

涂丽琴, 吴淑华, 高丹娜, 等. 辽宁省番茄上番茄斑驳花叶病毒的分子鉴定[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(5): 1126-1132.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2020.05.008

## 辽宁省番茄上番茄斑驳花叶病毒的分子鉴定

涂丽琴<sup>1,2</sup>, 吴淑华<sup>1</sup>, 高丹娜<sup>1,2</sup>, 吉颖<sup>1</sup>, 程兆榜<sup>1</sup>, 周益军<sup>1</sup>, 朱月林<sup>2</sup>, 刘勇<sup>3</sup>, 季英华<sup>1</sup>

(1.江苏省农业科学院植物保护研究所, 江苏 南京 210014; 2.南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095; 3.湖南省农业科学院植物保护研究所, 湖南 长沙 410125)

**摘要:** 为明确 2015 年在辽宁省调查番茄病毒病时发现的病毒类型, 对田间采集的番茄病样进行了分子检测。结果显示, 在用烟草花叶病毒属通用检测引物进行 RT-PCR 扩增时 22 份样品中有 6 份扩增到 800 bp 左右的片段, 扩增产物测序后 BLAST 分析结果表明它与已报道的番茄斑驳花叶病毒(Tomato mottle mosaic virus, ToMMV) (KF477193) 同源性最高, 为 99.2%。为进一步确认, 针对 ToMMV 编码的外壳蛋白(CP) 设计了一对特异性引物, 对样品进行 RT-PCR 检测, 结果显示 6 份阳性样品都能扩增到目的条带, 对其克隆测序后发现 CP 基因序列全长 480 bp, 编码 1 个相对分子质量约  $1.77 \times 10^4$  的蛋白质, 系统进化树表明该病毒与 ToMMV 的同源性最高, 共同聚类于一个分支。这些结果表明在辽宁省番茄植株上检测到的病毒为 ToMMV 的 1 个分离物, 这是在辽宁省番茄上发现番茄斑驳花叶病毒的首次报道。

**关键词:** 番茄斑驳花叶病毒; 分子鉴定; 番茄

**中图分类号:** S436.412.1<sup>+</sup>1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2020)05-1126-07

## Molecular identification of tomato mottle mosaic virus in tomatoes from Liaoning province

TU Li-qin<sup>1,2</sup>, WU Shu-hua<sup>1</sup>, GAO Dan-na<sup>1,2</sup>, JI Ying<sup>1</sup>, CHENG Zhao-bang<sup>1</sup>, ZHOU Yi-jun<sup>1</sup>, ZHU Yue-lin<sup>2</sup>, LIU Yong<sup>3</sup>, JI Ying-hua<sup>1</sup>

(1. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. Institute of Plant Protection, Hunan Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410125, China)

**Abstract:** To clarify the types of viruses found in the process of investigation on tomato virus diseases from Liaoning province in 2015, the infected tomato samples collected in the fields were detected by molecular methods. The results showed that the target fragment of approximately 800 bp long was amplified from six samples of twenty-two samples in the process of RT-PCR amplification, using universal primers for *Tobamovirus*. The amplified products were sequenced and the results of BLAST analysis showed that, the sequence showed the highest homology with the reported tomato mottle mosaic

virus (ToMMV) (KF477193), with a value of 99.2%. To make further confirmation of the above result, a pair of specific primers based on coat protein (CP) sequence coded by ToMMV were designed and used to do RT-PCR detection of the samples. The results showed that the target band could be amplified from six positive samples. The cloning and sequencing results of the target band revealed that the full length of CP gene was 480 bp, encoding a protein with a relative molecular weight of approximately 1.

收稿日期: 2020-03-11

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2018YFD0201208); 国家自然科学基金项目(31572074, 31770168); 国家特色蔬菜产业技术体系项目(CARS-24-C-01); 江苏省农业自主创新基金项目[CX(18)2005]

**作者简介:** 涂丽琴(1996-), 女, 江西吉安人, 博士研究生, 研究方向为园艺蔬菜作物病毒。吴淑华为共同第一作者。

**通讯作者:** 季英华, (E-mail) jiyinghua@jaas.ac.cn; 刘勇, (E-mail) haoasliu@163.com

77×104. The results of the phylogenetic tree indicated that the virus sequence showed the highest homology with ToMMV and they all clustered into one branch. The above results indicate that the virus detected in infected tomatoes from Liaoning is an isolate of ToMMV, and this is the first report of ToMMV found in tomatoes from Liaoning province.

**Key words:** tomato mottle mosaic virus; molecular identification; tomato

番茄(*Solanum lycopersicum*)为主要的茄科蔬菜作物之一,广泛种植于世界上多个国家与地区。目前已发现可感染为害番茄的病毒种类大概为146种<sup>[1]</sup>,常见的有黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic virus, CMV)、烟草花叶病毒(Tobacco mosaic virus, TMV)、番茄花叶病毒(Tomato mosaic virus, ToMV)、烟草蚀纹病毒(Tobacco etch virus, TEV)、番茄斑萎病毒(Tomato spotted wilt virus, TSWV)、番茄黄化曲叶病毒(Tomato Yellow leaf curl virus, TYLCV)和番茄不孕病毒(Tomato aspermy virus, TAV)等<sup>[1-4]</sup>。2013年Li等<sup>[5]</sup>在墨西哥番茄上发现一种新病毒——番茄斑驳花叶病毒(Tomato mottle mosaic virus, ToMMV),该病毒侵染番茄会导致植株出现发育迟缓、顶端坏死等症状,病叶出现斑驳、皱缩和坏死等症状,其果实产量与品质显著下降,对番茄产量构成严重威胁<sup>[6]</sup>,随后美国<sup>[7-8]</sup>、以色列<sup>[9]</sup>、西班牙<sup>[5]</sup>、巴西<sup>[10]</sup>等地陆续出现该病毒的危害报道。2014年中国西藏地区出现该病毒<sup>[11]</sup>,之后云南、海南等地陆续出现该病毒<sup>[12-13]</sup>,给各地的茄果类蔬菜作物生产造成了极大的影响。

ToMMV隶属于帚状病毒科(Virgaviridae)烟草花叶病毒属(*Tobamovirus*),为正义单链RNA(+ ssRNA)病毒,其基因组全长约为6 400 bp,含4个开放阅读框(Open reading frame, ORF)并编码4个大小各异的蛋白质,分别为 $1.83 \times 10^5$ 的RNA依赖的RNA聚合酶蛋白(RNA-dependent RNA polymerase, RdRP)、 $1.26 \times 10^5$ 的甲基转移酶/解旋酶蛋白(Methyltransferase/helicase)、 $2.98 \times 10^4$ 的运动蛋白(Movement protein, MP)以及 $1.77 \times 10^4$ 的外壳蛋白( Coat protein, CP)<sup>[13]</sup>。其中甲基转移酶/解旋酶蛋白由琥珀(UAG)终止密码子终止, RNA依赖的RNA聚合酶蛋白通过通读此终止密码子产生,这2个较大的蛋白质能组成RNA复制蛋白复合体,参与病毒的复制<sup>[14]</sup>。

2015年我们在开展辽宁省番茄病害的调查研究时观察到田间出现类似病毒感染症状的植株,病样采集后通过RT-PCR、基因克隆和测序等对其进行分子检测与鉴定。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试病样

供试番茄病样于2015年7月采自辽宁省沈阳市(累计22份),以温室内培育的健康番茄为对照,病样采集后分别取100 mg至不同的磨样管中并做好标记,将磨样管置于液氮中进行速冻后快速将其置于-80℃冰箱。

### 1.2 主要试剂与仪器

RNA提取液(RNAiso Plus)、反转录试剂盒PrimerScript™ RT Master Mix (Perfect Real Time)、Ex Taq酶和基因克隆T载体pMD 18-T购自大连TaKaRa公司,2×Taq Master Mix购自南京Vazyme公司,大肠杆菌菌株Top10购自南京Warbio公司,质粒提取试剂盒和凝胶回收试剂盒购自美国Axygen公司,限制性内切酶BamH I购自美国New England Biolabs公司,引物送至上海Invitrogen公司合成,其余有机和无机试剂为国产分析纯。

全自动样品磨样仪(Tissue lyser-64)购自上海净信科技公司。

### 1.3 病样总RNA提取

取-80℃冰箱中放置的番茄病样磨样管,经液氮冷冻后用全自动样品磨样仪将管中病样磨成粉末,按照Trizol法<sup>[15]</sup>利用RNAiso Plus提取番茄样品的总RNA,置于-80℃冰箱保存备用。

### 1.4 病毒RT-PCR检测

利用番茄病样总RNA作模板,用PrimerScript™ RT Master Mix(Perfect Real Time)试剂盒进行反转录。反转录体系(10 μl):2 μl 5×Primer Script™ RT Master Mix,病样RNA 500 ng,最后用RNase Free ddH<sub>2</sub>O补足至总体积为10 μl,轻轻混匀;反应程序:37℃ 15 min,85℃ 5 s,4℃结束,得到cDNA。随后对其进行PCR检测,PCR体系(20 μl):10 μl 2×Taq Master Mix,1 μl 10 μmol/L Tob-Uni1(表1),1 μl 10 μmol/L Tob-Uni2,1 μl cDNA,7 μl ddH<sub>2</sub>O,轻轻混匀;反应程序:94℃高温变性5 min;94℃ 45 s,49℃ 45 s,72℃ 55 s,33个循环;72℃ 5 min,4℃结

束。取 5  $\mu\text{l}$  PCR 反应产物于 0.5 $\times$ TAE 电泳缓冲液中,用 1% 琼脂糖凝胶进行电泳分离,根据电泳结果将其产物送至测序公司测序。

表 1 本研究用到的引物信息

Table 1 Primers used in this research

引物名称	引物序列(5'→3')	退火温度(°C)	片段大小(bp)
Tob-Uni1 <sup>[16]</sup>	ATTTAAGTGGASGAAAAVCACT	49	804
Tob-Uni2	GTGTTGATGAGTTCRTGGA	49	
ToMM CP_F	ATGTCITACGCTATTACTTCTCCG	55	480
ToMM CP_R	TTAGGACGCTGGCGCAGAAG	58	

### 1.5 ToMMV CP 基因克隆

根据番茄斑驳花叶病毒外壳蛋白序列设计特异引物 ToMM CP\_F 和 ToMM CP\_R(表 1),对上述检测结果为阳性的病样 cDNA 再次进行 PCR 扩增。PCR 体系(25  $\mu\text{l}$ ):0.5  $\mu\text{l}$  5 U/ $\mu\text{l}$  *Ex Taq*,2.5  $\mu\text{l}$  10 $\times$ *Ex Taq* Buffer(Mg<sup>2+</sup> plus),1.0  $\mu\text{l}$  10  $\mu\text{mol/L}$  ToMM CP\_F,1.0  $\mu\text{l}$  10  $\mu\text{mol/L}$  ToMM CP\_R,0.5  $\mu\text{l}$  10 mmol/L dNTP mix,1.0  $\mu\text{l}$  cDNA 模板,18.5  $\mu\text{l}$  ddH<sub>2</sub>O,轻轻混匀;反应程序:94  $^{\circ}\text{C}$  5 min;94  $^{\circ}\text{C}$  45 s,56  $^{\circ}\text{C}$  45 s,72  $^{\circ}\text{C}$  35 s,33 个循环;72  $^{\circ}\text{C}$  5 min,4  $^{\circ}\text{C}$  保存。将扩增产物进行 1% 琼脂糖凝胶电泳检测,利用凝胶回收试剂

盒回收凝胶中的扩增带。按照 pMD 18-T 载体连接试剂盒说明书将回收产物连接至 T 载体,其产物经 42  $^{\circ}\text{C}$  热激法转入大肠杆菌 Top 10 后涂于含 200 mg/L 氨苄青霉素(Ampicillin)的 LB 固体平板上,随后将其倒置于 37  $^{\circ}\text{C}$  恒温培养箱培养 12 h 左右,挑取 LB 板上的单克隆进行菌落 PCR 和单酶切验证,验证后送至测序公司进行序列测定。

### 1.6 序列测定与分析

委托安徽通用生物有限公司对扩增序列进行测定。使用 ClustalX、BioEdit 和 DNASTAR 分析软件以及 NCBI 上的 BLAST 程序(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/Blast.cgi>)对序列进行比对等分析。使用 MEGA6 软件对其系统进化结果进行分析,进化树的置信度用 1 000 次 Bootstrap 评价。

## 2 结果与分析

### 2.1 疑似病毒病的番茄病害田间症状

2015 年 7 月,笔者在辽宁省进行番茄病害调查研究时发现当地番茄植株出现类似病毒病感染的症状,其果实呈现无规则坏死斑,早期呈灰白色,后期深褐色,有些病株会伴有叶片变小、皱缩和黄化等症状(图 1)。病株果实的坏死斑硬化,坏死斑块上未发现霉层或菌核,初步怀疑是病毒病侵染危害。

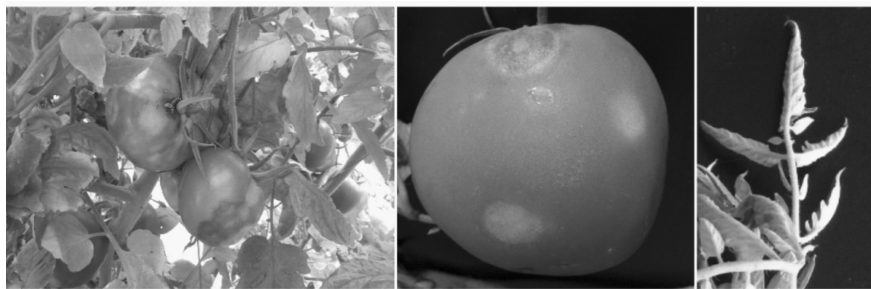


图 1 发病番茄症状

Fig.1 Symptoms of diseased tomatoes

### 2.2 番茄病样中病毒的分子检测

对番茄病样 RNA 进行 RT-PCR 检测以确定其感染的病毒种类。结果表明在利用烟草花叶病毒属(*Tobamovirus*)通用引物 Tob-Uni1 与 Tob-Uni2 进行检测时,采集的 22 份番茄样品中有 6 份样品扩增到约 800 bp 的目的条带,且健康番茄植株无该条带(图 2),说明番茄病样中可能有烟草花叶病毒属病毒的感染。为进一步明确其病毒类型,我们抽选 6

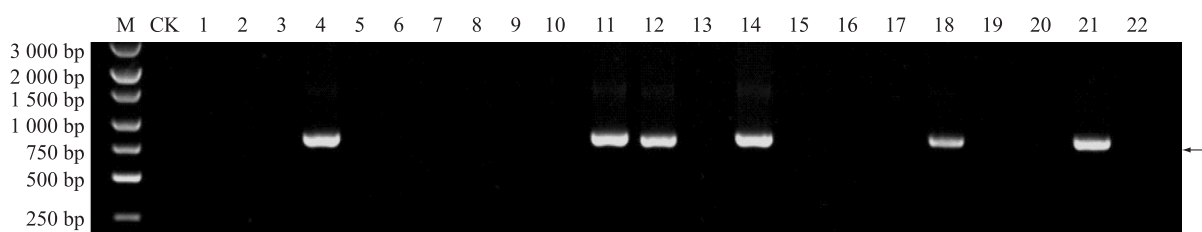
份样品中的部分样品进行序列测定,序列 BLAST 分析结果显示其与 ToMMV(KF477193,99.2%)的同源性最高,说明检测到的病毒可能是 ToMMV 的 1 个分离物。

### 2.3 番茄病样中 ToMMV 的分子检测

为明确上述病毒是否为 ToMMV 的 1 个分离物,我们针对 ToMMV CP 基因设计出特异性扩增引物 ToMM CP\_F 与 ToMM CP\_R。RT-PCR 结果显示

6 份阳性样品都能扩增到和预期目的片段大小(480 bp)接近的特异性条带(图 3),表明该条带为特异性

的 *CP* 基因扩增条带。这进一步说明辽宁省番茄病样中检测到的病毒可能是 ToMMV。



M:DS 5000 marker;CK:健康对照;1~22:番茄病样。

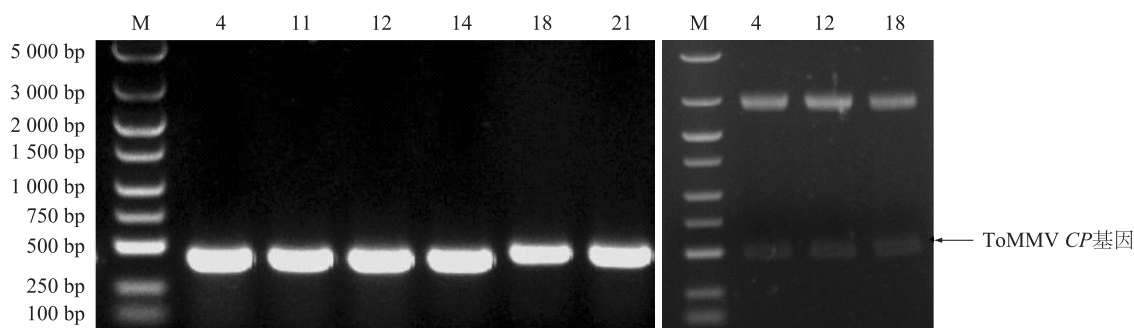
图 2 番茄病样中烟草花叶病毒属病毒的 RT-PCR 检测

Fig.2 Detection of *Tobamovirus* viruses by RT-PCR in diseased tomato samples

## 2.4 番茄病样 ToMMV *CP* 基因序列分析

对所有阳性样品扩增到的 ToMMV *CP* 基因片段进行克隆,并随机选取 3 个样品(样品 4、12、18)进行 *Bam* H I 单酶切验证(图 3)。对 6 个阳性样品的 ToMMV *CP* 基因克隆进行序列测定,分析结果表

明其序列全长 480 bp,编码 1 个大小约  $1.77 \times 10^4$  的蛋白质。序列比对分析结果显示 6 个分离物之间的同源性在 99.4%至 100.0%之间,BLAST 分析结果表明它们与 ToMMV 的同源性最高,表明该病毒属 ToMMV 分离物。



左图中 M 为 DS 5000 marker,4、11、12、14、18、21 为抽选的番茄病样编号;右图中 M 为 DS 5000 marker,4、12、18 为部分筛选到的阳性克隆编号。

图 3 番茄病样中 ToMMV 的 RT-PCR 检测(左)及 *CP* 基因的克隆(右)

Fig.3 RT-PCR detection of tomato mottle mosaic virus(ToMMV)(left) and cloning of coat protein(*CP*) gene(right) in diseased tomato samples

为进一步解析其分类地位,利用 MEGA6 将本试验测定序列与目前已公布的 ToMMV *CP* 序列(表 2)比对后进行聚类分析,以同属的 ToMV(NC\_002692)、番茄褐色皱纹果病毒(Tomato brown rugose fruit virus,TBRV)(NC\_028478)、地黄花叶病毒(Rhemannia mosaic virus,RheMV)(NC\_009041)、TMV(NC\_001367)作为外群,使用 Kimura 2-parameter 模型和临近法(Neighbor-Joining,NJ)重建系统进化树(图 4)。结果表明本研究测定的 6 个分离物(4、11、12、14、18、21)的 *CP* 序列全部聚类到 ToMMV 分支中,与其他 ToMMV 分离物的同源性在 98.5%至 99.8%之间。这些结果进一步说明辽宁省番茄上检

测到的病毒为 ToMMV。

## 3 讨论

番茄斑驳花叶病毒是近年来新发生的一种植物病毒,对多个国家包括番茄在内的多种作物造成了严重损失。中国自 2014 年首次报道该病毒发生危害以来,目前至少已有 7 个省(市)出现该病毒发生危害<sup>[11-13]</sup>,其中番茄上仅海南有发生危害的报道<sup>[17]</sup>。本研究 2015 年在对辽宁省番茄上病毒病进行调查时,在当地番茄上检测到 ToMMV,为辽宁省番茄上发现该病毒的首次报道。



表 2 聚类分析中所涉及的 ToMMV CP 基因序列信息

Table 2 Related information of coat protein (CP) gene sequences of tomato mottle mosaic virus (ToMMV) used in cluster analysis

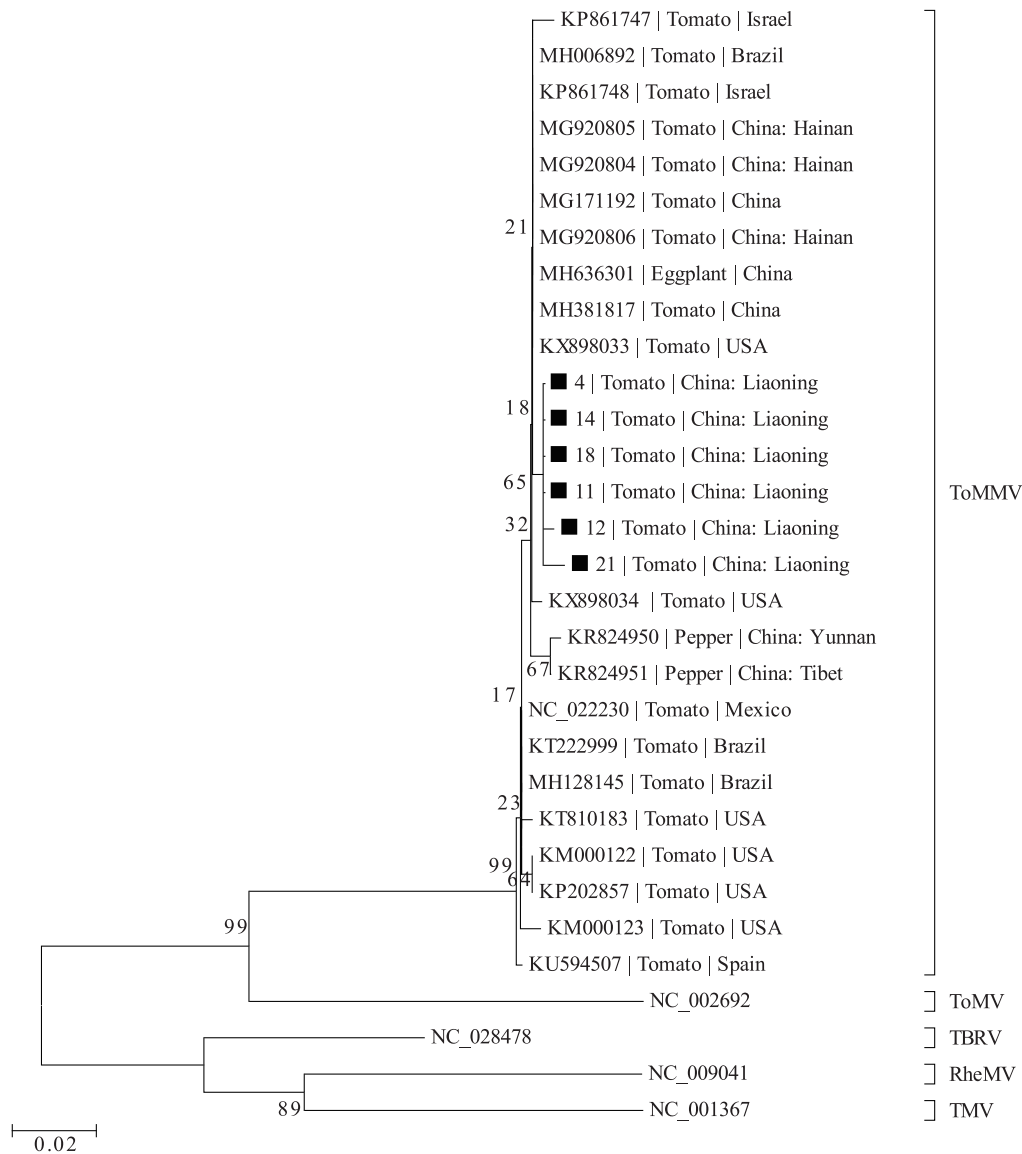
登入号	寄主	ToMMV 分离物	地点	分离物与已公布序列之间的同源性 (%)					
				4	11	14	12	21	18
NC_022230	<i>Solanum lycopersicum</i>	MX5	墨西哥	99.4	99.5	99.4	99.2	99.0	99.4
KM000122	<i>Solanum lycopersicum</i>	10-100	美国	99.2	99.2	99.2	99.0	98.8	99.2
KM000123	<i>Solanum lycopersicum</i>	12-515LLE-1	美国	99.2	99.0	99.2	99.0	98.8	99.2
KP202857	<i>Solanum lycopersicum</i>	10-100	美国	99.2	99.2	99.2	99.0	98.8	99.2
KP861747	<i>Solanum lycopersicum</i>	3801	以色列	99.0	99.2	99.0	98.8	98.5	99.0
KP861748	<i>Solanum lycopersicum</i>	6742	以色列	99.4	99.8	99.4	99.2	99.0	99.4
KT810183	<i>Solanum lycopersicum</i>	NY-13	美国	99.2	99.2	99.2	99.0	98.8	99.2
KT222999	<i>Solanum lycopersicum</i>	Capao Bonito	巴西	99.6	99.5	99.6	99.4	99.2	99.6
KR824950	<i>Capsicum annuum</i>	YYMLJ	中国云南	99.0	99.0	99.0	98.8	98.5	99.0
KR824951	<i>Capsicum frutescens</i>	TiLhaLJ	中国西藏	99.2	99.2	99.2	99.0	98.8	99.2
KX898033	<i>Solanum lycopersicum</i>	SC13-05	美国	99.6	99.8	99.6	99.4	99.2	99.6
KX898034	<i>Solanum lycopersicum</i>	CA16-01	美国	99.4	99.5	99.4	99.2	99.0	99.4
KU594507	<i>Solanum lycopersicum</i>	VLC-1	西班牙	99.0	99.2	99.0	98.8	98.5	99.0
MH128145	<i>Solanum lycopersicum</i>	CpB1	巴西	99.6	99.5	99.6	99.4	99.2	99.6
MH006892	<i>Solanum lycopersicum</i>	Qua+2	巴西	99.2	99.8	99.2	99.0	98.8	99.2
MG920804	<i>Solanum lycopersicum</i>	Hn18	中国海南	99.6	99.8	99.6	99.4	99.2	99.6
MG920805	<i>Solanum lycopersicum</i>	Hn19	中国海南	99.6	99.8	99.6	99.4	99.2	99.6
MG920806	<i>Solanum lycopersicum</i>	Hn23	中国海南	99.6	99.8	99.6	99.4	99.2	99.6
MG171192	<i>Solanum lycopersicum</i>	Hainan	中国	99.6	99.8	99.6	99.4	99.2	99.6
MH381817	<i>Solanum lycopersicum</i>	HN	中国	99.6	99.8	99.6	99.4	99.2	99.6
MH636301	<i>Solanum melongena</i>	QZ17091802	中国	99.6	99.8	99.6	99.4	99.2	99.6

4、11、12、14、18、21 为本研究测定的 6 个分离物。

除番茄<sup>[12]</sup>外,也有报道显示 ToMMV 自然条件下还可以侵染危害辣椒<sup>[11]</sup>、茄子<sup>[13]</sup>等茄果类蔬菜作物,而室内接种试验结果显示 ToMMV 除侵染危害上述作物外,还可以侵染假酸浆、酸浆、矮牵牛、本氏烟、黄花烟草、大白菜、青菜、萝卜、青花菜、花椰菜、油菜、拟南芥、野生昆诺黎等多种植物<sup>[5,11]</sup>。ToMMV 作为烟草花叶病毒属成员之一,它亦可以通过汁液摩擦等方式传播扩散,而且有些作物上已有报道种子亦可携带病毒<sup>[18]</sup>,因而其寄主种类与范围可能比较广泛<sup>[11]</sup>。在对不同品种之间的抗病性进行评估时发现 ToMMV 比 ToMV 更容易侵染一些番茄品种,并产生更严重的症状<sup>[19]</sup>。因此在生产上要密切关注 ToMMV 的发生动态,加强种苗检疫,早发

现,早防控,减少损失。

番茄是公认的世界范围广泛种植的重要蔬菜作物之一,生产中已发现的能侵染并危害番茄的病毒种类多达 146 种<sup>[1,20-22]</sup>,这些病毒通过单独侵染或复合侵染的方式危害番茄,严重影响其产量和品质,降低其经济价值,从而限制番茄产业的发展。因此本研究在对辽宁省番茄上病毒病进行调查时,除 ToMMV 外,也对采集的病样中的其他病毒如烟草花叶病毒、番茄花叶病毒、黄瓜花叶病毒等进行了检测,在有些病样中也检测到番茄花叶病毒等病毒。这些结果一方面说明当地番茄上病毒种类可能比较复杂,要明确当地番茄上病毒种类需要更广泛的样本采集及更系统的病毒种类调查;另一方面本研究



各枝上的数字是1 000次 Bootstrap 自导复制的置信度。■:本试验测定的分离物;ToMV、TBRV、RheMV、TMV 为外群。

图4 根据 ToMMV CP 基因核苷酸序列一致性构建的系统进化树

Fig.4 Phylogenetic tree constructed on the basis of nucleotide sequence identities of coat protein (CP) gene of tomato mottle mosaic virus (ToMMV)

从田间采集的病样中检测到 ToMMV,但 ToMMV 是否为导致番茄出现田间症状的主要原因还有待于进一步的病毒分离及回接试验验证。

#### 参考文献:

- [1] HANSEN I M, LAPIDOT M, THOMMA B P. Emerging viral diseases of tomato crops [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2010, 23: 539-548.
- [2] MOUSSA A B, MAKNI M, MARRAKCHI M. Identification of the principal viruses infecting tomato crops in Tunisia [J]. European and Mediterranean Plant Protection Organization Bulletin, 2010, 30(2): 293-296.
- [3] PARRELLA G, CRESCENZI A. The present status of tomato viruses in Italy [J]. Acta Horticulturae, 2005, 695: 37-42.
- [4] MASSUMI H, SHAABANIAN M, POUR A H, et al. Incidence of viruses infecting tomato and their natural hosts in the southeast and central regions of Iran [J]. Plant Disease, 2009, 93(1): 67-72.
- [5] LI R, GAO S, FEI Z, et al. Complete genome sequence of a new tobamovirus naturally infecting tomatoes in Mexico [J]. Genome Announcements, 2013, 1(5): e00794.
- [6] AMBRÓS S, MARTÍNEZ F, IVARS P, et al. Molecular and bio-

- logical characterization of an isolate of Tomato mottle mosaic virus (ToMMV) infecting tomato and other experimental hosts in eastern Spain[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2017, 149(2): 261-268.
- [7] FILLMER K, ADKINS S, PONGAM P, et al. Complete genome sequence of a Tomato mottle mosaic virus isolate from the United States[J]. *Genome Announcements*, 2015, 3(2): e00167-15.
- [8] PADMANABHAN C, ZHENG Y, LI R, et al. Complete genome sequence of a tomato-infecting tomato mottle mosaic virus in New York[J]. *Genome Announcements*, 2015, 3(6): e01523-15.
- [9] TURINA M, GERAATS B P J, CIUFFO M. First report of tomato mottle mosaic virus in tomato crops in Israel[J]. *New Disease Reports*, 2016, 33: 1.
- [10] NAGAI A, DUARTE L, CHAVES A, et al. First Complete genome sequence of an isolate of tomato mottle mosaic virus infecting plants of *Solanum lycopersicum* in South America.[J]. *Genome Announcements*, 2018, 6(19): e00427-18.
- [11] LI Y Y, WANG C L, XIANG D, et al. First report of tomato mottle mosaic virus infection of pepper in China[J]. *Plant Disease*, 2014, 98(10): 1447.
- [12] LI Y Y, WANG Y, HU J, et al. The complete genome sequence, occurrence and host range of tomato mottle mosaic virus Chinese isolate[J]. *Virology Journal*, 2017, 14(1): 15.
- [13] CHE H Y, LUO D Q, CAO X R, et al. First report of tomato mottle mosaic virus in tomato crops in China[J]. *Plant Disease*, 2018, 102(10): 2051.
- [14] LARTEY R T, VOSS T C, MELCHER U. Tobamovirus evolution: gene overlaps, recombination, and taxonomic implications[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1996, 13(10): 1327-1338.
- [15] 吴淑华,赵文浩,李廷芳,等. 南京辣椒上一种斑驳类型病毒病的分子鉴定[J]. *江苏农业学报*, 2015, 31(6): 1284-1290.
- [16] LETSCHERT B, ADAM G, LESEMANN D E, et al. Detection and differentiation of serologically cross-reacting *tobamoviruses* of economical importance by RT-PCR and RT-PCR-RFLP[J]. *Journal of Virological Methods*, 2002, 106(1): 1-10.
- [17] ZHAN B H, CAO N, WANG K N, et al. Detection and characterization of an isolate of tomato mottle mosaic virus infecting tomato in China[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(5): 1207-1212.
- [18] LOVELOCK D A, KINOTI W M, BOTTCHE C, et al. Tomato mottle mosaic virus intercepted by Australian biosecurity in *Capsicum annuum* seed[J]. *Australasian Plant Disease Notes*, 2020, 15(1): 8.
- [19] NAGAI A, DUARTE L M L, CHAVES A L R, et al. Tomato mottle mosaic virus in Brazil and its relationship with Tm-2<sup>2</sup> gene[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, 155: 353-359.
- [20] 鲁清华,张 宇,张松柏,等. 湖南省长沙市番茄黄化曲叶病毒的检测与系统发育分析[J]. *南方农业学报*, 2018, 49(7): 1332-1337.
- [21] 郑 雪,陈 勇,郑立敏,等. 番茄环纹斑点病毒侵染辣椒挥发物成分分析及对西花蓟马行为反应影响[J]. *山东农业科学*, 2018, 50(11): 111-115.
- [22] 姜 静,王银磊,李亚茹,等. 江苏省及其他地区番茄黄化曲叶病毒的分子鉴定及序列分析[J]. *江苏农业学报*, 2018, 34(1): 238-240.

(责任编辑:张震林)