成都 AlpVHHs 有限公司。

### 1.3 透射电子显微镜检测自噬

使用直径 5 mm 打孔器在感染 CCDaV 15 d 后的尤力克柠檬嫩叶上取样,使用透射电镜观察自噬结构。统计超过 50 个细胞内自噬小体的平均值,进行 3 次重复试验。使用 GraphPad Prism 8 软件进行统计学分析。

1.4 实时荧光定量检测

称取 0.1 g 感染 CCDaV 15 d 后的尤力克柠檬嫩叶，IsoPlus 提取总 RNA 反转录为 cDNA。使用 SYBR Prime qPCR Mix 进行 qRT-PCR 反应。以尤力克柠檬的 ClActin 作为内参基因。采用  $2^{-\Delta\Delta ct}$  法分析相对表达量，GraphPad Prism 8 软件进行 t 检验分析。

1.5 诱导自噬的病毒蛋白种类鉴定

利用 Prime STAR Max DNA Polymerase，以 CCDaV 毒株为模板扩增 CCDaV 的 V1、V2、V3、V4、C1 和 C2 基因，并将其分别构建到 pART27-Myc 中。测序验证后，分别与 GFP-NbATG8f 转化农杆菌 GV3101，并共注射于本生烟；48 h 后使用 Olympus FV3000 进行观察；488 nm 观察绿色荧光(GFP)，543 nm 观察红色叶绿体自发光；浸润 pART27-Myc-GUS 的本生烟作为对照。

1.6 Western Blot 检测自噬

称取 0.2 g 感染 CCDaV 15 d 后的尤力克柠檬嫩叶，使用植物组织蛋白提取试剂盒提取总蛋白，并进行 12.5% SDS-PAGE。分别使用 CCDaV CP 单克隆抗体和 ATG8 单克隆抗体作为一抗室温孵育 2 h，再分别以羊抗鼠二抗和羊抗兔二抗室温孵育 2 h，Myc 直标抗体室温孵育 2 h。使用 IMAGEJ 软件分析蛋白条带灰度值。

2 结果与分析

2.1 透射电镜观察细胞自噬

CCDaV 侵染尤力克柠檬 15 d 后，在透射电子显微镜下观察到有双层膜囊泡状结构的自噬小体(图 2a)。经统计分析，感病尤力克柠檬叶片中自噬结构数量显著高于无病毒尤力克柠檬(图 2b)。结果表明，CCDaV 可能诱导尤力克柠檬叶片细胞内的自噬反应。

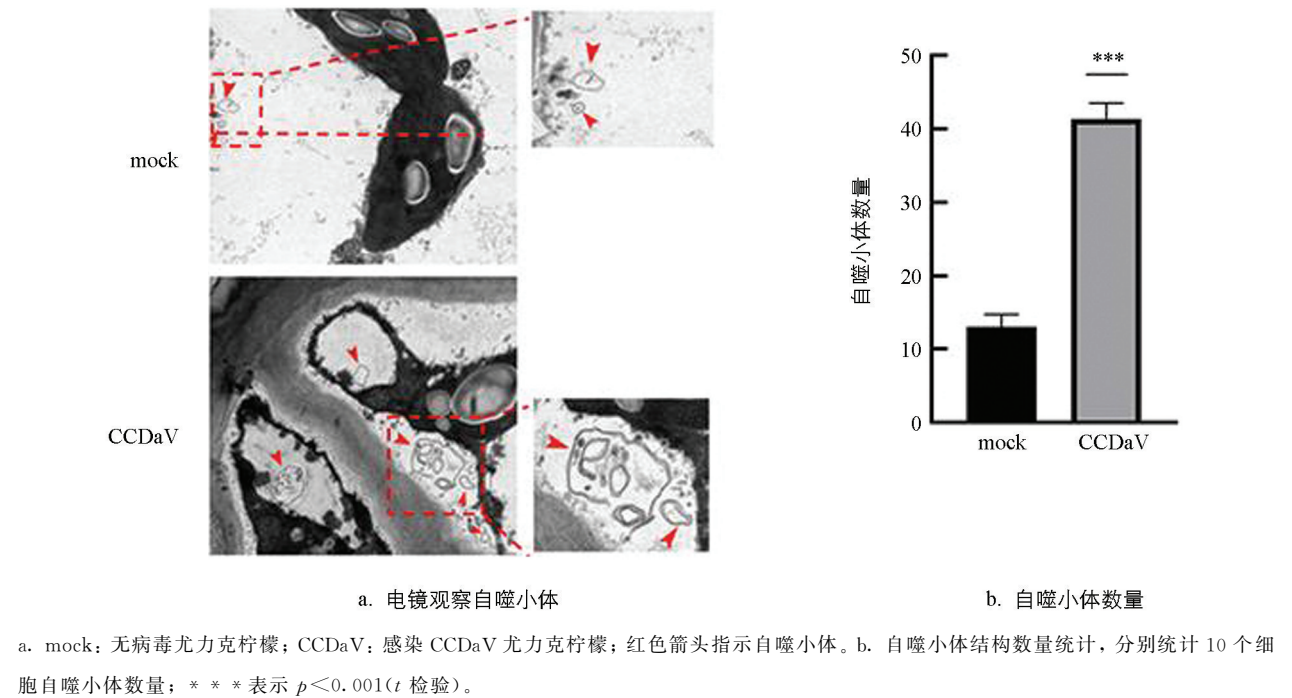


图 2 透射电镜观察细胞自噬结构

2.2 CCDaV 侵染激活自噬相关基因的表达

进一步 qRT-PCR 检测尤力克柠檬嫩叶中自噬相关基因的表达量发现，感染 CCDaV 15 d 后，自噬相关基因 *ClBeclin1*、*ClPI3K*、*ClNBR1*、*ClATG3*、*ClATG5*、*ClATG7*、*ClATG8a*、*ClATG8d*、*ClATG8f*、



*ClATG8i* 和 *ClATG8g* 的表达量与对照组相比均显著上调。其中 *ClATG5*、*ClATG8g*、*ClNBR1*、*ClATG8i*、*ClPI3K* 的 mRNA 表达水平增长最明显, 为对照组的 6.64~10.52 倍, 另外 *ClBeclin1*、*ClATG3*、*ClATG7*、*ClATG8a*、*ClATG8d*、*ClATG8f* 的 mRNA 表达水平为对照组的 2.64~5.24 倍(图 3)。结果表明 CCDaV 侵染尤力克柠檬激活了自噬相关基因的表达。

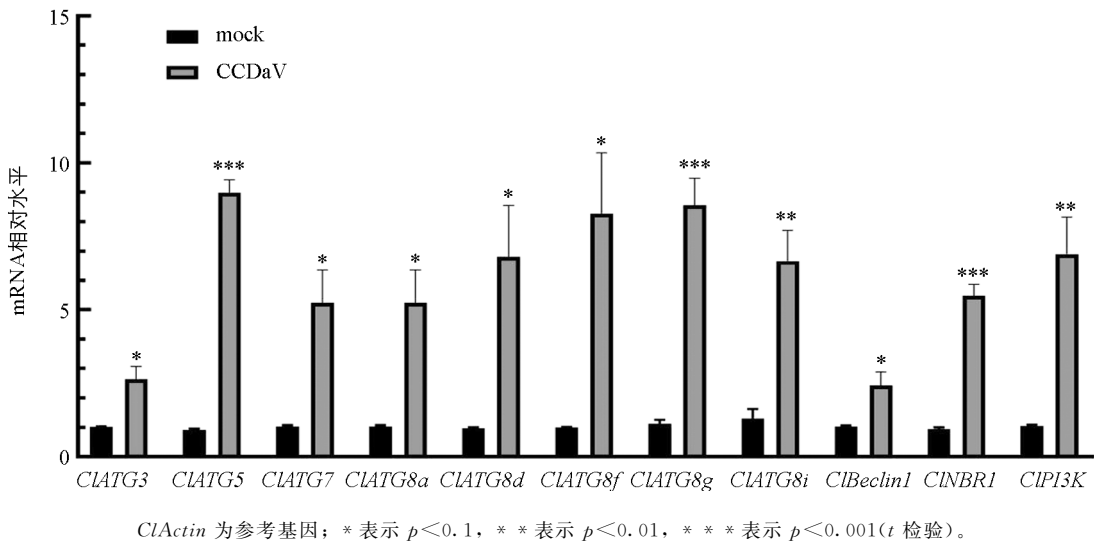


图 3 感染 CCDaV 后尤力克柠檬叶片中自噬相关基因相对表达量分析

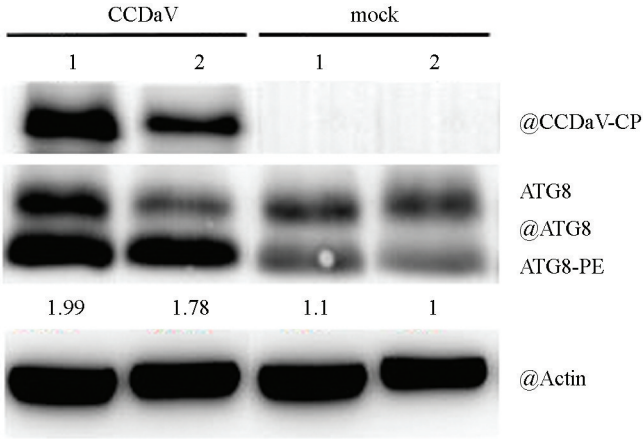
2.3 CCDaV 侵染诱导自噬体标志蛋白 ATG8-PE 表达

尤力克柠檬接种 CCDaV 15 d 后, 蛋白印迹检测发现 ATG8 和 ATG8-PE 的积累量均显著增加(图 4)。与对照组相比, 感病叶片细胞内 ATG8-PE 的积累增加了 1.99 倍。结果进一步表明 CCDaV 侵染激活了尤力克柠檬中的细胞自噬反应。

2.4 CCDaV 编码蛋白诱导细胞自噬能力鉴定

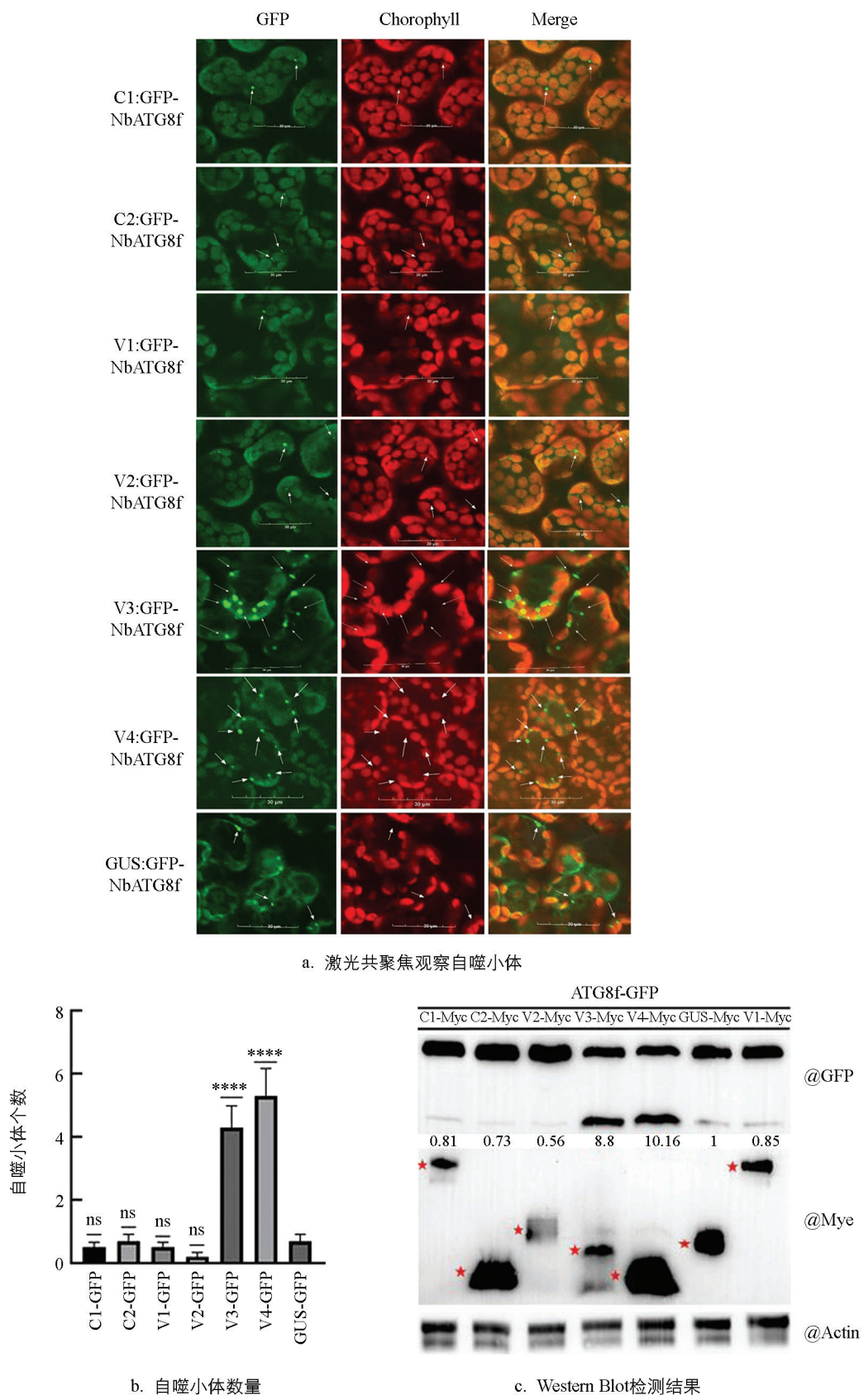
通过 PCR 扩增分别得到 CCDaV 编码的 6 个 ORFs 全长序列: *C1* (810 bp)、*C2* (243 bp)、*V1* (765 bp)、*V2* (420 bp)、*V3* (300 bp) 和 *V4* (251 bp)。

将 CCDaV 编码的各个蛋白分别与 GFP-NbATG8f 共表于本生烟 48 h 后, 通过共聚焦观察发现, *V3* 和 *V4* 蛋白, 分别与 GFP-NbATG8f 共表达时, 自噬小体数量迅速增加。CCDaV 编码的其他蛋白分别与 GFP-NbATG8f 共表达时, 本生烟中的自噬小体数量与对照 (pART27-Myc-GUS) 相似(图 5a、5b)。蛋白印迹分析的结果进一步显示, 与对照组相比, *V3* 和 *V4* 分别与 GFP-NbATG8f 共表达时, 游离 GFP 的积累量分别增加了 8.80 倍和 10.16 倍(图 5c)。上述结果表明, *V3*、*V4* 蛋白可能是 CCDaV 诱导自噬的重要因子。



mock: 无病毒尤力克柠檬; CCDaV: 感染 CCDaV 尤力克柠檬; 1, 2: 表示样本重复; 数字代表灰度值; Actin 作为内参。

图 4 蛋白印迹分析 ATG8 和 ATG8-PE 的含量



a: 白色箭头指示为自噬小体; b: 分别统计 10 个细胞自噬小体数量, ns 表示没有差异, \* \* \* \* 表示  $p < 0.0001$  ( $t$  检验); c: Actin 作为内参。

图 5 CCDaV 编码蛋白诱导细胞自噬能力鉴定

## 3 讨论与结论

### 3.1 讨论

自噬是一种真核生物中的重要保护过程,当植物受到特定信号刺激,如营养匮乏、温度胁迫、渗透胁迫或病原体侵染时,自噬会被大量诱导以清除受损细胞器或异常蛋白<sup>[17-18]</sup>。前期研究显示,柑橘黄化脉明病毒(Citrus yellow vein clearing virus, CYVCV)编码的病毒蛋白 TGB2、TGB3 和 CP 分别与 GFP-ATG8f 共表于本生烟 48 h 后自噬相关基因表达显著上调<sup>[19]</sup>。本研究发现,与对照相比,CCDaV 侵染尤力克柠檬 15 d 后,在叶肉细胞中出现了明显的双层膜囊泡结构,液泡中也出现了类似自噬小体的结构。此时, *ClATG3*、*ClATG5*、*ClATG7*、*ClATG8a*、*ClATG8d*、*ClATG8f*、*ClATG8g*、*ClATG8i*、*ClBec-1lin1*、*ClPI3K* 和 *ClNBR1* 等自噬相关基因的表达量显著上调。由此证明 CCDaV 可诱导植株发生细胞自噬反应。

自噬在植物响应病原菌侵染中发挥了重要作用。例如,自噬相关蛋白 ATG2 负调控拟南芥对白粉病的抗性和白粉菌诱导的细胞死亡<sup>[20]</sup>。灰霉菌(*Botrytis cinerea*)诱导拟南芥自噬基因 *ATG18a* 的表达和自噬体的形成<sup>[21]</sup>。柑橘黄龙病菌(*Candidatus liberibacter asiaticus*)分泌蛋白 SDE3 抑制寄主自噬促进黄龙病菌侵染<sup>[22]</sup>。此外,自噬在植物抵御病毒侵染中也发挥了重要的作用。Jiang 等<sup>[23]</sup>研究发现水稻条纹病毒(Rice stripe virus, RSV)的 P3 蛋白可以与本生烟中的 NbPI3P 相互作用,从而抑制 P3 作为沉默抑制子的活性,并诱导 P3 被自噬降解,进而提高植株对 RSV 的抗性。此外,烟草钙调蛋白样蛋白 rgs-Ca 可通过与烟草蚀纹病毒(Tobacco etch virus, TEV)编码的 HC-Pro,以及黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic virus, CMV)和番茄不孕病毒(Tomato aspermy virus, TAV)编码的 2b 蛋白结合,从而诱导自噬,限制病毒侵染。为成功侵染植物,病毒也进化出多种手段来抑制植物的自噬反应<sup>[24]</sup>。Yang 等<sup>[25]</sup>发现,大麦条纹花叶病毒(Barley stripe mosaic virus, BSMV)的  $\gamma$ b 蛋白可以通过阻止 ATG7 与 ATG8 的互作,从而抑制自噬体的形成。此外,CLCuMuV、TLCYNV、中国番茄黄化曲叶病毒(Tomato yellow leaf curl China virus, TYLCCNV)等双生病毒编码的  $\beta$ C1、C4、C1 蛋白也可诱导自噬反应<sup>[26-28]</sup>。虽然前期研究显示, TYLCV 的 V3 蛋白参与了病毒的移动,并具有沉默抑制子的功能<sup>[29-30]</sup>,但关于双生病毒 V3 和 V4 蛋白功能的研究较少,也尚无其参与细胞自噬反应的报道。本研究发现,CCDaV 编码的 V3 和 V4 蛋白能够诱导细胞自噬的发生,但 V3 和 V4 蛋白如何与寄主蛋白互作,从而调控寄主的抗/感病反应的机理还不清楚,今后将进一步开展相关研究。

### 3.2 结论

本研究首次证实 CCDaV 侵染的尤力克柠檬能诱导产生细胞自噬反应,其编码的 V3、V4 蛋白可能是引起细胞自噬的关键因子。本研究结果为今后深入研究 CCDaV 与寄主的互作机制提供了重要参考。

致谢:感谢西南大学孙现超研究员提供的 pART27 载体。

### 参考文献:

- [1] DE DUVE C, WATTIAUX R. Functions of Lysosomes [J]. Annual Review of Physiology, 1966, 28(1): 435-492.
- [2] TSUKADA M, OHSUMI Y. Isolation and Characterization of Autophagy-Defective Mutants of *Saccharomyces Cerevisiae* [J]. FEBS Letters, 1993, 333(1-2): 169-174.

- [3] HEYDRICK S J, LARDEUX B R, MORTIMORE G E. Uptake and Degradation of Cytoplasmic RNA by Hepatic Lysosomes. Quantitative Relationship to RNA Turnover [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1991, 266(14): 8790-8796.
- [4] LIU Y L, SCHIFF M, CZYMEK K, et al. Autophagy Regulates Programmed Cell Death during the Plant Innate Immune Response [J]. *Cell*, 2005, 121(4): 567-577.
- [5] LI F F, ZHANG C W, LI Y Z, et al. Beclin1 Restricts RNA Virus Infection in Plants through Suppression and Degradation of the Viral Polymerase [J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 1268.
- [6] NIU E B, LIU H, ZHOU H S, et al. Autophagy Inhibits Intercellular Transport of Citrus Leaf Blotch Virus by Targeting Viral Movement Protein [J]. *Viruses*, 2021, 13(11): 2189.
- [7] LAMB C A, YOSHIMORI T, TOOZE S A. The Autophagosome: Origins Unknown, Biogenesis Complex [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2013, 14(12): 759-774.
- [8] NIU E B, YE C Z, ZHAO W Y, et al. Coat Protein of Chinese Wheat Mosaic Virus Upregulates and Interacts with Cytosolic Glyceraldehyde-3-Phosphate Dehydrogenase, a Negative Regulator of Plant Autophagy, to Promote Virus Infection [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(8): 1631-1645.
- [9] CAO B W, GE L H, ZHANG M Z, et al. Geminiviral C2 Proteins Inhibit Active Autophagy to Facilitate Virus Infection by Impairing the Interaction of ATG7 and ATG8 [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(5): 1328-1343.
- [10] TONG X, ZHAO J J, FENG Y L, et al. A Selective Autophagy Receptor VISP1 Induces Symptom Recovery by Targeting Viral Silencing Suppressors [J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 3852.
- [11] GARNSEY S M. Citrus Chlorotic dwarf, a New Whitefly-Transmitted Disease in the Eastern Mediterranean Region of Turkey [J]. *International Organization of Citrus Virologists Conference Proceedings (1957-2010)*, 1996, 13(13): 220-225.
- [12] GUO J, LAI X P, LI J X, et al. First Report on Citrus Chlorotic dwarf Associated Virus on Lemon in Dehong Prefecture, Yunnan, China [J]. *Plant Disease*, 2015, 99(9): 1287.
- [13] YANG Z, ZHANG L, ZHAO J F, et al. First Report of Citrus Chlorotic dwarf-Associated Virus on Pomelo in Nakhon, Thailand [J]. *Plant Disease*, 2020, 104(4): 1262.
- [14] ZRACHYA A, GLICK E, LEVY Y, et al. Suppressor of RNA Silencing Encoded by Tomato Yellow Leaf Curl Virus-Israel [J]. *Virology*, 2007, 358(1): 159-165.
- [15] QIN Y Y, ZHAO J F, WANG J J, et al. Regulation of Nicotiana benthamiana Cell Death Induced by Citrus Chlorotic Dwarf-Associated Virus-RepA Protein by WRKY 1 [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1164416.
- [16] YE X, DING D D, CHEN Y, et al. Identification of RNA Silencing Suppressor Encoded by Citrus Chlorotic dwarf-Associated Virus [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1328289.
- [17] KUSHWAHA N K, HAFRÉN A, HOFIUS D. Autophagy-Virus Interplay in Plants: From Antiviral Recognition to Proviral Manipulation [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2019, 20(9): 1211-1216.
- [18] HUANG X Q, CHEN S P, YANG X R, et al. Friend or Enemy: A Dual Role of Autophagy in Plant Virus Infection [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 736.
- [19] 高海馨. 柑橘黄脉病毒诱导细胞自噬机制的初步研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2023.
- [20] WANG Y P, 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*, 2011, 68(1): 74-87.
- [21] LAI Z B, WANG F, ZHENG Z Y, et al. A Critical Role of Autophagy in Plant Resistance to Necrotrophic Fungal



- Pathogens [J]. Plant Journal, 2011, 66(6): 953-968.
- [22] SHI J X, GONG Y N, SHI H W, et al. ‘Candidatus Liberibacter Asiaticus’ Secretory Protein SDE3 Inhibits Host Autophagy to Promote Huanglongbing Disease in Citrus [J]. Autophagy, 2023, 19(9): 2558-2574.
- [23] JIANG L L, LU Y W, ZHENG X Y, et al. The Plant Protein NbP3IP Directs Degradation of Rice Stripe Virus P3 Silencing Suppressor Protein to Limit Virus Infection through Interaction with the Autophagy-Related Protein NbATG8 [J]. New Phytologist, 2021, 229(2): 1036-1051.
- [24] NAKAHARA K S, MASUTA C, YAMADA S, et al. Tobacco Calmodulin-Like Protein Provides Secondary Defense by Binding to and Directing Degradation of Virus RNA Silencing Suppressors [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(25): 10113-10118.
- [25] YANG M, ZHANG Y L, XIE X L, et al. Barley Stripe Mosaic Virus  $\Gamma$ b Protein Subverts Autophagy to Promote Viral Infection by Disrupting the ATG7-ATG8 Interaction [J]. The Plant Cell, 2018, 30(7): 1582-1595.
- [26] ZHOU T T, ZHANG M Z, GONG P, et al. Selective Autophagic Receptor NbNBR1 Prevents NbRFP1-Mediated UPS-Dependent Degradation of  $\beta$ C1 to Promote Geminivirus Infection [J]. PLoS Pathogens, 2021, 17(9): e1009956.
- [27] YANG M, ISMAYIL A, GAO T, et al. Cotton Leaf Curl Multan Virus C4 Protein Suppresses Autophagy to Facilitate Viral Infection [J]. Plant Physiology, 2023, 193(1): 708-720.
- [28] LI F F, ZHANG M Z, ZHANG C W, et al. Nuclear Autophagy Degrades a Geminivirus Nuclear Protein to Restrict Viral Infection in Solanaceous Plants [J]. New Phytologist, 2020, 225(4): 1746-1761.
- [29] GONG P, TAN H, ZHAO S W, et al. Geminiviruses Encode Additional Small Proteins with Specific Subcellular Localizations and Virulence Function [J]. Nature Communications, 2021, 12(1): 4278.
- [30] GONG P, ZHAO S W, LIU H, et al. Tomato Yellow Leaf Curl Virus V3 Protein Traffics along Microfilaments to Plasmodesmata to Promote Virus Cell-to-Cell Movement [J]. Science China Life Sciences, 2022, 65(5): 1046-1049.

责任编辑 王新娟