

郭思思,任春梅,李 硕,等. 玉米黄花叶病毒运动蛋白的特征分析及其在昆虫细胞内的亚细胞定位[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(1): 35-40.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.01.005

# 玉米黄花叶病毒运动蛋白的特征分析及其在昆虫细胞内的亚细胞定位

郭思思<sup>1,2</sup>, 任春梅<sup>1</sup>, 李 硕<sup>1</sup>, 李英华<sup>1</sup>, 王海涛<sup>1</sup>, 程兆榜<sup>1</sup>

(1.江苏省农业科学院植物保护研究所/江苏省食品质量安全重点实验室,江苏 南京 210014; 2.福建农林大学植物保护学院,福建 福州 350002)

**摘要:** 玉米黄花叶病毒(Maize yellow mosaic virus, MaYMV)是一种具有潜在流行风险的植物病毒,然而目前关于其蛋白质的特征及亚细胞定位情况研究较少。本研究选用2022年采自江苏省的MaYMV作为研究对象,对其运动蛋白(Movement protein, MP)进行分析,结果发现MP为相对分子量21 230的亲水性蛋白质,该蛋白质不含核定位信号、信号肽和跨膜区,二级结构主要呈无规则卷曲形式,且具有Luteo\_Vpg功能域。利用Bacmids-MaYMV-MP-His重组穿梭质粒表达系统发现,MP定位于细胞质,进一步通过蛋白质印迹(Western-blot)法验证了MP的表达。该研究探明了MaYMV MP的特征及其亚细胞定位,有望为后续进一步分析MaYMV MP功能及其与介体蚜虫之间的相互作用奠定基础。

**关键词:** 玉米黄花叶病毒; 运动蛋白; 亚细胞定位

**中图分类号:** S435.13

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-4440(2025)01-0035-06

## Characterization of maize yellow mosaic virus movement protein and its subcellular localization in insect cells

GUO Sisi<sup>1,2</sup>, REN Chunmei<sup>1</sup>, LI Shuo<sup>1</sup>, JI Yinghua<sup>1</sup>, WANG Haitao<sup>1</sup>, CHENG Zhaobang<sup>1</sup>

(1. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Food Quality and Safety of Jiangsu Province, Nanjing 210014, China; 2. College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** Maize yellow mosaic virus (MaYMV) is a plant virus with potential epidemic risks. However, there are few studies on its protein characteristics and subcellular localization. In this study, MaYMV collected from Jiangsu province in 2022 was selected as the research object, and its movement protein (MP) was analyzed. The results showed that MP was a hydrophilic protein with a relative molecular weight of 21 230. The protein did not contain a nuclear localization signal, a signal peptide, or a transmembrane region. Moreover, the secondary structure was mainly in the form of random coils and had a Luteo\_Vpg functional domain. Using the Bacmids-MaYMV-MP-His recombinant shuttle plasmid expression system, it was found that MP was localized in the cytoplasm. The expression of MP was further verified by Western-blot. This study demonstrated the characteristics and subcellular localization of MaYMV MP. The results of this study can lay a foundation

for further analysis of the function of MaYMV MP and its interaction with vector aphids.

**Key words:** maize yellow mosaic virus; movement protein; subcellular localization

收稿日期: 2024-07-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(32001871)

作者简介: 郭思思(1999-), 女, 福建泉州人, 硕士研究生, 研究方向为植物病理学。(E-mail) 547576177@qq.com

通讯作者: 程兆榜, (E-mail) onlyone8501@126.com; 王海涛, (E-mail) wanghtchn1@163.com

玉米作为世界上主要的农作物之一,其产量的

稳定性与品质的优化对于确保全球粮食安全和可持续供应至关重要。然而,玉米在生长发育过程中经常面临多种病害侵染的风险,其中玉米病毒病尤为突出<sup>[1]</sup>。玉米黄花叶病毒(Maize yellow mosaic virus, MaYMV)是一种对玉米等多种禾本科植物构成严重威胁的植物病毒<sup>[2-3]</sup>,该病毒主要通过玉米缢管蚜和禾谷缢管蚜作为传播媒介在植株间扩散<sup>[4]</sup>。MaYMV 最初在中国云南地区被发现和报道<sup>[5]</sup>,随后扩展至中国福建、河南、江苏等省份<sup>[2,6]</sup>。被 MaYMV 侵染后会引发玉米出现花叶、黄化等症状,对其产量和品质造成严重影响,因此研究 MaYMV 的特性对于了解其侵染及致病性具有重要意义。

MaYMV 是马铃薯卷叶病毒属的成员之一,其基因组为 1 条长达 5 642 个核苷酸的正义单链 RNA。其序列含有 7 个开放阅读框(Open reading frame, ORF),在这些开放阅读框中各自承载着特定的遗传信息。值得注意的是 ORF4 扮演着关键角色,负责编码运动蛋白(Movement protein, MP)<sup>[7]</sup>。在植物病毒侵染期间,MP 承担着极其重要的责任。Liao 等<sup>[8]</sup>发现番茄花叶病毒(Tomato mosaic virus, ToMV)的 MP 是导致番茄植株坏死的关键致病因子,该蛋白质不仅能够显著增加病毒的积累量,还能诱导番茄植株出现坏死症状。Kumari 等<sup>[9]</sup>通过 RNAi 技术抑制了马铃薯卷叶病毒(Potato leafroll virus, PLRV)MP 的表达,有效阻止了病毒在马铃薯植株中的系统性侵染。然而目前关于 MaYMV MP 在病毒侵染过程中的功能仍不清楚,因此研究 MaYMV MP 的特性和在昆虫细胞内的亚细胞定位具有重要的理论价值。

目前关于 MaYMV 编码相关蛋白质亚细胞定位的研究仍然较少,有研究结果表明其外壳蛋白(CP)定位于细胞质和细胞核中<sup>[10]</sup>,而关于其运动蛋白的亚细胞定位仍未见相关报道。本研究采用 2022 年在江苏地区采摘的玉米叶片上的 MaYMV 作为研究对象,设计相关引物,克隆其 MP 基因。利用生物信息学软件对其核苷酸序列及编码的氨基酸序列进行分析,并利用杆状病毒表达系统和蛋白质印迹(Western blot)法对 MP 基因在草地贪夜蛾细胞(Sf9)中的表达和编码的蛋白质亚细胞定位进行了研究。为后续深入研究 MaYMV 与寄主植物或介体昆虫互作提供重要的理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

本研究所用的病毒样品采自 2022 年在江苏地区发病的玉米叶片,样品采集后于-80 ℃冰箱保存;草地贪夜蛾细胞(Sf9)由本课题组保存。将 Sf9 置于 28 ℃培养箱,使用 Sf-900™ II SFM(10902088)培养基进行避光培养。

### 1.2 蛋白质的特征分析

利用在线网站 NovoPro(<https://www.novopro.cn>)、Cell-PLoc 2.0(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/>)和 SMART(<https://smart.embl.de>)对 MaYMV MP 氨基酸序列特征进行分析。

### 1.3 pFastBac1-MaYMV-MP-His 载体的构建

取存放于-80 ℃冰箱中的病毒样品,经液氮冷冻后,用研磨机将样品研成粉末。采用 TRIzol 试剂(ABclonal 生物科技有限公司产品, RK30129)提取样品总 RNA。以玉米病毒样品 RNA 为模板,利用反转录试剂(HiScript II 1st Strand cDNA Synthesis Kit, R211-01)进行 cDNA 合成,设计特异性引物(*Xba* I-F: tctagaagatctATGGACGCAGAGCTAGGAAC; *Kpn* I-R: ggtaccTTAATGGTGATGGTGATGCTACCTATTTTCGG-GTTTTGAACA)(小写字母为酶切位点,斜体为 His-tag 序列),将获得的 cDNA 为模板进行 PCR 扩增。具体反应体系如下:2×PrimeSTAR Max Premix(2X) 10 μL、上下游引物各 1 μL、cDNA 2 μL、灭菌水 6 μL。反应程序包括以下步骤:98 ℃预变性 2 min; 98 ℃变性 10 s, 55 ℃退火 15 s, 72 ℃延伸 30 s, 共进行 30 次循环, 72 ℃延伸 5 min, 并将样品保存于 16 ℃条件下。PCR 产物置于 1%琼脂糖凝胶中进行电泳分析并切取目标条带,用胶回收试剂盒(北京擎科生物科技股份有限公司产品, TSP601-50)对切下的目标条带进行回收。所得到的片段连接至平末端克隆载体 TA/Blunt-Zero Cloning Kit(C601-01)。通过热激法,将连接产物转入大肠杆菌(DH5α)感受态细胞中,随后使用无菌三角玻璃棒将样品涂布在含有抗生素的 LB 琼脂平板(100 μg/mL 氨苄青霉素)上。在过夜培养后,从培养基中挑出单一菌落,将所挑取的菌落接种至含有氨苄青霉素的 LB 液体培养基中,将此培养基置于温度为 37 ℃、转速为 200 r/min 的摇床中振荡培养 2 h。经菌液 PCR 检测与测序检验确认后,筛选出含有正确插入片段的菌

液,接着从这些菌液中提取质粒,并进行酶切处理与回收。将目的片段与经过酶切的 pFastBac1 载体进行连接后,转入 Trelief™5 $\alpha$  感受态细胞。使用无菌三角玻璃棒将样品均匀涂布于含有抗生素的 LB 琼脂平板(100  $\mu$ g/mL 氨苄青霉素)上,随后从平板上挑选单一菌落,进行摇菌培养。培养后,取适量菌液进行 PCR 检测,确认含有目标序列且无误后,利用质粒提取试剂盒(北京擎科生物科技股份有限公司产品, TSP501-200)提取质粒。质粒样本经过 *Xba* I 和 *Kpn* I 双酶切处理后,将酶切正确的质粒提交通用生物(安徽)股份有限公司进行测序确认,将测序结果正确的样品放存于-20  $^{\circ}$ C 冰箱中备用。

#### 1.4 重组穿梭质粒的制备

重组穿梭质粒制备参考王海涛等<sup>[10]</sup>的方法,具体步骤如下:在确认质粒测序结果准确无误后,将质粒转化至 DH10Bac 感受态细胞中。使用无菌三角玻璃棒将样品涂布于含有多种抗生素组合的 LB 固体培养基上。随后,将此培养基放入 37  $^{\circ}$ C 培养箱中,避光条件下培养 24 h,从培养基中挑选出呈现白色的菌落样本,随后将这些样本接种至另一同样含有上述多种抗生素组合的培养基上进一步筛选,隔天挑取白色单菌落,将其接种至含有特定抗生素组合(50  $\mu$ g/mL 卡那霉素、50  $\mu$ g/mL 四环素和 7  $\mu$ g/mL 庆大霉素)的 LB 液体培养基中,将此培养基置于设定温度为 37  $^{\circ}$ C、转速为 200 r/min 的摇床上,持续培养 10 h 后,利用质粒提取试剂盒提取质粒。

#### 1.5 MaYMV MP 的亚细胞定位观察

当细胞覆盖面积为 70%~90% 时,根据 Lipofectamine™ 3000 (赛默飞世尔科技公司产品, L3000008)的使用说明书,将上述质粒转染至草地贪夜蛾细胞(Sf9)中。经过 3 d 转染后,用 1 $\times$ PBS 对细胞进行润洗 3 次,随后采用含 2% 的多聚甲醛溶液对细胞进行 30 min 固定处理,完成后再次利用 1 $\times$ PBS 对细胞润洗 3 次,接下来对细胞进行 0.1% Triton X-100 渗透处理 15 min,处理结束后,再次使用 1 $\times$ PBS 润洗 3 次后,在避光条件下使用 His-FITC (Abcam, ab3554) 抗体标记细胞 1 h,并用 1 $\times$ PBS 润洗 3 次,最后将处理好的细胞置于激光共聚焦显微镜 LSM 880 下观察。

#### 1.6 MaYMV MP 的 Western blot 分析

取转染 3 d 后的草地贪夜蛾细胞,以 2 000 r/min 的转速离心 2 min,弃上清液,然后加入 100  $\mu$ L RIPA

裂解液(碧云天生物技术有限公司产品, P0013B),将样品充分混匀后,放置于冰上静置 5 min。然后在 4  $^{\circ}$ C 条件下,以 12 000 r/min 的转速离心 10 min 后,收集上清液,向上清液中添加适量 SDS-PAGE 蛋白质上样缓冲液( $\times 5$ ),通过涡旋振荡实现充分混匀,将混合物置于 99  $^{\circ}$ C 条件下反应 10 min,随即迅速转移至冰上静置冷却 2 min,12 000 r/min 离心 2 min,最后从处理后的样品中取出 10  $\mu$ L 在预先制备的 10% SDS-PAGE 胶上进行电泳分离,电泳条件为 80 V 持续 25 min,再增加至 120 V 持续 1 h。

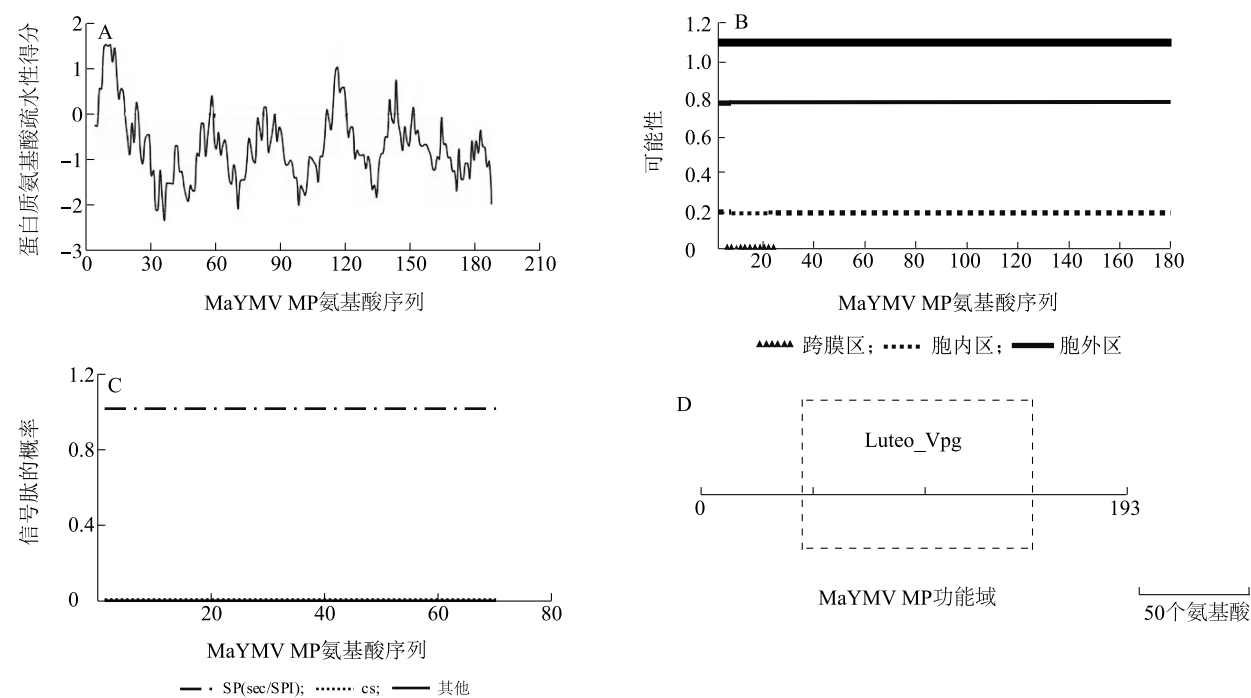
## 2 结果与分析

#### 2.1 MaYMV MP 氨基酸序列分析

MaYMV MP 编码的蛋白质由 193 个氨基酸组成,相对分子量为 21 230。利用 NovoPro (<https://www.novopro.cn>) 分析发现, MaYMV MP 为亲水性蛋白(图 1A)。对其核定位信号进行分析,未发现核定位序列,在信号肽和跨膜区的分析中也未检测到信号肽和跨膜区的存在(图 1B、图 1C)。对其蛋白质二级结构预测发现, $\alpha$  螺旋占 23.96%,无规则卷曲占 72.92%,延伸链占 3.12%。通过 Cell-PLoc 2.0 (<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/>) 对其进行亚细胞定位预测,结果发现 MaYMV MP 主要定位于细胞膜与细胞质中。使用 SMART (<https://smart.embl.de>) 对 MaYMV MP 功能域进行分析发现,在第 45 到 149 个氨基酸之间存在 1 个 Luteo\_viral genome-linked protein(Luteo\_Vpg) 功能域(图 1D)。

#### 2.2 MaYMV MP 核苷酸序列及编码的蛋白质氨基酸序列同源性分析

使用 MegAlign 软件对江苏 MaYMV MP 基因进行核苷酸序列同源性分析,结果显示江苏 MaYMV MP 基因与北京、福建、广西、贵州、河北、河南、山东、云南和四川等地 MaYMV MP 基因具有很高的相似性,同源性均达到了 99.0% 以上(表 1)。这表明江苏 MaYMV MP 基因与中国其他地区的分离物 MP 基因具有较高的相似度。此外,对中国其他地区的 MaYMV MP 基因编码的 MP 氨基酸序列进行分析发现,江苏 MaYMV MP 的氨基酸序列与河南分离物的没有差异,与山东分离物的差距较大。本研究中的江苏 MaYMV 与河南 MaYMV 的同源性最高,核苷酸序列和氨基酸序列的同源性均为 100%。



A: MaYMV MP 疏水性分析; B: MaYMV MP 跨膜区分析; C: MaYMV MP 信号肽分析; D: MaYMV MP 功能域分析。

图1 江苏 MaYMV MP 氨基酸序列特征分析

Fig.1 Amino acid sequence characteristics of MaYMV MP in Jiangsu

表 1 江苏 MaYMV MP 核苷酸序列及其编码的蛋白质氨基酸序列与其他地区的同源性分析

Table 1 Homology analysis of MaYMV MP nucleotide sequences and its encoded protein amino acid sequences in Jiangsu with other regions

玉米黄叶病毒地区及基因库登录号	核苷酸序列同源率(%)	氨基酸序列同源率(%)
北京 (KY378940)	99.8	99.5
福建 (MK652150)	99.3	97.9
广西 (MZ330692)	99.5	99.0
贵州 (KU291107)	99.5	99.0
河北 (MF175361)	99.5	99.0
河南 (OK331995)	100.0	100.0
山东 (MF385583)	99.0	97.4
四川 (MK652148)	99.5	98.4
云南 (KU291106)	99.8	99.5

2.3 Bacmids-MaYMV-MP-His 重组穿梭质粒构建

对所采集的玉米病毒样品提取 RNA 并利用 MP 特异性引物进行 PCR 扩增,结果发现 1 条约 600 bp 的特异性条带,与预期条带大小吻合。切胶回收后将目的片段克隆至 TA/Blunt-Zero Cloning 载体,测序验证后将目的片段连接至 pFastBac1 载体,通过

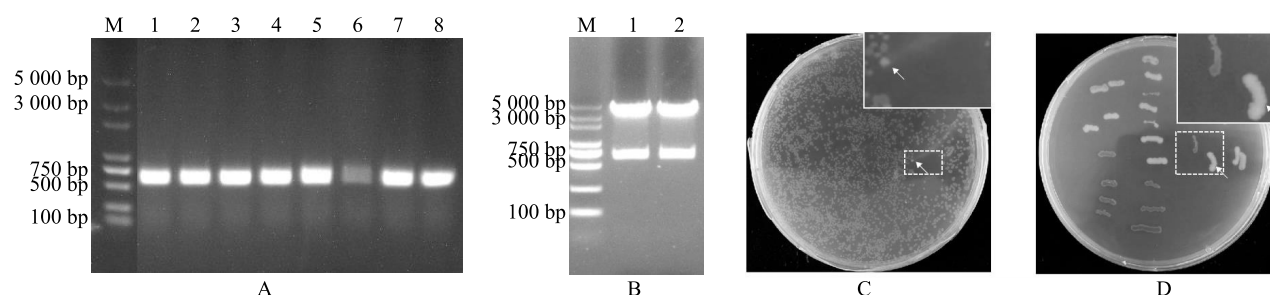
菌液检测确认为阳性克隆(图 2A),并对其中 2 个样本进行质粒酶切验证(图 2B)。该结果表明 pFast-Bac1-MaYMV-MP-His 载体构建成功。

将测序正确的质粒通过热激法转入 DH10Bac 感受态细胞后,涂布于含有多种抗生素的 LB 琼脂平板上倒置培养 48 h,平板上出现明显的蓝色和白色菌落(图 2C)。挑选白色菌落并转移至含有多种抗生素的平板上进行第二次筛选(图 2D)。最后,将白色菌落接种到含有多种抗生素组合的 LB 液体培养基内,在恒温 37 ℃、转速 200 r/min 条件下,持续振荡培养 16 h 后提取获得 Bacmids-MaYMV-MP-His 重组穿梭质粒。

2.4 MaYMV MP 的亚细胞定位及蛋白质检测

利用脂质体转染法将 Bacmids-MaYMV-MP-His 重组穿梭质粒转染于草地贪夜蛾细胞(Sf9),处理 3 d 后进行免疫荧光标记,利用激光共聚焦显微镜观察发现,与对照相比,转染 Bacmids-MaYMV-MP-His 重组穿梭质粒的 Sf9 内有明显的荧光信号,在细胞质内形成明亮的绿色点状结构,在细胞核中未发现绿色荧光信号,而在空白载体转染后的细胞中没有检测到绿色荧光信号(图 3A、图 3B)。这些结果表明 MaYMV MP 定位于昆虫细胞的细胞质内。





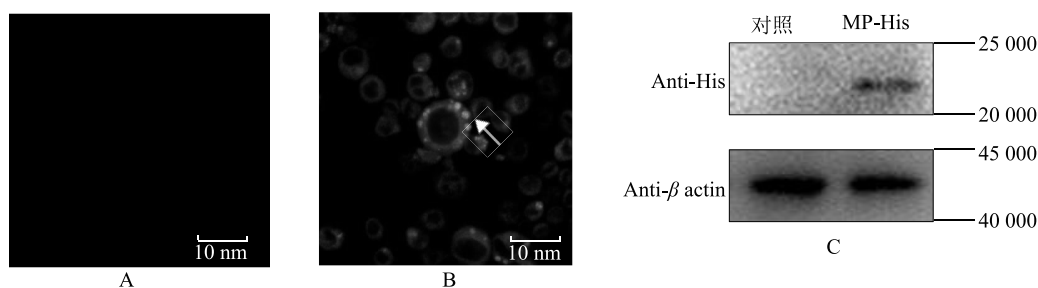
A: 菌液 PCR 检测; B: *MP* 基因克隆载体的双酶切验证; C: 多抗 LB 平板第一次筛选挑取的白色菌落; D: 多抗 LB 平板第二次筛选挑取的白色菌落。M: DNA maker; 1~8 为样品编号。

图2 Bacmids-MaYMV-MP-His 重组穿梭质粒的制备

Fig.2 Preparation of the recombinant plasmid Bacmids-MaYMV-MP-His

为了进一步证明 Bacmids-MaYMV-MP-His 在 Sf9 内的表达,提取转染了 Bacmids-MaYMV-MP-His 重组穿梭质粒的 Sf9 总蛋白质,利用 Western blot 进行检测,结果发现转染了 Bacmids-MaYMV-MP-His 重组穿梭质粒的细胞样品中可以检测到 1 条约

22 000 的目的蛋白,而转染了空载体的细胞样品中未检测到该目的蛋白,但在这 2 种细胞样品中均可以检测到大小为 44 000 的内参蛋白(图 3C),该结果进一步证实 MaYMV-MP-His 可在 Sf9 内成功表达。



A: 对照; B: MaYMV-MP-His 的亚细胞定位; C: Western blot 检测 MaYMV-MP 在 Sf9 内的表达。

图3 MaYMV-MP 在草地贪夜蛾细胞(Sf9)的亚细胞定位及 Western blot 检测

Fig.3 Subcellular localization of MaYMV-MP in *Spodoptera frugiperda* cells (Sf9) and Western blot detection

### 3 讨论

玉米不仅是不可或缺的粮食作物,还是优质饲料和重要的工业原料,在经济和农业产业中扮演重要角色。由于全球气候正经历显著变化,种植结构的大幅度调整,抗病品种的单一选用等造成玉米病毒病日益严重。本研究以江苏地区采集的 MaYMV 为研究对象,对其 ORF4 编码的运动蛋白特性及其在昆虫细胞内的亚细胞定位进行了研究。

本研究发现,江苏 MaYMV MP 与中国其他地区报道的 MaYMV MP 之间具有较高的同源性。李畅等<sup>[11]</sup>研究发现,河北 MaYMV MP 与云南 MaYMV MP 的氨基酸序列同源性达到了 99.00%。同时,河南 MaYMV MP 的外壳蛋白基因(CP)的核苷酸序列与云南的同源性达到了 99.33%。这些结果表明, MaYMV

在中国的多个地区,无论是运动蛋白还是外壳蛋白均表现出高度同源性。

植物病毒的运动蛋白在病毒侵染过程中发挥重要作用。相关研究发现,番茄植株感染了番茄褐皱果病毒(Tomato brown rugose fruit virus, ToBRFV)后,ToBRFV 的 MP 能够成功逃避番茄抗性基因 *TM-2* 介导的抗性机制<sup>[12]</sup>。Navarro 等<sup>[13]</sup>的研究结果表明,当病毒失去 MP 时,其侵染作用将局限于最初的侵染部位,不会出现系统性侵染,这一发现强调了 MP 在植物病毒侵染过程中的重要作用。

明确病毒运动蛋白的亚细胞定位对于理解其在植物病毒侵染过程中的功能至关重要。大麦黄矮病毒(Barley yellow dwarf virus, BYDV) MP 主要定位于细胞核和胞间连丝(PD),进一步研究发现 MP 内远端 N 端区域负责其在 PD 的定位,并能与细胞质中

的小颗粒相互作用,从而诱导烟草叶片的细胞程序性死亡<sup>[14]</sup>。有的植物因子可以调控 MP 的定位,如转录激活因子 KELP 可以有效抑制 ToMVMP 在胞间连丝上的定位<sup>[15]</sup>。黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic virus, CMV)MP 在胞间连丝处与胼胝质有明显的共定位,而突变的 MP/S28A-eGFP 和 MP/S28D-eGFP 在细胞膜上呈点状分布,未显示与胼胝质的共定位,表明 MP 磷酸化位点影响 MP 在胞间连丝的定位<sup>[16]</sup>。本研究发现 MaYMV MP 主要定位于模式昆虫细胞的细胞质中,然而关于其在植物细胞内的定位及与介体蚜虫和寄主植物之间的相互作用仍不清楚,值得深入研究。

有研究结果表明,马铃薯 Y 病毒编码 2 个 RNA 沉默病毒抑制子:Helper component-proteinase (HC-Pro)和 Vpg,其中萝卜花叶病毒(Turnip mosaic virus, TuMV) Vpg 通过与 RNA 沉默关键因子 SGS3 (Suppressor of gene silencing 3) 互作介导其泛素化降解,最终促进病毒侵染<sup>[17]</sup>。本研究发现 MaYMV MP 氨基酸序列第 45 个氨基酸到第 149 个氨基酸之间存在一个 Vpg 功能域,然而该功能域是否能够增强病毒在寄主植物内的侵染有待进一步研究。

## 4 结 论

目前已知世界上发生的玉米病毒病约有 50 种,其中玉米黄花叶病毒在中国是一种具有潜在流行风险的植物病毒,然而目前对其的研究仍处于初级阶段。本研究利用信息生物学方法对 MaYMV 的运动蛋白的核定位信号、信号肽、跨膜区和功能域等特征进行了分析,并利用细胞生物学和分子生物学手段探明了 MaYMV MP 在草地贪夜蛾细胞内的亚细胞定位情况,本研究结果有望为后续深入分析 MaYMV MP 功能及其与介体蚜虫之间的相互作用奠定基础。

### 参考文献:

- [1] 顾天潇,冯陈尉,郭 泉,等. 我国主要玉米病毒病的鉴定及分类研究进展[J]. 江苏农业科学,2023,51(9):1-9.
- [2] SUN S R, CHEN J S, YANG J, et al. First report of maize yellow mosaic virus infecting sugarcane in China [J]. Plant Disease, 2019, 103(9):2482.
- [3] 王海涛,任春梅,董 岩,等. 江苏淮安市高粱上玉米黄花叶病毒的分子检测与鉴定[J]. 作物杂志,2024(1):233-238.
- [4] SHI Y J, HAN X Y, LI Q L, et al. First report of maize yellow mosaic virus causing maize reddening in Henan, China [J]. Plant Disease, 2022, 106(12):3220.
- [5] CHEN S, JIANG G Z, WU J X, et al. Characterization of a novel polerovirus infecting maize in China [J]. Viruses, 2016, 8(5):120.
- [6] 谢莉娜,张玉阳,于连伟,等. 玉米黄花叶病毒在河南省小麦玉米上的分布及其 CP 序列分析[J]. 植物病理学报,2024,54(2):476-480.
- [7] SUN S R, CHEN J S, HE E Q, et al. Genetic variability and molecular evolution of maize yellow mosaic virus populations from different geographic origins [J]. Plant Disease, 2021, 105(4):896-903.
- [8] LIAO Q S, GUO G, LU R, et al. Movement protein mediates systemic necrosis in tomato plants with infection of tomato mosaic virus [J]. Viruses, 2023, 15(1):157.
- [9] KUMARI P, KUMAR J, KUMAR R R, et al. Inhibition of potato leafroll virus multiplication and systemic translocation by siRNA constructs against putative ATPase fold of movement protein [J]. Scientific Reports, 2020, 10(1):22016.
- [10] 王海涛,董 岩,任春梅,等. 玉米黄花叶病毒外壳蛋白的特征分析及亚细胞定位[J]. 江苏农业学报,2023,39(6):1437-1440.
- [11] 李 畅,孙 倩,李源源,等. 玉米黄花叶病毒河北分离物的初步鉴定 [C]. 北京:中国农业科学技术出版社,2017.
- [12] HAK H, SPIEGELMAN Z. The tomato brown rugose fruit virus movement protein overcomes *Tm-2<sup>2</sup>* resistance in tomato while attenuating viral transport [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2021, 34(9):1024-1032.
- [13] NAVARRO J A, SERRA-SORIANO M, CORACHÁN-VALENCIA L, et al. A conserved motif in three viral movement proteins from different genera is required for host factor recruitment and cell-to-cell movement [J]. Scientific Reports, 2020, 10(1):4758.
- [14] JU J, KIM K, LEE K J, et al. Localization of barley yellow dwarf virus movement protein modulating programmed cell death in *Nicotiana benthamiana* [J]. Plant Pathology Journal, 2017, 33(1):53-65.
- [15] SASAKI N, OGATA T, DEGUCHI M, et al. Over-expression of putative transcriptional coactivator KELP interferes with tomato mosaic virus cell-to-cell movement [J]. Molecular Plant Pathology, 2009, 10(2):161-173.
- [16] CANTO T, PALUKAITIS P. Subcellular distribution of mutant movement proteins of cucumber mosaic virus fused to green fluorescent proteins [J]. Journal of General Virology, 2005, 86(4):1223-1228.
- [17] CHENG X F, WANG A M. The potyvirus silencing suppressor protein VPg mediates degradation of SGS3 via ubiquitination and autophagy pathways [J]. Journal of Virology, 2016, 91(1):e01478.

(责任编辑:黄克玲)