

网络出版时间:2025-11-18

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251117.1523.014

小麦细胞自噬研究进展

徐向敏², 崔梦溪³, 鲁琳¹, 崔德周¹, 隋新霞¹, 黄琛¹, 庄亚妹¹, 樊庆琦¹, 李永波¹

(1. 山东省农业科学院作物研究所/小麦育种全国重点实验室/黄淮北部小麦生物学与遗传育种重点实验室/小麦玉米国家工程实验室, 山东济南 250100; 2. 烟台大学生命科学学院, 山东烟台 264005; 3. 青岛农业大学农学院, 山东青岛 266109)

摘要: 自噬是一种进化上保守的溶酶体/液泡降解途径, 可以包裹细胞中不需要的细胞器和受损蛋白质, 并将其运输到液泡中进行降解和回收。自噬在维持细胞稳态、调节植物生长发育以及应对生物和非生物胁迫中发挥关键作用。目前, 关于植物自噬的研究主要集中于模式植物拟南芥, 在重要粮食作物小麦中的研究相对较少。本文从自噬的功能、检测方法、调控机制和应用前景等方面系统阐述小麦自噬的研究进展, 以期优异小麦种质资源的筛选鉴定和品种选育提供理论支持。

关键词: 小麦; 自噬; 胁迫; 功能

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)12-1673-08

Advances in Autophagy of Wheat

XU Xiangmin², CUI Mengxi³, LU Lin¹, CUI Dezhou¹, SUI Xinxia¹,
HUANG Chen¹, Zhuang Yamei¹, FAN Qingqi¹, LI Yongbo¹

(1. Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences/National Key Laboratory of Wheat Improvement/Key Lab of Wheat Biology and Genetic Improvement in North Yellow and Huai River Valley, Ministry of Agriculture/National Engineering Laboratory for Wheat and Maize, Jinan, Shandong 250100, China; 2. School of Life Science, Yantai University, Yantai, Shandong 264005, China; 3. School of agriculture, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China)

Abstract: Autophagy is an evolutionarily conserved lysosome/vacuole degradation pathway, which can wrap unneeded organelles and damaged proteins in cells and transport them to vacuoles for degradation and recycling. Autophagy plays an important role in maintaining plant growth and resisting biotic and abiotic stresses. At present, studies on plant autophagy mainly focus on the model plant *Arabidopsis thaliana*, whereas research in wheat remains relatively limited. In this review, the research progress of autophagy in wheat has been systematically elaborated from the aspects of function, detection method, regulation mechanism and application prospect, so as to provide theoretical support for the screening and identification of eminent wheat germplasm resources and variety breeding.

Keywords: Wheat; Autophagy; Stress; Function

小麦是世界上最大的粮食作物之一, 对保障国家粮食安全具有重要意义。环境胁迫会影响植物的生长发育, 导致作物减产甚至死亡^[1]。植物可以通过降解和回收细胞中的有害成分来适应各种生物或非生物胁迫^[2]。

自噬是真核生物进化上保守的溶酶体/液泡降解途径, 对抵抗生物和非生物胁迫具有重要意义^[3]。在自噬过程中, 细胞内部会形成一个双层膜的结构称作自噬体, 可以包裹一些细胞内损伤的蛋白质和不需要的细胞器, 然后将其转运到液

收稿日期: 2025-04-02 修回日期: 2025-05-06

基金项目: 山东省技术创新引导计划项目(中央引导地方科技发展资金)(YDZX2023018, YDZX2024003); 山东省重点研发计划项目(2025LZGC001, 2023CXPT079-2); 泰山学者工程资助项目(tsqn202408302)

第一作者 E-mail: xvxiangmin0521@163.com(徐向敏); xvxiangmin0521@163.com(崔梦溪)

通讯作者 E-mail: lyb920327@sina.com(李永波); fanqingqi@163.com(樊庆琦)

泡中进行降解和回收利用,从而维持细胞生理功能^[4]。动植物细胞自噬主要分为微自噬、巨自噬和分子伴侣介导的自噬^[5-6]。其中,微自噬是指通过溶酶体或液泡膜的直接内陷来包裹和降解底物的过程。分子伴侣介导的自噬是一种通过分子伴侣将未折叠的蛋白质转运至溶酶体降解的过程,且这种形式目前仅存在于哺乳动物细胞中,在植物细胞中尚未发现。在植物细胞中,巨自噬是植物中主要的自噬形式,后文统称为自噬。该过程主要包括囊泡结构的形成、底物分子的募集、囊泡的延伸与闭合、自噬小体的形成、自噬小体与液泡的融合、底物分子的降解等^[7]。到目前为止,在模式植物拟南芥中已经鉴定出 40 多个自噬相关基因(autophagy related genes, ATGs)^[8]。自噬蛋白根据功能的不同可分为 4 个功能复合体: ATG1/ATG13 激酶复合物、PI3K (phosphatidylinositol 3-kinase)复合物、ATG9 复合物和两种泛素化系统(ATG8 和 ATG12 泛素化系统)^[9],参与调节植物细胞的自噬诱导、自噬小体形成、转运和液泡融合^[10-11]。

自噬作为维持植物细胞稳态的关键过程,已成为植物抗逆性生物学领域的研究热点之一。目前关于拟南芥自噬的关键基因及其调控机制报道较多,但在小麦中关于自噬的研究进展相对较少。本文系统综述了小麦自噬的研究进展,以期对小麦优异种质资源的筛选与鉴定、品种选育及其在

农业生产中的潜在应用提供理论依据。

1 自噬在小麦中功能研究

自噬与植物生长发育、胁迫响应及植物免疫等过程密切相关^[4,12-15]。目前在小麦中已鉴定出 77 种 ATGs,可分为 19 个家族,包括 ATG1、ATG2、ATG3、ATG4、ATG5、ATG6、ATG7、ATG8、ATG9、ATG10、ATG11、ATG12、ATG13、ATG14、ATG16、ATG18、ATG19、ATG20、ATG27、ATG101^[16],这些基因参与小麦的生长发育及应对各种生物或非生物胁迫(表 1)。不同 ATGs 表现出不同的表达模式,其中 ATG4、ATG5、ATG6、ATG7、ATG8、ATG12 主要参与小麦的生长发育,并在籽粒、小花发育期间保持高表达;ATG2、ATG4、ATG5、ATG6、ATG8、ATG11、ATG13、ATG14、ATG16 主要应答干旱、淹水、高温、寒冷、盐、饥饿等非生物胁迫;ATG3、ATG4、ATG6、ATG8、ATG10、ATG18 在小麦白粉病和叶锈病侵染过程中高度表达。其中,ATG8 参与了所有的过程,推测 ATG8 可能是小麦遗传改良的一个重要候选基因。

1.1 生长发育功能

小麦籽粒的发育过程直接决定着小麦的产量和品质。自噬通过多种 ATGs 参与籽粒发育调控。大量 ATGs 参与了小麦籽粒种皮的降解过程^[31],其中 ATG4、ATG6、ATG7、ATG8、ATG12

表 1 细胞自噬在小麦中的功能
Table 1 Function of autophagy in wheat

参与过程 Participation process	特定条件 Specific condition	自噬基因 Autophagy genes
生长发育 Growth and development	籽粒 Grain	ATG4、ATG6、ATG7、ATG8、ATG12 ^[17] ↑
	小花 Floret	ATG4、ATG5、ATG8 ^[18] ↑
非生物胁迫 Abiotic stress	干旱 Drought	Atg2、ATG6、ATG8、Atg11、Atg16 ^[19, 20] ↑
	涝害 Water-logging damage	ATG4、ATG6、ATG8a、ATG8c、ATG8h ^[21] ↑
	高温 Heat	Atg11f、Atg5b ^[20, 22] ↑ ATG14a、ATG16p、ATG16q、ATG8m、ATG16ab ^[20, 22] ↓
	寒冷 Coldness	ATG8、ATG16p、ATG16s、ATG6k、ATG11f、ATG16ab ^[20, 22] ↑ ATG14a、ATG8d、ATG16q、ATG2c ^[20, 22] ↓
生物胁迫 Biotic stress	盐胁迫 Salt stress	ATG2、ATG5、ATG6、ATG8、ATG11、ATG13、ATG14、ATG16 ^[20, 22, 23] ↑
	营养缺乏 Nutritional hunger	ATG4、ATG8 ^[22, 24] ↑
	叶锈病 Leaf rust 白粉病 Powdery mildew	ATG3、ATG6、ATG8 ^[25-26] ↑ ATG4、ATG5、ATG6、ATG7、ATG8、ATG10、ATG18 ^[22, 27-30] ↑

↑:上调;↓:下调。

↑: Up regulation; ↓: Down regulation.

在穗顶部果皮中最高,自上而下逐渐降低。然而,干扰 *ATG8* 会抑制小麦果皮程序性细胞死亡 (programmed cell death, PCD), 进而导致小麦过早成熟、籽粒变小^[17], 影响小麦产量和品质; 此外, 自噬也参与小麦小花的发育。不育小花的子房内出现大量自噬结构, 并伴有 *ATG4*、*ATG5* 和 *ATG8* 基因的表达上调, 推测自噬与小花的育性密切相关^[18]。

1.2 非生物胁迫响应

1.2.1 干旱

干旱胁迫可导致小麦 *ATGs* 表达上调, 促进 *ATG8*-磷脂酰乙醇胺 (*ATG8-PE*) 形成, 并增加自噬结构^[19-20]。施加自噬抑制剂或干扰 *ATG6* 则会加速小麦幼苗的 PCD, 导致早熟^[19]。此外, 抗旱小麦品种细胞自噬应答干旱胁迫的时间较慢, 且持续时间较长, 使幼苗萎蔫缓慢。而干旱敏感小麦品种的自噬应答干旱胁迫迅速, 但持续时间短, 加速幼苗萎蔫^[32]。因此, 不同抗旱小麦品种的自噬能力存在差异, 干旱胁迫下, 抗旱小麦的自噬水平高于不抗旱小麦^[32-33]。这表明, 通过检测细胞自噬水平可筛选一些抗旱性较强的小麦品种。

1.2.2 涝害

涝害是小麦生产中最常见的自然灾害之一, 可导致根系缺氧及活性氧积累, 从而引起氧化损伤^[34]。据估计, 每年约有 15%~20% 的小麦减产与涝害有关^[35]。短期涝害可上调自噬相关基因 (*ATG4*、*ATG6*、*ATG8a*、*ATG8c*、*ATG8h*) 的表达, 增加根细胞自噬结构数量, 从而诱导小麦根系细胞自噬^[21]。研究表明, 耐涝小麦的自噬能力高于涝害敏感的小麦^[21], 说明小麦可能通过增强自噬作用来缓解涝害造成的细胞损伤。

1.2.3 温度

温度是自然条件下作物生长面临的重要环境因子^[36]。在小麦苗期, 冷胁迫下 23 个 *ATGs* 表达上调, 37 个 *ATGs* 表达下调。进一步研究发现, *ATG16p*、*ATG16s*、*ATG6k*、*ATG11f* 和 *ATG16a/b* 在低温胁迫下表达持续上调; 而 *ATG14a*、*ATG8d*、*ATG16q* 和 *ATG2c* 表达却下调^[20, 22]。在高温胁迫下, 36 种 *ATGs* 表达上调, 27 种 *ATGs* 表达下调, 其中, 仅 *ATG11f* 持续表达上调, *ATG5b* 在高温胁迫 6 h 时达峰值, *ATG14a*、*ATG16p*、*ATG16q*、*ATG8m*、*ATG16a/b* 则持续下调^[20, 22]。这些结果表明 *ATGs* 参与高、低温胁迫过程, 不同 *ATGs* 对温度变化的敏感性存在差异。此外, 低温主要

在根部诱导自噬, 通过破坏膜完整性, 引起细胞内活性氧的积累, 显著提高 *ATG8* 的表达, 而在叶片中未观察到类似反应, 说明不同组织细胞自噬对温度胁迫的响应存在差异^[37]。

1.2.4 盐

盐碱化是威胁作物产量和粮食安全的主要非生物胁迫之一。小麦对土壤盐分较为敏感^[38]。盐胁迫下, 小麦幼苗中 *ATG2*、*ATG5*、*ATG6*、*ATG8*、*ATG11*、*ATG13*、*ATG14*、*ATG16* 的表达上调, 并伴随大量酸性小泡形成, 自噬活性增强^[20, 22, 23]。施用自噬抑制剂 3-Methyladenine (3-MA) 或干扰 *ATG2*、*ATG7* 会阻断自噬, 促进 PCD 的发生, 降低小麦耐盐性^[23]。自噬在小麦品种间存在差异, 耐盐小麦品种的自噬能力高于不耐盐小麦品种^[39], 说明自噬在提升小麦盐胁迫耐受性中具有关键作用。

1.2.5 营养缺乏

碳和氮是植物生命活动所必需的基本元素, 直接影响其代谢和生长发育^[40-42]。碳平衡是维持植物持续生长的重要基础^[43], 而氮素平衡关系到有机质积累、生长及产量形成^[44-45]。研究显示, 小麦在短期氮饥饿处理后, 两叶期阶段部分 *ATG8s* 基因表达上调^[22], 而在长期碳氮饥饿条件下, 根系生长显著受到抑制。Zhou 等^[21] 也发现小麦经过 2 d 的氮饥饿处理后, *ATG4s* 和 *ATG8s* 的表达均上调^[24]。这些结果表明, 自噬在小麦营养代谢信号通路中发挥重要作用, 但其在养分匮乏条件下促进养分再利用的分子机制尚待进一步研究。

1.3 生物胁迫响应

1.3.1 小麦条锈病与叶锈病

自噬参与植物免疫应答过程, 可通过调控 PCD 维持免疫稳态^[14, 46-48]。在超敏反应 (hyper-sensitivity reaction, HR) 早期, 自噬迅速被诱导, 并通过包裹、降解细胞内容物加速细胞死亡^[48]。小麦 *TaATG3* 和 *TaATG6* 通过抑制 HR 期间的细胞死亡过程来抑制条锈病的传播^[25]。干扰自噬基因 *TaATG8* 或 *TaATG6* 会导致叶锈菌感染引发的 HR 区域扩大, 说明自噬能够抑制叶锈菌的扩展^[26]。此外, *TaATG8j* 干扰后小麦对条锈病更加敏感, 表现为病原菌数量和坏死面积增加, 这表明 *TaATG8j* 通过调控细胞死亡增强小麦对条锈病的抗性^[49]。

1.3.2 小麦白粉病

研究发现,自噬相关基因 *ATG10* 和 *ATG18* 参与了小麦对白粉病侵染的免疫应答过程^[27-28]。白粉菌侵染可诱导 *TaATG10a* 和 *TaATG10b* 的表达,同时 *ATG18* 家族成员 (*TaATG18a*、*TaATG18b*、*TaATG18c* 和 *TaATG18d*) 的表达也能被诱导上调,但其表达模式在抗、感白粉病反应之间存在明显差异。感染后部分 *TaATG8s* 表达上调,且敏感品种高于抗病品种^[22]。此外, *ATG6* 对携带 *Pm21* 基因的抗病材料发挥正向作用,对白粉病敏感材料表现为负调控^[50]。相反, *TaATG7* 的干扰可增强小麦对白粉病的抗性^[30]。综合来看, *ATGs* 在小麦与病原菌的相互作用中发挥重要免疫调控作用,并受到遗传背景与抗性差异的

影响。

目前,小麦中已鉴定出大量的 *ATGs* 并解析其表达特征,但功能验证仍较有限。研究表明, *ATG2* 和 *ATG7* 可提高小麦苗期耐盐性^[23], *ATG6* 和 *ATG8* 有助于增强抗旱性,且 *ATG8* 还具有促进籽粒果皮降解及增强小麦抗条锈病的能力^[17, 49]。另有报道指出, *ATG6* 和 *ATG7* 在不同抗性小麦材料中对白粉病具有不同免疫作用^[29-30]。因此,系统解析 *ATGs* 的功能及其调控网络将是未来研究的重要方向。

2 小麦细胞自噬的检测方法

研究小麦自噬机制的前提是建立可靠的自噬检测体系。目前小麦中常用的自噬检测方法见表 2。

表 2 小麦细胞自噬的检测方法

Table 2 Detection methods for autophagy in wheat cells

方法 Method	目标 Target	位置 Position	参考文献 Reference
蛋白质印迹 Western blot	ATG8-PE	根、叶、籽粒 Root, leaf, grain	[17, 19]
透射电镜观察 Transmission electron microscope	自噬结构 Autophagy structure	根、叶、小花 Root, leaf, floret	[18-19]
GFP-ATG8	自噬点 Autophagy puncta	叶,原生质体 Leaf, protoplast	[50-51]
免疫组织化学 Immunohistochemistry	自噬结构 Autophagy structure	根、叶、籽粒 Root, leaf, grain	[17, 19]
溶酶体荧光探针 Lysosome fluorescent probe	酸性小泡 Acid vesicle	根、叶 Root, leaf	[29, 39]

2.1 Western blot 检测 ATG8 蛋白

ATG8 在自噬体形成过程中起到关键作用^[52],其与磷脂酰乙醇胺(PE)结合形成 ATG8-PE 复合物,这一复合物位于自噬体膜上,可通过 Western blot 技术检测其含量,以此来评估自噬水平^[53]。进行此类检测时,需要使用一种能够特异性识别 ATG8 蛋白的抗体,这种抗体通常能够在 14 kDa(ATG8 单体)和 12 kDa(ATG8-PE 结合形式)的位置检测到两条带。由于 ATG8-PE 的迁移率较快,因此在电泳中会出现在 12 kDa 的位置。为了进一步确认检测到的条带确实是 ATG8-PE,可加入磷脂酶 D(phospholipase D, PLD)处理样本,促使 ATG8-PE 转化为 ATG8,从而在 Western blot 中观察到相应条带的变化。

2.2 透射电镜观察细胞自噬结构

透射电镜是检测植物细胞自噬的标准方法^[18, 54]。其分辨率可达 0.1~0.2 nm,可用于观察小于 0.2 μm 的动植物细胞的亚显微结构或超

微结构,如线粒体、内质网、高尔基体、溶酶体、叶绿体、液泡等结构^[55]。通过透射电镜可直接观察细胞内除线粒体、叶绿体外的双膜结构,并进行数量统计,以确定自噬水平,具有高精度、可视化优势。

2.3 GFP-ATG8 检测自噬点

通过荧光标记观察 ATG8 蛋白是监测细胞内自噬水平的重要方法^[56-57]。近年来,利用 GFP 标记的 ATG8 蛋白成功检测了小麦根、叶及原生质体中的自噬点现象^[50-51]。在检测小麦根和叶时,还采用了基于 *FOMV* 的 *VOX* 质粒构建 *GFP-TaATG8a* 融合基因表达载体 *pFo-GFP-TaATG8a*。而在检测原生质体时,则使用了基于 35S 启动子的 *GFP-TaATG8h* 载体^[50]。当自噬发生时,这些载体在相应位点显示出亮绿色荧光点,从而直观地反映了自噬活动的状态,荧光小点数量越多,说明自噬能力越强。

2.4 免疫组织化学检测自噬结构

免疫组织化学是基于抗原与抗体特异性结合

的原理,通过化学反应使标记抗体的显色剂(如荧光素、酶、金属离子、同位素)显色,从而对组织细胞内的抗原(多肽和蛋白质)进行定位、定性和定量研究的技术,可在细胞和亚细胞水平上检测各种抗原物质(如蛋白质、多肽、酶等),广泛应用于生物医学研究和临床诊断中^[58-60]。利用免疫组织化学技术检测小麦细胞的自噬需要高度特异性 ATG8 抗体^[61]。ATG8 抗体能够特异性识别并结合小麦细胞中的 ATG8 蛋白,通过显色反应,可以在荧光显微镜下观察到 ATG8 蛋白在细胞内的分布情况及形成的自噬结构,从而判断细胞是否发生了自噬。

2.5 溶酶体荧光探针检测自噬相关酸性小泡

自噬过程中会形成大量的自噬小体或自噬溶酶体等酸性囊泡^[62-63],可利用溶酶体探针检测^[64-65]。溶酶体荧光探针由一个荧光基团和相连的弱碱基组成,可自由穿过细胞膜并标记在溶酶体/液泡上^[66]。在小麦细胞自噬检测过程中,通常采用溶酶体红色荧光探针的方法,根据探针所指示的荧光点个数来确定自噬的水平,目前已在小麦根和叶中应用^[29, 39]。

3 小麦细胞自噬的调节机制

植物通过自噬可以清除和回收有害物质,维持其生长发育及抵御生物(如病原菌)和非生物胁迫(如干旱、洪涝、盐等)。Metaspases (MCAs)是一个半胱氨酸蛋白酶抑制剂样蛋白家族,在植物 PCD 调控中发挥关键作用^[66-68]。盐胁迫下,小麦幼苗根部和叶片中 *TaMCA-Id* 基因表达下降。沉默 *TaMCA-Id* 基因可通过抑制小麦幼苗的自噬活性,促进 PCD,从而降低耐盐性^[69]。

钙依赖蛋白激酶(calcium-dependent protein kinase, CDPKs)是钙信号通路的重要组分,在植物应对生物或非生物胁迫的反应中发挥重要作用^[70]。沉默 *TaCDPK27* 会抑制小麦幼苗自噬,促进 PCD,从而增强小麦幼苗对白粉病的抗性。小麦中的 *TaCDPK27* 和 *TaATG8h* 可以在原生质体中共存,过表达 *TaCDPK27* 可提高自噬活性^[30],这表明, *TaCDPK27* 可以通过调控自噬来负向调节小麦对白粉病的抗性。

褪黑素是一种多效性分子,不仅调节植物的生长发育,还在各种逆境胁迫下提供生理保护^[71]。在真核细胞中, Rab 蛋白也被称为鸟苷三磷酸酶(GTPases),是鸟苷三磷酸结合蛋白家族中最大的

成员,参与囊泡形成、转运和质膜融合等自噬过程^[72]。当小麦受到渗透胁迫时,褪黑素通过上调 Rab 蛋白的表达参与自噬的调节^[73]。在 PEG 模拟渗透胁迫下,褪黑素可能激活小麦幼苗与自噬相关的代谢级联,从而提高对渗透胁迫的耐受性。

细胞内活性氧(reactive oxygen species, ROS)的稳态对应激反应至关重要^[74]。缺氧胁迫能够诱导小麦根系中 ROS 的积累,进而促进自噬,自噬能够清除多余的 ROS,以避免细胞的氧化损伤,从而形成一种负反馈机制^[75],维持细胞稳态。

目前,关于小麦自噬功能及其调节机制的研究尚处于初步阶段,主要依赖 RNA 干扰和自噬抑制剂手段,缺乏稳定的遗传过表达或基因编辑材料。在功能机制方面,仅发现了少数上游信号分子,对于自噬调控网络的全面阐明仍有待深入研究。

4 展望

随着全球气候变化,高温、干旱等诸多环境问题越来越严重,威胁着包括小麦在内的多种作物的生长发育,挖掘与利用自噬相关基因是提升小麦抗性和产量的重要途径。未来可以从以下方面推进:(1)优异种质资源的筛选与鉴定。利用多种自噬检测手段筛选自噬活性差异显著的优异种质,结合表型评价与分子标记辅助育种,提高其在抗逆育种中的应用潜力。(2)作物品种的遗传改良。结合基因编辑、整合转基因和单倍体育种技术对关键自噬基因进行精准调控,培育目标性状纯合、自噬能力增强、性状稳定遗传的品种材料。(3)物理化学方法提升作物环境适应性。适度胁迫可以促进植物的自噬^[76-78],探索适度胁迫或安全自噬调节剂促进自噬的策略,提高作物抗逆性、产量与品质。此外,根据自噬过程,探索能被作物吸收且不污染环境的自噬调节因子也将具有广阔的应用前景。

近十年来,随着研究技术的进步,特别是自噬相关基因的鉴定、分子标记和超微结构观察的应用,植物自噬的研究已取得了许多重要进展,然而,小麦中鉴定出的大量 ATGs 仍缺乏进一步的功能验证和上游调控机制分析。未来,深入发掘优异的自噬功能基因,开发针对性强的自噬调控剂,将是推动小麦高抗性与高产高质的重要方向。

参考文献:

- [1] DARYANTO S, WANG L X, JACINTHE P A. Global synthesis of drought effects on maize and wheat production [J].

- PLoS One*, 2016, 11(5):e0156362.
- [2]SU T, LI X Z, YANG M Y, *et al.* Autophagy: An intracellular degradation pathway regulating plant survival and stress response [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:164.
- [3]CHEN H, DONG J L, WANG T. Autophagy in plant abiotic stress management [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(8):4075.
- [4]YANG X C, BASSHAM D C. New insight into the mechanism and function of autophagy in plant cells [J]. *International Review of Cell and Molecular Biology*, 2015, 320:1.
- [5]FENG Y C, HE D, YAO Z Y, *et al.* The machinery of macroautophagy [J]. *Cell Research*, 2014, 24(1):24.
- [6]HE C C, KLIONSKY D J. Regulation mechanisms and signaling pathways of autophagy [J]. *Annual Review of Genetics*, 2009, 43:67.
- [7]BASSHAM D C. Function and regulation of macroautophagy in plants [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2009, 1793(9):1397.
- [8]CHUNG T. How phosphoinositides shape autophagy in plant cells [J]. *Plant Science*, 2019, 281:146.
- [9]LAMARK T, JOHANSEN T. Mechanisms of selective autophagy [J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2021, 37:143.
- [10]BEHREND S C, SOWA M E, GYGI S P, *et al.* Network organization of the human autophagy system [J]. *Nature*, 2010, 466(7302):68.
- [11]MARSHALL R S, VIERSTRA R D. Autophagy: The master of bulk and selective recycling [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69:173.
- [12]LIU Y M, BASSHAM D C. Autophagy: Pathways for self-eating in plant cells [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63:215.
- [13]WANG P, MUGUME Y, BASSHAM D C. New advances in autophagy in plants: Regulation, selectivity and function [J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2018, 80:113.
- [14]LIU Y L, SCHIFF M, CZYMMEK K, *et al.* Autophagy regulates programmed cell death during the plant innate immune response [J]. *Cell*, 2005, 121(4):567.
- [15]NORIZUKI T, MINAMINO N, UEDA T. Role of autophagy in male reproductive processes in land plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:756.
- [16]YUE W J, ZHANG H B, SUN X M, *et al.* The landscape of autophagy-related (ATG) genes and functional characterization of TaVAMP727 to autophagy in wheat [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(2):891.
- [17]LI Y B, YAN M, CUI D Z, *et al.* Programmed degradation of pericarp cells in wheat grains depends on autophagy [J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12:784545.
- [18]GHIGLIONE H O, GONZALEZ F G, SERRAGO R, *et al.* Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat [J]. *The Plant Journal*, 2008, 55(6):1010.
- [19]LI Y B, CUI D Z, SUI X X, *et al.* Autophagic survival precedes programmed cell death in wheat seedlings exposed to drought stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(22):5777.
- [20]YUE W J, NIE X J, CUI L C, *et al.* Genome-wide sequence and expression analysis of autophagy Gene family in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 229:7.
- [21]ZHOU L L, GAO K Y, CHENG L S, *et al.* Short-term waterlogging-induced autophagy in root cells of wheat can inhibit programmed cell death [J]. *Protoplasma*, 2021, 258(4):891.
- [22]ZHANG J Z, YANG W W, YUE J Y, *et al.* The responses of wheat autophagy and ATG8 family genes to biotic and abiotic stresses [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(2):867.
- [23]YUE J Y, WANG Y J, JIAO J L, *et al.* Silencing of ATG2 and ATG7 promotes programmed cell death in wheat via inhibition of autophagy under salt stress [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 225:112761.
- [24]PEI D, ZHANG W, SUN H, *et al.* Identification of autophagy-related genes ATG4 and ATG8 from wheat (*Triticum aestivum* L.) and profiling of their expression patterns responding to biotic and abiotic stresses [J]. *Plant Cell Reports*, 2014, 33(10):1697.
- [25]刘新颖. 小麦自噬相关基因的克隆及TaATG6与TaATG3基因的功能分析[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2010.
- LIU X Y. Cloning of wheat autophagy related genes and functional analysis of TaATG6 and TaATG3 genes [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2010.
- [26]张路路. TaATG8 在小麦受叶锈菌侵染诱发的过敏性反应中的作用[D]. 保定:河北农业大学, 2013.
- ZHANG L L. The roles of TaATG8 in the process of HR induced by leaf rust infection with wheat [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2013.
- [27]孙鸿, 张微, 卫晓静, 等. 小麦重要自噬相关基因ATG18的鉴定和表达分析[J]. 中国农业科学, 2014, 47(9):1657.
- SUN H, ZHANG W, WEI X J, *et al.* Identification of wheat key autophagy-related factor ATG18 and profiling of their expression under biotic and abiotic stresses [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(9):1657.
- [28]张微, 孙鸿, 邢莉萍, 等. 小麦自噬相关基因ATG10的克隆及白粉菌侵染诱导的ATG10的表达[J]. 作物学报, 2014, 40(8):1392.
- ZHANG W, SUN H, XING L P, *et al.* Cloning of Autophagy-related genes, ATG10s, in wheat and their expression characteristics induced by *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(8):1392.
- [29]YUE J Y, SUN H, ZHANG W, *et al.* Wheat homologs of yeast ATG6 function in autophagy and are implicated in powdery mildew immunity [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15:95.

- [30] YUE J Y, JIAO J L, WANG W W, *et al.* Silencing of the calcium-dependent protein kinase *TaCDPK27* improves wheat resistance to powdery mildew [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1):134.
- [31] DI BERARDINO J, MARMAGNE A, BERGER A, *et al.* Autophagy controls resource allocation and protein storage accumulation in *Arabidopsis* seeds [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(6):1403.
- [32] 李永波, 崔德周, 黄琛, 等. 细胞自噬提高小麦抗旱性研究 [J]. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(3):616.
LI Y B, CUI D Z, HUANG C, *et al.* Study on cell autophagy increasing drought resistance in wheat [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(3):616.
- [33] HICKEY K, WOOD M, SEXTON T, *et al.* Drought tolerance strategies and autophagy in resilient wheat genotypes [J]. *Cells*, 2022, 11(11):1765.
- [34] CHEN L, LIAO B, QI H, *et al.* Autophagy contributes to regulation of the hypoxia response during submergence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Autophagy*, 2015, 11(12):2233.
- [35] HERZOG M, STRIKER G G, COLMER T D, *et al.* Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat—a review of root and shoot physiology [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(5):1068.
- [36] MANASA S L, PANIGRAHY M, PANIGRAHI K C S, *et al.* Overview of cold stress regulation in plants [J]. *The Botanical Review*, 2022, 88(3):359.
- [37] VALITOVA J, RENKOVA A, MUKHITOVA F, *et al.* Membrane sterols and genes of sterol biosynthesis are involved in the response of *Triticum aestivum* seedlings to cold stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 142:452.
- [38] LI Z H, ZHONG F, GUO J R, *et al.* Improving wheat salt tolerance for saline agriculture [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70(48):14989.
- [39] 李永波, 崔德周, 黄琛, 等. 细胞自噬参与脱落酸介导的小麦耐盐作用 [J]. *农业生物技术学报*, 2021, 29(1):1.
LI Y B, CUI D Z, HUANG C, *et al.* Autophagy participates in abscisic acid-mediated salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2021, 29(1):1.
- [40] RAVEN J A, HANDLEY L L, ANDREWS M. Global aspects of C/N interactions determining plant-environment interactions [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(394):11.
- [41] KRAPP A. Plant nitrogen assimilation and its regulation: A complex puzzle with missing pieces [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 25:115.
- [42] AVILA-OSPINA L, MOISON M, YOSHIMOTO K, *et al.* Autophagy, plant senescence, and nutrient recycling [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(14):3799.
- [43] SMITH A M, STITT M. Coordination of carbon supply and plant growth [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9):1126.
- [44] 王月, 滕志远, 张秀丽, 等. 大气 NO₂ 影响植物生长代谢的研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(1):316.
WANG Y, TENG Z Y, ZHANG X L, *et al.* Research progress on the effects of atmospheric nitrogen dioxide on plant growth and metabolism [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(1):316.
- [45] YANG D Q, CAI T, LUO Y L, *et al.* Optimizing plant density and nitrogen application to manipulate tiller growth and increase grain yield and nitrogen-use efficiency in winter wheat [J]. *PeerJ*, 2019, 7:e6484.
- [46] PATEL S, CAPLAN J, DINESH-KUMAR S P. Autophagy in the control of programmed cell death [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(4):391.
- [47] SERTSUVALKUL N, DEMELL A, DINESH-KUMAR S P. The complex roles of autophagy in plant immunity [J]. *FEBS Letters*, 2022, 596(17):2163.
- [48] 刘刚. 自噬在小麦受叶锈菌侵染诱发的过敏性细胞死亡中的作用 [D]. 保定: 河北农业大学, 2015.
LIU G. The role of autophagy on leaf rust infection induced hypersensitive cell death in wheat [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2015.
- [49] MAMUN M A, TANG C L, SUN Y C, *et al.* Wheat gene *TaATG8j* contributes to stripe rust resistance [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(6):1666.
- [50] LI K X, LIU Y N, YU B J, *et al.* Monitoring autophagy in wheat living cells by visualization of fluorescence protein-tagged ATG8 [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2018, 134(3):481.
- [51] 胡蕊洁, 杨向芸, 贾磊, 等. 病毒介导的 GFP-ATG8 在小麦上的表达和在自噬活性监测上的应用 [J]. *作物学报*, 2021, 47(12):2371.
HU R J, YANG X Y, JIA L, *et al.* Virus-mediated expression of GFP-ATG8 for autophagy monitoring in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(12):2371.
- [52] FUJIOKA Y, NODA N N, FUJII K, *et al.* *In vitro* reconstitution of plant Atg8 and Atg12 conjugation systems essential for autophagy [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2008, 283(4):1921.
- [53] MIZUSHIMA N, OHSUMI Y, YOSHIMORI T. Autophagosome formation in mammalian cells [J]. *Cell Structure and Function*, 2002, 27(6):421.
- [54] Papini A. Investigation of morphological features of autophagy during plant programmed cell death [M]// *Plant programmed cell death: Methods and protocols*. New York, NY: Springer New York, 2018:9-19.
- [55] GOLDSMITH C S, MILLER S E. Modern uses of electron microscopy for detection of viruses [J]. *Clinical Microbiology Reviews*, 2009, 22(4):552.
- [56] YOSHIMOTO K, HANAOKA H, SATO S, *et al.* Processing of ATG8s, ubiquitin-like proteins, and their deconjugation by ATG4s are essential for plant autophagy [J]. *The*

- Plant Cell*, 2004, 16(11):2967.
- [57] KLIONSKY D J, ABELIOVICH H, AGOSTINIS P, *et al.* Guidelines for the use and interpretation of assays for monitoring autophagy in higher eukaryotes [J]. *Autophagy*, 2008, 4(2):151.
- [58] MAGAKI S, HOJAT S A, WEI B W, *et al.* An introduction to the performance of immunohistochemistry [J]. *Methods in Molecular Biology*, 2019, 1897:289.
- [59] GAO W, NAN T G, TAN G Y, *et al.* Cellular and subcellular immunohistochemical localization and quantification of cadmium ions in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *PLoS One*, 2015, 10(5):e0123779.
- [60] HOUDE M, DANIEL C, LACHAPPELLE M, *et al.* Immunolocalization of freezing-tolerance-associated proteins in the cytoplasm and nucleoplasm of wheat crown tissues [J]. *The Plant Journal*, 1995, 8(4):583.
- [61] 李永波, 崔德周, 黄琛, 等. 高度特异性小麦 ATG8 抗体的研制及其在细胞自噬检测中的应用 [J]. *作物学报*, 2022, 48(9):2390.
- LI Y B, CUI D Z, HUANG C, *et al.* Preparation of highly specific wheat ATG8 antibody and its application in the detection of autophagy [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(9):2390.
- [62] HAYWARD A P, TSAO J, DINESH-KUMAR S P. Autophagy and plant innate immunity: Defense through degradation [J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2009, 20(9):1041.
- [63] BASSHAM D C. Methods for analysis of autophagy in plants [J]. *Methods*, 2015, 75:181.
- [64] LI X C, LIANG X, YIN J L, *et al.* Organic fluorescent probes for monitoring autophagy in living cells [J]. *Chemical Society Reviews*, 2021, 50(1):102.
- [65] MITOU G, BUDAK H, GOZUACIK D. Techniques to study autophagy in plants [J]. *International Journal of Plant Genomics*, 2009, 2009:451357.
- [66] WATANABE N, LAM E. *Arabidopsis* metacaspase 2d is a positive mediator of cell death induced during biotic and abiotic stresses [J]. *The Plant Journal*, 2011, 66(6):969.
- [67] HUANG L, ZHANG H J, HONG Y B, *et al.* Stress-responsive expression, subcellular localization and protein-protein interactions of the rice metacaspase family [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2015, 16(7):16216.
- [68] FAGUNDES D, BOHN B, CABREIRA C, *et al.* Caspases in plants: Metacaspase gene family in plant stress responses [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2015, 15(6):639.
- [69] YUE J Y, WANG Y J, JIAO J L, *et al.* The metacaspase TaMCA-id negatively regulates salt-induced programmed cell death and functionally links with autophagy in wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:904933.
- [70] GROSSI C E M, SANTIN F, QUINTANA S A, *et al.* Calcium-dependent protein kinase 2 plays a positive role in the salt stress response in potato [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(3):535.
- [71] SUN C L, LIU L J, WANG L X, *et al.* Melatonin: A master regulator of plant development and stress responses [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1):126.
- [72] AO X, ZOU L, WU Y. Regulation of autophagy by the rab GTPase network [J]. *Cell Death and Differentiation*, 2014, 21(3):348.
- [73] CUI G B, SUN F L, GAO X M, *et al.* Proteomic analysis of melatonin-mediated osmotic tolerance by improving energy metabolism and autophagy in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Planta*, 2018, 248(1):69.
- [74] NADARAJAH K K. ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(15):5208.
- [75] LIN Z, WANG Y L, CHENG L S, *et al.* Mutual regulation of ROS accumulation and cell autophagy in wheat roots under hypoxia stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 158:91.
- [76] AVIN-WITTENBERG T. Autophagy and its role in plant abiotic stress management [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(3):1045.
- [77] WANG J R, MIAO S L, LIU Y L, *et al.* Linking autophagy to potential agronomic trait improvement in crops [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(9):4793.
- [78] SIGNORELLI S, TARKOWSKI Ł P, VAN DEN ENDE W, *et al.* Linking autophagy to abiotic and biotic stress responses [J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(5):413.