

秦会琴,王银磊,赵丽萍,等. 番茄褐色皱纹果病毒研究进展[J]. 江苏农业学报,2026,42(1):207-216.

doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2026.01.022

番茄褐色皱纹果病毒研究进展

秦会琴^{1,2}, 王银磊^{1,2}, 赵丽萍², 宋刘霞², 董舒超², 陈杰², 曹凤妍¹, 孙敏¹, 赵统敏²

(1.淮阴工学院生命科学与食品工程学院,江苏 淮安 223003; 2.江苏省农业科学院蔬菜研究所,江苏 南京 210014)

摘要: 番茄褐色皱纹果病毒(Tomato brown rugose fruit virus, ToBRFV)是烟草花叶病毒属(*Tobamovirus*)中新发现的一种RNA病毒。该病毒于2014年首次在以色列被鉴定,随后在全球范围内快速扩散,目前已在亚洲、欧洲、美洲和非洲的多个国家和地区广泛分布,对番茄、辣椒等重要茄科作物的安全生产构成了严重威胁。与烟草花叶病毒属的其他成员相比,ToBRFV在运动蛋白区域具有独特的分子特征,使其能够突破番茄中常见的*Tm-2*等抗病毒基因,表现出更强的侵染能力。本文系统梳理了近年来国内外关于ToBRFV的研究进展,从ToBRFV的发生与传播、结构特征、检测鉴定、抗病研究、综合防治等研究进展方面进行了归纳总结,以期为人们认识病毒、有效防治病毒病提供参考。

关键词: 番茄; 番茄褐色皱纹果病毒; 抗病基因; 综合防治

中图分类号: S641.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)01-0207-10

Advances in research on tomato brown rugose fruit virus

QIN Huiqin^{1,2}, WANG Yinlei^{1,2}, ZHAO Liping², SONG Liuxia², DONG Shuchao², CHEN Jie², CAO Fengyan¹, SUN Min¹, ZHAO Tongmin²

(1.School of Life Science and Food Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223003, China; 2.Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) is a newly identified RNA virus belonging to the genus *Tobamovirus*. First detected in Israel in 2014, the virus has since spread rapidly across the globe and is now widely distributed in multiple countries and regions throughout Asia, Europe, the Americas, and Africa, posing a serious threat to the safe production of important solanaceous crops such as tomato and pepper. Compared to other members of the *Tobamovirus* genus, ToBRFV possesses unique molecular characteristics in its movement protein domain, enabling it to overcome common resistance genes in tomato, such as *Tm-2*, and demonstrating enhanced infectivity. This article systematically reviews recent research progress on ToBRFV from both domestic and international studies, summarizing advances in the occurrence and

transmission, structural characteristics, detection and identification, disease resistance research, and integrated management of the virus. The aim is to provide a reference for understanding ToBRFV and supporting effective prevention and control of the viral disease.

Key words: tomato; tomato brown rugose fruit virus; resistance gene; comprehensive control

收稿日期:2025-05-22

基金项目:国家重点研发计划项目(2023YFD1201504);江苏省自然科学基金项目(BK20251975);国家自然科学基金项目(32472758);江苏省种业振兴“揭榜挂帅”项目[JBGs(2021)066]

作者简介:秦会琴(1999-),女,贵州遵义人,硕士研究生,主要从事农艺与种业相关研究。(E-mail)2931888207@qq.com。王银磊为共同第一作者。

通讯作者:孙敏,(E-mail)sunmin73@126.com;赵统敏,(E-mail)tmzhaomail@163.com

番茄属于茄科番茄属,是全球第一大蔬菜作物,同时也是中国设施栽培面积最大的蔬菜作物,对于

保障蔬菜的市场供应、促进农业增效和农民增收等具有重大意义。中国是世界上番茄栽培面积最大、生产总量最多的国家,常年产量在 5×10^7 t 以上,约占全国蔬菜总产量的 7.1%^[1]。目前,番茄已经发展成为中国重要的栽培蔬菜品种之一,番茄的产量、种植面积呈稳步增长的趋势^[2]。2022 年,中国番茄的种植面积约为 1.113×10^6 hm²,其中设施番茄种植面积占比近 60%,种植面积、产量均位居世界第一,占全球番茄产量的 1/3 以上,中国的番茄出口量为 1.625×10^5 t,中国已经成为国际番茄贸易的主要参与方^[3]。然而,在目前的番茄生产过程中,番茄病害是制约其产量和品质的重要影响因素,其中番茄病毒病会给番茄产业造成巨大的经济损失。

近年来,一种新的烟草花叶病毒属病毒——番茄褐色皱纹果病毒(Tomato brown rugose fruit virus, ToBRFV)在多个国家和地区的番茄主产区产生了重大危害,严重影响了番茄的商品性,进而影响了蔬菜的市场供应、农业增效和农民增收等,在受到侵染的番茄主产区,番茄的商品品质下降,严重时甚至造成绝产。尽管中国的番茄设施栽培比重很大,但是在设施栽培环境中,由于空间密闭、湿度较大,更易于 ToBRFV 的传播。单一作物一旦感染 ToBRFV,可能导致整个大棚或温室的植株受到侵害,从而造成更严重的经济损失。

前期的研究发现,ToBRFV 的生命力较强,能够抵抗烟草花叶病毒的全部抗病基因,可以在寄主植物种子中长期生存,并可通过跨区域调运,实现远距离传播。同时,ToBRFV 的抗变性较强,普通消毒措施难以彻底清除,在番茄栽培过程中可以成为二次侵染源,严重危害番茄、辣椒等农作物。

为了有效遏制 ToBRFV 的传播危害,保障番茄产业安全,国内外研究者围绕病毒的发生传播、结构特征、检测鉴定、抗病机制及综合防治等方面开展了大量研究,并取得了一系列重要进展。本文系统梳理了这些研究成果,全面总结 ToBRFV 的生物学特性、流行规律及防治技术体系,深入分析当前研究中的关键问题与突破方向,旨在为科研人员深化病毒认知、开发新型防治策略提供参考,从而为育种工作者挖掘抗病基因、培育具有自主知识产权的抗病品种提供依据,最终为保障中国乃至全球番茄的安全生产提供理论与实践支撑。

1 ToBRFV 的症状与发生概况

2014 年 10 月,以色列首次发现 ToBRFV。受到 ToBRFV 侵染后,植株叶片呈现典型的花叶症状,多数伴有叶片窄化的现象,且在果实表面出现特征性黄褐色坏死斑^[4]。2015 年 4 月,约旦的温室栽培番茄也出现类似病症,其叶片呈轻度花叶状,果实呈褐色皱缩状等^[5]。分子生物学分析结果显示,从上述 2 个地区分离的病毒株在全基因组序列上呈现出高度同源性。基于其典型症状特征,尤其是果实皱缩这一关键性状,正式将该病原命名为番茄褐色皱纹果病毒^[6]。

ToBRFV 在以色列、约旦出现后,迅速扩散到亚洲其他区域及美洲、非洲、欧洲等地。目前,已有墨西哥、美国、巴勒斯坦、土耳其、德国等 50 多个国家或地区报道了该病例^[7]。2019 年,在中国山东省禹城番茄种植区首次检测到 ToBRFV 的侵染,其田间发病率高达 50%^[8]。随后,在陕西、江苏、北京、云南、辽宁等地也陆续出现相关报道^[9-12]。值得注意的是,尽管目前澳大利亚、秘鲁、印度、埃塞俄比亚和日本等国家尚未正式报道发现该病毒,但是从这些国家出口的一些番茄、辣椒种子中检查出了 ToBRFV,表明 ToBRFV 极有可能已经出现在这些国家,并且其传播程度可能远比目前揭示的严重^[13]。目前,欧洲植物保护组织(European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO)已经将 ToBRFV 添加到警戒名单中。2021 年,中国农业农村部将 ToBRFV 增补进《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》^[8],2024 年又将其列入《全国农业植物检疫性有害生物名单》,实施严格的检疫监管。

ToBRFV 的发病症状与烟草花叶病毒属其他病毒的症状高度相似^[14]。对于不同品种的植株而言,感染 ToBRFV 后,在不同生长阶段和栽培环境中,其症状表现和严重程度均有所不同。在以色列网室栽培条件下,染病植株主要表现为叶片轻度至重度花叶的症状,部分果实出现特征性黄斑^[11]。在德国、荷兰温室中种植的感受病番茄则呈现叶片窄化、褪绿斑驳伴有深绿色突起等典型症状^[15]。在美国、中国发现的感染 ToBRFV 的番茄主要在花梗、花萼和花上出现干燥、褐色的坏死斑块^[16]。

2 ToBRFV 的寄主植物与传播情况

探究 ToBRFV 的宿主范围有助于更好地了解

ToBRFV 的传播机制、流行规律及其对不同作物的潜在威胁,从而为制定精准有效的防治策略提供科学依据。在实验室条件下,ToBRFV 可以侵染茄科、葫芦科、苋科等多科主要作物^[17]。以往的研究认为,ToBRFV 的天然宿主仅有番茄、辣椒 2 种,但是随后的研究发现,该病毒还存在其他天然宿主。为了确定病毒的潜在自然宿主,Cultrona 等^[18]在 1 个番茄温室中收集了 10 株束缚草(*Convolvulus arvensis* L.)和 7 株四叶多果树(*Polycarpon tetraphyllum* L.),通过逆转录聚合酶链式反应(RT-PCR)检测发现,束缚草感染 ToBRFV 的概率为 80%,四叶多果树感染 ToBRFV 的概率为 100%,感染概率都很高,该试验首次确定了束缚草、四叶多果树为 ToBRFV 的天然寄主。此外,紫茉莉(*Ipomoea purpurea*)、紫牵牛(*Mirabilis jalapa*)、铁线莲(*Clematis drummondii*)和马铃薯(*Solanum tuberosum*)同样被证实是 ToBRFV 的宿主^[19]。此外有研究发现,ToBRFV 可以通过杂草种子传播,具体需要通过进一步的研究来评估杂草作为番茄作物初级感染宿主的风险^[20]。上述关于 ToBRFV 宿主的研究,为 ToBRFV 的流行病学研究提供了参考,并为构建完善的病害监测预警体系提供了关键信息。

ToBRFV 具有极强的环境稳定性,可在数年内 在被污染种子内保持感染力,并且传播效率极高^[21]。被污染种子的跨域运输是主要的远距离传播方式^[22]。从被 ToBRFV 感染的果实中收获的番茄种子,有 100% 被污染^[23]。ToBRFV 一般仅存在于种皮外部^[24]。种子被污染后,病毒从种子到幼苗的传播率较低(0.08%~2.80%),但是受到病毒侵染的植株可能 在同一田地及新的生长区域进一步传播病毒^[25]。

ToBRFV 的近距离传播主要通过机械接触方式。ToBRFV 具有多种传播途径,其传播载体包括繁殖材料、病株残体、污染土壤及栽培基质、灌溉循环水等生物与非生物介质。植株一旦被侵染,很难将病毒从体内移除。病毒在植株残茬、土壤中能够生存数月,在室温下储存的水中最多可以存活半个月,而其 RNA 可以在更长时间内被检测到^[26]。在农事操作过程中,机械传播是 ToBRFV 扩散的重要途径。病毒可以通过被污染的农具、防护装备(衣物、鞋靴)及农业机械表面进行传播。特别是在嫁接、植株绑蔓、整枝等直接接触植株的操作过程中,

极易造成病毒在田间的短距离快速传播^[27]。

一般认为,ToBRFV 没有特定的昆虫媒介。有研究发现,被广泛用作番茄生产传粉媒介的熊蜂(*Bombus terrestris*)可以通过授粉方式将 ToBRFV 从病株传播至健康番茄植株^[6]。有 2 头雄蜂存在的情况下,ToBRFV 从 2 株被感染的番茄植株开始传播到整个温室,发病率接近 100%^[28]。近期的研究发现,重大入侵性害虫番茄潜叶蛾 [*Tuta absoluta* (Meyrick)] 可以携带番茄褐色皱纹果病毒的传染性原代接种物,其在传播过程中起关键作用^[29]。近年来,中国番茄潜叶蛾的发生范围不断扩大,对番茄产业造成了严重威胁^[30]。由于番茄潜叶蛾能够携带 ToBRFV,其监测与防治成为影响 ToBRFV 传播、保障番茄安全生产的重要策略。

3 ToBRFV 的基因组结构

ToBRFV 属于烟草花叶病毒属,是一种 RNA 病毒,其病毒粒子呈典型的杆状结构,宽约 18 nm,长约 300 nm,其形态特征与其他同属的病毒粒子相似。根据美国国家生物技术信息中心(NCBI)数据库最新统计结果(截至 2025 年 9 月 6 日的检索数据),目前已经收录的 ToBRFV 的完整或近完整的基因组序列有 194 条,且不同 ToBRFV 序列之间有很高的相似度。有推测认为,ToBRFV 可能是其他烟草花叶病毒之间发生重组的结果。Salem 等^[5]在 ToBRFV 的 *Rep* 基因上检测到重组事件的发生,并分别将烟草花叶病毒(TMV)、番茄轻斑驳病毒(ToMMV)确定为主要亲本和潜在的次要亲本。通过对番茄花叶病毒(ToMV)、ToMMV、TMV 与 ToBRFV 进行核苷酸序列和氨基酸序列的比对,确定 ToBRFV 与 TMV 的碱基同源性、氨基酸同源性均最高,分别为 91.58%、81.57%^[31],与 ToMMV 的碱基同源性、氨基酸同源性稍低,分别为 89.22%、80.62%^[32]。

ToBRFV 基因组全长约为 6 400 nt,编码 4 个开放阅读框(ORF)。其中,ORF1 编码相对分子量为 126 300 的甲基转移酶和解旋酶,ORF1、ORF2 一起编码相对分子量为 183 000 的 RNA 依赖性 RNA 聚合酶(*RdRp*),该蛋白质参与病毒的复制。ORF3 编码相对分子量为 30 000 的非结构型运动蛋白(Movement protein, MP),ORF4 编码相对分子量为 17 000~18 000 的衣壳蛋白(CP)^[33-34]。该基因组的

结构特征与功能分区为理解 ToBRFV 的致病机制和设计特异性防治策略提供了重要的分子基础。

4 ToBRFV 的检测方法

简单、快速、直观的检测方法对于控制病毒性病害至关重要。通过田间症状观察可以初步诊断 ToBRFV 的发生情况。但是,烟草花叶病毒属成员引发的症状表现高度相似,并且在蔬菜作物中,多种病毒复合侵染的现象十分普遍^[35],而番茄幼苗感染 ToBRFV 后有时不会表现出症状,因此根据发病症状不能确认侵染病毒的种类,还需要进行更精确的诊断。

血清学检测或酶联免疫吸附测定(ELISA)是检测植物病毒常用的方法。纯化的 ToBRFV 可以通过特异性血清抗体进行鉴定,Luria 等^[4]用纯化的病毒粒子制备出特异性抗血清。根据 ToBRFV 与其他同属病毒的序列差异设计特异性引物,并采用逆转录 PCR(RT-PCR)进行检测,是目前最精确的检测方法^[36]。新开发的逆转录重组酶辅助扩增(RT-RAA)结合侧向流动试纸条(LFS)检测方法,在 39℃ 恒温条件下处理 16 min 即可完成靶序列的扩增,且扩增产物在 5 min 内即可通过 LFS 实现可视化判读。此外,该方法与多种常见病毒均无交叉反应,具有灵敏度高的特性^[37]。

有研究者基于高灵敏度、高特异性的 ToBRFV 单克隆抗体,建立了斑点酶联免疫吸附(dot-ELISA)、胶体金免疫层析试纸条(CGICS)2种检测方法。这2种方法均可特异性识别 ToBRFV,并且这2种方法与7种测试的烟草花叶病毒属病毒、3种常见的番茄侵染性病毒均无交叉反应^[38]。最新的集成化检测方法将一步法 RT-RAA 与基于 CRISPR/Cas12a 的侧向层析检测技术整合,可快速筛查、鉴别4种烟草花叶病毒属病毒,适用于番茄、辣椒病毒的田间检测。采用通用型 RT-RAA 引物组与4种特异性 CRISPR RNA(crRNA)的混合体系,结合便携式金属恒温箱、粗提核酸方法,可以在1h内同步鉴定辣椒轻型斑驳病毒(PMMoV)、ToBRFV、ToMV 和 ToMMV^[39]。基于 CRISPR/Cas12a 的检测技术,通过设计特异性 crRNA,可以鉴别 ToBRFV 与其近缘种 ToMV,该方法可以检测 5~30 ng RT-PCR 产物,并能特异性识别 ToMV 与 ToBRFV 的混合感染样本^[11]。TaqMan® 探针多重实时荧光定量 PCR

检测体系,可以同步鉴别番茄斑萎病毒(TSWV)、番木瓜花叶病毒(PepMV)和 ToBRFV。该体系采用 FAM、HEX 和 Cy5 等3种荧光标记的特异性探针,灵敏度高,与近缘病毒无交叉反应^[40]。基于 SYBR Green 的 RT-qPCR 检测方法,通过熔解曲线分析以提高检测的特异性,可以用于检测番茄种子中的 ToBRFV。新设计的特异性引物,具有高特异性、高灵敏度等特点,能够通过分析熔解曲线以区分 ToBRFV 与其他烟草花叶病毒。目前,研究者已经可以从 1 000 粒种子中检测到单粒污染的种子^[41]。

5 原有 TMV 抗病基因对 ToBRFV 的抗性分析

ToBRFV 是烟草花叶病毒属的重要成员。在番茄抗病毒育种研究中,针对 TMV、ToMV 抗性机制的研究已经较为深入。番茄 *Tm-1* 基因源自多毛番茄(*S. habrochaites*),位于2号染色体,呈不完全显性遗传,其编码的磷酸丙糖异构酶蛋白可以抑制病毒的复制^[42]。该基因对 ToBRFV 无抗性,但是这些抗性基因可能对突变株系有抗性作用。有研究者猜测,*Tm-1* 基因与在11号染色体上发现的基因座的相互作用是其对 ToBRFV 具有抗病性的主要原因^[43]。*Tm-2*、*Tm-2²* 来源于秘鲁番茄(*S. peruvianum*),位于9号染色体上,通过抑制病毒 MP 蛋白从而实现抗性^[44]。育种者通常用 *Tm-1*、*Tm-2*/*Tm-2²* 抗性蛋白有效阻碍 TMV、ToMV 在作物体内的扩散,并将抗性基因转育到番茄中,从而培育出对 TMV、ToMV 具有抗性的品种,减少作物受到的病毒感染^[42]。但是,*Tm-1*、*Tm-2*/*Tm-2²* 对 ToBRFV 均不具有抗病性,因此挖掘新的抗原基因是开展抗病育种的关键^[45]。分析认为,MP 区域的6个氨基酸残基对于逃避 *Tm-2²* 抗性基因的识别至关重要^[46]。通过生物信息学分析,确定参与 *Tm-2²* 和 ToBRFV MP 之间相互作用的关键氨基酸残基,并确定了可能产生更大结合亲和力的潜在 *Tm-2²* 突变。借助计算机三维(3D)结构预测、分子对接和结合能计算等方法,发现 *Tm-2²* 的 R350、H384、K385 残基与 MP 蛋白的相互作用密切相关。特别值得注意的是,*H384W*、*K385L* 这2个突变位点被认为是可能增强 *Tm-2²* 对 MP 蛋白亲和力的关键位点,这为开发抗 ToBRFV 的新种质提供了理论依据^[47]。

Tm-1、*Tm-2*/*Tm-2²* 都是抗 TMV 基因,2013 年发

现的 ToMMV 是首个突破 *Tm-2* 基因抗性的烟草花叶病毒属成员^[48]。然而, ToBRFV 对于含有 *Tm-2* 抗性基因的番茄的侵染能力比 ToMMV 强。有研究发现, ToBRFV 新的自然突变株系 ToBRFV-Tom2M-Jo 能突破多毛番茄、秘鲁番茄的抗性^[49]。有研究发现, ToBRFV 新的自然突变株系 ToBRFV-Tom2M-Jo 能突破多毛番茄、秘鲁番茄的抗性, 其基因组有 5 个核苷酸替换, 其中 2 个核苷酸替换导致 MP 蛋白的 2 个氨基酸发生变化, 这是病毒突破其抗性的原因。病毒突变导致寄主抗性消失或减弱是常见现象, 也有报道表明, 突变病毒株系可以破坏 *Tm-1*、*Tm-2*/*Tm-2*² 的抗性。通过对 215 个 ToBRFV 全长基因组序列进行分析发现, 在整个 ToBRFV 基因组中, 转换/颠换的比值为 2.07, 单核苷酸多态性(SNP)分布密度为 0.198。其中, MP 基因具有最高的转换/颠换比值(3.50), 该基因区段上的 SNP 分布密度为 0.218, 高于其他基因, 与 RNA 依赖性 RNA 聚合酶、外壳蛋白(最保守区域)相比, 显示出显著的核苷酸多样性, 表明 MP 基因可能受到潜在的进化压力, 或者具有较高的突变率^[50]。

辣椒 *L* 型等位基因参与对烟草花叶病毒抗性的调控^[51], 但是 ToBRFV 能够突破 *L1*、*L2* 基因介导的抗性^[4, 52]。携带 *L3* 或 *L4* 基因的辣椒植株接种 ToBRFV 后会产生过敏反应。在常温条件(约 25 °C)下, 含 *L1*、*L2*、*L3* 或 *L4* 等位基因的辣椒植株对 ToBRFV 表现出抗性, 但是当环境温度升高至 32 °C 及以上时, 这种抗性显著降低^[4]。因此, 环境温度可能是调控寄主抗病基因表达对 ToBRFV 的抗性的关键生态因子。Eldan 等^[53] 报道, ToBRFV 对于携带 *L* 等位基因的辣椒材料具有一定的侵染能力, 从接种叶片上可以观察到超敏反应, 并且 ToBRFV 对植株的侵染能力与果实的病症无关。

6 ToBRFV 抗病种质及抗病新基因的挖掘

ToBRFV 抗病种质的鉴定和抗病基因的挖掘, 可以推进抗病品种的培育进程。通过对 160 份番茄材料进行接种, 获得 29 份接种后没有发病表型的耐病种质和 1 份没有发病表型且病毒含量几乎为 0 的抗病种质。通过对耐病种质 VC532、抗病种质 VC554 进行遗传分析, 确定耐病基因受到单隐性遗传控制, 因此推测抗病种质的抗性至少由 2 个基因

调控。通过混池测序分析, 将耐病基因定位到番茄第 11 号染色体上^[43]。通过 161 份番茄种质的全基因组关联分析(GWAS), 鉴定出 6 个插入缺失标记(INDEL)、8 个 SNP 与 ToBRFV 病情严重程度显著相关。其中, 5 份材料接种后病情指数为 0, 但是病毒检测结果显示, 这些材料中的病毒含量不同, 表明这些材料表现为高耐病性而非完全抗性^[54]。LA5240 [潘那列番茄(*S. pennellii*)]接种 ToBRFV 后, 通过 ELISA 检测不到病毒, 表现出抗病性。对 LA5240 与自交系 LEA、TOP 进行回交自交系 BC2F6-8 的构建和定位分析, 找到 3 个数量性状位点(QTL)。其中, 在番茄 2 号染色体 *Tm-1* 区间附近定位到 1 个 QTL 位点, 另 2 个位点定位在番茄 3 号、7 号染色体上^[55]。

除上述研究外, 许多育种公司针对 ToBRFV 的抗病研究成果申请了相关专利。纽内姆通过对自有抗病番茄种质 SOURCE01 进行抗病基因的定位研究, 将抗病基因定位到番茄 2 号、11 号染色体上, 其中 2 号染色体上的抗病基因 *Rug-1* 与 *Tm-1* 定位区间重叠, 通过测序证实, 这 2 个基因具有很高的同源性, 推测 *Rug-1* 蛋白的变异增强了与 ToBRFV 复制蛋白的亲水性, 减少了病毒的繁殖^[56]。荷兰安莎公司通过对 912 份番茄种质进行 ToBRFV 抗性筛选, 发现多毛番茄种质 LYC4943 表现最佳, 该植株接种后没有发病表型, 通过 ELISA 检测不到病毒, 通过基因定位, 将抗病基因定位到番茄第 8 号染色体上, 抗病基因为显性遗传^[57]。瑞克斯旺公司通过 3 个对 ToBRFV 具有抗性的醋栗番茄的分离群体构建和抗病基因定位, 将抗病基因定位到番茄第 6 号、第 11 号、第 12 号染色体上, 3 个位点表现为不完全显性或其他遗传方式^[58-59]。先正达利用 ToBRFV 抗病种质 LA0483 [加拉帕戈斯番茄(*S. galapagense*)]与感病材料构建的分离群体, 在 1 号染色体上定位到 1 个 QTL1 位点, 该位点为隐性遗传, 利用开发的 SNP 筛选纯合子植株, 可以获得对 ToBRFV 抗病的植株^[60]。利马格兰利用海泽拉的番茄品种, 在番茄第 6 号、第 9 号、第 11 号染色体上定位到 3 个隐性遗传的 QTLs^[61]; 随后又在醋栗番茄材料 [英国食品工业与海洋细菌菌种保藏中心(NCIMB)保藏号: 43591] 中定位到 2 个与 ToBRFV 相关的 QTL 位点, 其中 9 号染色体上的 QTL9 为显性遗传, 11 号染色体上的 QTL11 表现为隐性遗传^[62]。此外, 利马格

兰公司通过创制 TM-2-2 蛋白的不同变体,利用分别转入突变基因与 ToBRFV 的 MP 基因的农杆菌在烟草叶片进行瞬时表达,通过过敏性反应分析突变基因是否与病毒的运动蛋白结合。结果证实,通过随机突变或定点突变等方式,对 TM-2-2 基因最后约 750 bp 进行突变处理,产生的多个单个氨基酸变异的突变体可以与 ToBRFV 的 MP 产生过敏反应,植株在获得对 ToBRFV 抗性的同时,仍保留对 TMV、ToMV 的抗性^[63]。北京博纳东方农业科技发展有限公司与河南农业大学等单位合作,通过抗感病材料构建了分离群体,通过 BSA-seq 分析在番茄的 11 号染色体上定位到抗病基因,在精细定位区间内只分布了 1 个候选基因 *TRB11* (*Solyc11g020100*)。通过 VIGS 分析可知,对抗病基因进行沉默处理后,抗病材料的抗性降低^[64];此外,该研究团队在番茄 5 号染色体上的研究发现,对 *TBR5* 基因进行基因编辑处理可以提高番茄植株对 ToBRFV 的抗性^[65]。抗病基因对于育种企业具有重大意义,目前已经成为展现品种优势、抢占市场先机,甚至是形成种业垄断的关键,这也更加突显了中国在抗 ToBRFV 基因挖掘方面开展研究的紧迫性。

多组学分析可以挖掘病毒入侵时寄主的关键基因,是研究病毒作用机制和寄主响应机制的重要手段。通过分析褐色皱纹果病毒感染对番茄叶片离子组、转录组的影响,发现抗病番茄植株叶片中的铁、镍含量显著高于感病植株;通过转录组分析发现,与铁稳态、脱落酸途径相关的基因在抗病植株中上调表达,由此推测 3 个关键基因 *Solyc02g068590.3.1* (K^+ 离子转运蛋白编码基因)、*Solyc01g111890.3.1* (富含亮氨酸重复序列基因)和 *Solyc02g061770.4.1* (几丁质酶编码基因)的错义突变与抗病性相关^[66]。对感染 ToBRFV 21 d 的番茄叶片与作为对照的番茄叶片进行比较转录组分析,结果发现,植物感染 ToBRFV 后,共鉴定出 522 个差异表达基因(DEG),主要参与伤口响应、胁迫应答、蛋白质折叠和防御反应等生物学过程。目前研究人员已经筛选出 10 个 DEG 并通过了 qRT-PCR 验证,为番茄叶片响应 ToBRFV 感染提供了候选基因或信号通路^[67]。

植物抗病基因通过识别病毒相关蛋白质而产生抗病性,病毒序列的变异可能会突破植株的抗性。在日本、欧洲分离到的 2 个 ToMV 毒株能够克服 *Tm-2/Tm-2²* 介导的抗性。通过基因组测序分析发

现,ToMV 的 MP 中的 3 个关键氨基酸突变是使其突破植物抗性的主要原因^[68]。通过对田间抗病、感病番茄样品进行 ToBRFV 病毒检测,发现抗病种质 E15C.42785 的阈值循环数(*C_q* 值)较低,病毒含量较高,表明其原有抗性已经被病毒突破。通过高通量测序分析发现,该突破性病毒分离株的 MP 在第 82 位发生了单个氨基酸的突变^[69]。由此可见,随着病毒的变异,需要制定更加有效的抗病策略。

聚合多个抗病基因是提高植物对病毒的持久抗性的重要策略,但是在育种过程中需要花费大量时间来进行多基因聚合。病毒在植物体内的增殖依赖于宿主感病基因的参与,因此这些感病基因的缺失可以获得更持久的抗性^[70]。拟南芥中的 *TOM1*、*TOM3* 基因编码的蛋白质与 TMV 复制酶解旋酶结构域互作后,形成病毒复制复合体,对烟草花叶病毒属的繁殖至关重要^[71-72]。敲除 *TOM1/TOM3* 后,几乎会完全抑制烟草花叶病毒属病毒的复制。敲除番茄 *SITOM1a/SITOM3* 后,双突变株系对 ToBRFV 表现出抗性^[73]。当 4 个 *TOM1* 同源物中的任何 3 个被破坏时,ToBRFV 外壳蛋白的积累量大幅减少。在 3 个关键基因位点同时发生突变的三突体材料中,出现了能够突破植物抗性的突变病毒,但是这些突变病毒无法侵染四重突变植物,四重突变植物的抗性更持久,这为通过基因编辑创制 ToBRFV 抗病种质提供了方案^[74]。

7 ToBRFV 的防治

目前,ToBRFV 已经被列入中国相关检疫名录,可以遏制病毒进一步通过商品、种子等传入中国,对于已经发病的区域起到了防止病毒进一步蔓延的作用。在生产过程中,通过种植抗病品种,可以从根源解决病毒的危害。播种前对种子进行消毒是防治病毒传播的有效方法。Davino 等^[25] 通过研究证明,70 °C 以上的热处理和 2.5% 次氯酸钠化学处理 15 min 对种子进行消毒是有效的。Samarah 等^[75] 研究后确定,用 2% 盐酸(HCl)处理 30 min 或用 10% 磷酸三钠溶液(TSP)处理 3 h 可对种子进行有效消毒。

对于已经发生 ToBRFV 危害的区域,应对受污染的土壤、农具等进行消毒。种植感染病毒植株的土壤通常是感染源,当土壤 pH 值高于 10 时会影响 ToBRFV 的颗粒形态、基因组完整性和病毒感染性。

用碱性氯化磷酸三钠溶液处理受 ToBRFV 污染的土壤,可极大减少土壤的病毒感染概率,增强 ToBRFV 污染后的土壤修复能力^[76]。

在田间管理过程中,工具、棚室等都可能因接触感染植株而携带病毒。研究发现,用戊二醛、季铵化合物消毒剂处理温室物品后,可在 1 h 内对所有接触表面实现有效消毒。对于多数其他消毒剂而言,在相同作用时间下,也能对除混凝土外的所有表面起到消毒作用。此外,将塑料托盘在 90 °C 热水中浸泡 5 min,可使 ToBRFV 失活^[77]。关于低温等离子体臭氧处理技术的研究发现,其对 ToBRFV 的灭活效果与病毒浓度、臭氧暴露时间密切相关。在高病毒质量浓度条件(按 1:100 的比例稀释接种物)下,即使用较高的臭氧质量浓度(0.6 mg/L 和 1.0 mg/L)并延长处理时间至 72 min,也仅能实现部分灭活效果。在中等质量浓度病毒条件(按 1:1 000 的比例稀释接种物)下,用 0.6 mg/L 或 1.0 mg/L 臭氧处理 48 min 即可完全抑制病毒的活性。当病毒的质量浓度较低(按 1:10 000 的比例稀释接种物)时,仅需 24 min 的臭氧暴露处理就能使病毒完全灭活^[78]。

一些植物的提取物能有效灭活 ToBRFV。Iobbi 等^[79]分析了 4 种商业大蒜中的甲醇提取物,发现意大利大蒜 Aglio di Vessalico 与法国大蒜品种 Messidrome 和 Messidor 提取物均显示出灭活 ToBRFV 的能力。小花风车子叶片的甲醇提取物在高温碱性条件下自氧化产生的主要产物 4-羟基苯甲酸,也被证实具有抗病毒活性。通过番茄植株进行机械接种试验发现,这些提取物能使病毒颗粒降解,使 ToBRFV 丧失感染能力^[80]。综上,提取物对病毒的抗性可能是病毒外壳蛋白分解的结果。

8 展望

中国是全球最大的番茄生产国,产量占全球的 1/3,番茄产业已经成为中国强农富民的支柱产业,在中国的农业生产中有着重要位置。防治 ToBRFV 等病毒病是保障番茄安全生产的前提。将来,应在中国番茄主产区进一步加强对 ToBRFV 的监测力度,明确该病毒在中国的发生及分布情况,并在番茄主产区加强对该病毒的动态跟踪与监测,同时结合实际需求,制定科学合理的检疫防治措施,严防 ToBRFV 的传播。由于 ToBRFV 能够突破 *Tm-1*、

Tm-2/Tm-2² 的抗性,因此应尽快开展关于 ToBRFV 侵染、传播、致病机制等的基础研究,加强感病基因、抗病基因的深入挖掘,建立多基因聚合育种技术和基因编辑等抗病生物育种技术,加快培育具有自主知识产权的番茄新品种,从而保障中国的番茄种业安全。

参考文献:

- [1] 刘建平,梁俊强. 番茄褐色皱纹果病毒病的发生特点及防控要点[J]. 河南农业,2024(5):41.
- [2] 马兆红. 从生产市场需求谈我国番茄品种的变化趋势[J]. 中国蔬菜,2017(3):1-5.
- [3] 郭文忠. 聚焦番茄产业症结,调整生产结构布局[J]. 山西农业大学学报(自然科学版),2023,43(5):1-2.
- [4] LURIA N, SMITH E, REINGOLD V, et al. A new Israeli tobamovirus isolate infects tomato plants harboring *Tm-22* resistance genes [J]. *PLoS One*,2017,12(1):e0170429.
- [5] SALEM N, MANSOUR A, CIUFFO M, et al. A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan [J]. *Archives of Virology*,2016,161(2):503-506.
- [6] LEVITZKY N, SMITH E, LACHMAN O, et al. The bumblebee *Bombus terrestris* carries a primary inoculum of Tomato brown rugose fruit virus contributing to disease spread in tomatoes [J]. *PLoS One*,2019,14(1):e0210871.
- [7] MAGAÑA-ÁLVAREZ A A, PÉREZ-BRITO D, VARGAS-HERNÁNDEZ B Y, et al. Detection of tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) in solanaceous plants in Mexico [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*,2021,128(6):1627-1635.
- [8] YAN Z Y, MA H Y, HAN S L, et al. First report of tomato brown rugose fruit virus infecting tomato in China [J]. *Plant Disease*,2019,103(11):2973.
- [9] GUO H Y, DONG X, WANG Z P, et al. First report of tomato brown rugose fruit virus infecting *Solanum lycopersicum* in North-east China [J]. *Plant Disease*,108(2):542.
- [10] 闫志勇,牟修岐,赵梅胜,等. 番茄褐色皱纹果病毒胶体金免疫试纸条的研制[J]. 植物病理学报,2022,52(6):976-983.
- [11] 马菲,白娟,孙双艳,等. 世界各国应对番茄褐色皱纹果病毒跨境传播采取的植物检疫措施分析及启示[J]. 生物安全学报,2022,31(4):295-299.
- [12] 李献锋,于璇,冯黎霞,等. 番茄褐色皱纹果病毒 TaqMan 荧光定量 RT-PCR 检测方法的建立及应用[J]. 植物保护,2023,49(6):185-193.
- [13] 董雪. 番茄响应 ToBRFV 侵染的多组学分析及抗病相关基因研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2024.
- [14] ALON D M, HAK H, BORNSTEIN M, et al. Differential detection of the tobamoviruses tomato mosaic virus (ToMV) and tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) using CRISPR-Cas12a [J]. *Plants*,2021,10(6):1256.

- [15] MENZEL W, KNIERIM D, WINTER S, et al. First report of tomato brown rugose fruit virus infecting tomato in Germany[J]. New Disease Reports, 2019, 39(1):1.
- [16] CHANDA B, GILLIARD A, JAISWAL N, et al. Comparative analysis of host range, ability to infect tomato cultivars with *Tm-2²* gene, and real-time reverse transcription PCR detection of tomato brown rugose fruit virus[J]. Plant Disease, 2021, 105(11):3643-3652.
- [17] 石钰杰, 马子玥, 杨秀玲, 等. 警惕番茄褐色皱纹果病毒在我国的传播和危害[J]. 植物保护, 2022, 48(6):42-48.
- [18] CULTRONA M, BONINI N, PACIFICO D, et al. First report of *Convolvulus arvensis* and *Polycarpon tetraphyllum* as natural hosts of tomato brown rugose fruit virus[J]. Plant Disease, 2024, 108(3):827.
- [19] VASQUEZ GUTIERREZ U, LÓPEZ LÓPEZ H, FRÍAS TREVIÑO G A, et al. Biological exploration and physicochemical characteristics of tomato brown rugose fruit virus in several host crops[J]. Agronomy, 2024, 14(2):388.
- [20] SALEM N M, ABUMUSLEM M, TURINA M, et al. New weed hosts for tomato brown rugose fruit virus in wild Mediterranean vegetation[J]. Plants, 2022, 11(17):2287.
- [21] 肖雨晴, 吕高莹, 李树军, 等. 番茄褐色皱纹果病毒 (ToBRFV) 云南建水分离物鉴定及全基因组序列分析[J]. 植物病理学报, 2025, 55(2):194-202.
- [22] DOMBROVSKY A, SMITH E. Seed transmission of tobamoviruses: aspects of global disease distribution [M]. London: IntechOpen, 2017.
- [23] SALEM N M, SULAIMAN A, SAMARAH N, et al. Localization and mechanical transmission of tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds[J]. Plant Disease, 2022, 106(1):275-281.
- [24] Klap C, LURIA N, SMITH E, et al. The potential risk of plant-virus disease initiation by infected tomatoes[J]. Plants, 2020, 9(5):623.
- [25] DAVINO S, CARUSO A G, BERTACCA S, et al. Tomato brown rugose fruit virus: seed transmission rate and efficacy of different seed disinfection treatments[J]. Plants, 2020, 9(11):1615.
- [26] MEHLE N, BACNIK K, BAJDE I, et al. Tomato brown rugose fruit virus in aqueous environments-survival and significance of water-mediated transmission[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1187920.
- [27] 张宇, 张松柏, 张德咏, 等. 番茄褐色皱纹果病毒的发生分布及防控对策[J]. 中国蔬菜, 2020(5):12-17.
- [28] PANNO S, RUIZ-RUIZ S, CARUSO A G, et al. Real-time reverse transcription polymerase chain reaction development for rapid detection of Tomato brown rugose fruit virus and comparison with other techniques[J]. PeerJ, 2019, 7:e7928.
- [29] CARUSO A G, TORTORICI S, DAVINO S, et al. The invasive tomato pest *Tuta absoluta* can transmit the emergent tomato brown rugose fruit virus[J]. Entomologia Generalis, 2024, 44(2):289-296.
- [30] 向婷婷, 周忠林, 廖钢, 等. 重大入侵害虫番茄潜叶蛾绿色防控研究进展[J]. 环境昆虫学报, 2025, 47(1):1-11.
- [31] VAN DAMME M, ZOIS R, VERBEEK M, et al. Directions from nature: how to halt the tomato brown rugose fruit virus[J]. Agronomy, 2023, 13(5):1300.
- [32] CARUSO A G, BERTACCA S, PARRELLA G, et al. Tomato brown rugose fruit virus: a pathogen that is changing the tomato production worldwide[J]. Annals of Applied Biology, 2022, 181(3):258-274.
- [33] SALEM N M, CAO M J, ODEH S, et al. First report of tobacco mild green mosaic virus and tomato brown rugose fruit virus infecting *Capsicum annuum* in Jordan[J]. Plant Disease, 2020, 104(2):601.
- [34] DORNAI D, MINGELGRIN U, FRENKEL H, et al. Direct quantification of unadsorbed viruses in suspensions of adsorbing colloids with the enzyme-linked immunosorbent assay[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1993, 59(9):3123-3125.
- [35] 刘勇, 李凡, 李月月, 等. 侵染我国主要蔬菜作物的病毒种类、分布与发生趋势[J]. 中国农业科学, 2019, 52(2):239-261.
- [36] 向伟勇. 番茄褐色皱纹果病毒对中国番茄产业的潜在威胁及预防措施[J]. 湖北农业科学, 2021, 60(2):247-251.
- [37] CAO Y H, WENG H T, RAO S F, et al. Rapid and visual field diagnosis of tomato brown rugose fruit virus using reverse transcription recombinase aided amplification (RT RAA) combined with lateral flow strips (LFS)[J]. Crop Protection, 2023, 173:106355.
- [38] ZHAO X R, WU J Y, MA Z Y, et al. Development and application of monoclonal antibody-based dot-ELISA and colloidal gold immunochromatographic strip for rapid, specific, and sensitive detection of tomato brown rugose fruit virus[J]. Journal of Virological Methods, 2024, 323:114841.
- [39] ZHAO Z X, WANG S Y, DONG Z, et al. One-step reverse-transcription recombinase-aided amplification CRISPR/Cas12a-based lateral flow assay for fast field screening and accurate differentiation of four major tobamoviruses infecting tomato and pepper[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71(45):17025-17035.
- [40] CAYAK H N, FIDAN H. Multiplex PCR methods for simultaneous detection of tomato brown rugose fruit virus, tomato spotted wilt virus and pepino mosaic virus[J]. Journal of Phytopathology, 2024, 172(3):e13327.
- [41] OTA E, SHINOSAKA H, ISHIBASHI K, et al. Development and evaluation of a SYBR Green-based RT-qPCR assay with a specific primer set for tomato seed testing against tomato brown rugose fruit virus[J]. Journal of General Plant Pathology, 2025, 91(3):160-170.
- [42] DE RONDE D, BUTTERBACH P, KORMELINK R. Dominant resistance against plant viruses[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5:307.
- [43] ZINGER A, LAPIDOT M, HAREL A, et al. Identification and

- mapping of tomato genome loci controlling tolerance and resistance to tomato brown rugose fruit virus [J]. *Plants*, 2021, 10(1):179.
- [44] CHEN T Y, LIU D, NIU X L, et al. Antiviral resistance protein Tm-2² functions on the plasma membrane [J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(4):2399-2410.
- [45] HAK H, SPIEGELMAN Z. The tomato brown rugose fruit virus movement protein overcomes Tm-2² resistance in tomato while attenuating viral transport [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2021, 34(9):1024-1032.
- [46] YAN Z Y, MA H Y, WANG L, et al. Identification of genetic determinants of tomato brown rugose fruit virus that enable infection of plants harbouring the Tm-2² resistance gene [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2021, 22(11):1347-1357.
- [47] RIVERA-MÁRQUEZ K, NÚÑEZ-MUÑOZ L A, CALDERÓN-PÉREZ B, et al. Bioinformatic-based approach for mutagenesis of plant immune Tm-2² receptor to confer resistance against tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:984846.
- [48] LI R G, GAO S, FEI Z J, et al. Complete genome sequence of a new tobamovirus naturally infecting tomatoes in Mexico [J]. *Genome Announcements*, 2013, 1(5):e00794-13.
- [49] JEWEHAN A, KIEMO F W, SALEM N, et al. Isolation and molecular characterization of a tomato brown rugose fruit virus mutant breaking the tobamovirus resistance found in wild *Solanum* species [J]. *Archives of Virology*, 2022, 167(7):1559-1563.
- [50] GHORBANI A. Genetic analysis of tomato brown rugose fruit virus reveals evolutionary adaptation and codon usage bias patterns [J]. *Scientific Reports*, 2024, 14(1):21281.
- [51] KENYON L, KUMAR S, TSAI W S, et al. Virus diseases of peppers (*Capsicum* spp.) and their control [J]. *Advances in Virus Research*, 2014(90):297-354.
- [52] HAKAN F, PELIN S, KUBRA Y, et al. Robust molecular detection of the new tomato brown rugose fruit virus in infected tomato and pepper plants from Turkey [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20(8):2170-2179.
- [53] ELDAN O, OFIR A, LURIA N, et al. Pepper plants harboring *L* resistance alleles showed tolerance toward manifestations of tomato brown rugose fruit virus disease [J]. *Plants*, 2022, 11(18):2378.
- [54] TOPCU Y, YILDIZ K, KAYIKCI H C, et al. Deciphering resistance to tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) using genome-wide association studies [J]. *Scientia Horticulturae*, 2025, 341:113968.
- [55] ROCHSAR E, TORGEMAN S, BANDEL K, et al. Tissue-specific resistance and susceptibility to the tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) conferred by *Solanum pennellii* loci [J]. *BMC Plant Biology*, 2025, 25(1):51.
- [56] MILLENAAR F, VREDENBREGT P, ALTENA J, et al. *Solanum lycopersicum* plants having improved tobamovirus resistance; WO2021/213892 [P]. 2021.
- [57] YKEMA M, VERWEIJ C W, DE LA FUENTE VAN BENTEM S, et al. Tomato plant resistant to tomato brown rugose fruit virus; US12018269 [P]. 2024-06-25.
- [58] HAMELINK R, KALISVAART J, RASHIDI H. ToBRFV resistant tomato plant; WO2019/110130 A1 [P]. 2019.
- [59] HAMELINK R, KALISVAART J, RASHIDI H. ToBRFV resistant tomato plant; WO2019/110821 A1 [P]. 2019.
- [60] ALBERT E, LABOUREY C. Novel tomato plants with ToBRFV resistance; WO2025/012157 A1 [P]. 2025.
- [61] ASHKENAZI V, ROTEM Y, ECKER R, et al. Tolerance in plants of *Solanum lycopersicum* to the tobamovirus tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV); WO2018/219941 A1 [P]. 2018.
- [62] FONTANET L, SKONECZKA J, LIONNETON E, et al. Resistance in plants of *Solanum lycopersicum* to the ToBRFV; WO2021/245282 A1 [P]. 2021.
- [63] LINDBO J. Tomato plants resistant to ToBRFV, TMV, ToMV and ToMMV and corresponding resistance genes; US20240049668 [P]. 2024-02-15.
- [64] 贾芝琪, 李 营, 王盼乔, 等. 与番茄褐色皱纹果病毒抗性相关的 SNP 位点、*TBR11* 基因及应用; CN116732220A [P]. 2023-09-12.
- [65] 康东木, 李纪锁, 贾芝琪, 等. 番茄 *TBR5* 基因、抗性相关 SNP 位点及应用; CN119061176A [P]. 2024-12-03.
- [66] THAKARE A P, DELLA LUCIA M C, MULAGALA C, et al. Omics based approaches to decipher the leaf ionome and transcriptome changes in *Solanum lycopersicum* L. upon tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) infection [J]. *PLoS One*, 2024, 19(11):e0313335.
- [67] WANG D H, CHEN M L, PENG J J, et al. Transcriptome analysis of tomato leaves reveals candidate genes responsive to tomato brown rugose fruit virus infection [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(7):4012.
- [68] WEBER H, SCHULTZE S, PFITZNER A J. Two amino acid substitutions in the tomato mosaic virus 30-kilodalton movement protein confer the ability to overcome the Tm-2(2) resistance gene in the tomato [J]. *Journal of Virology*, 1993, 67(11):6432-6438.
- [69] ZISI Z, GHIJSELINGS L, VOGEL E, et al. Single amino acid change in tomato brown rugose fruit virus breaks virus-specific resistance in new resistant tomato cultivar [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15:1382862.
- [70] ECKARDT N A. Plant disease susceptibility genes? [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(9):1983-1986.
- [71] YAMANAKA T, IMAI T, SATOH R, et al. Complete inhibition of tobamovirus multiplication by simultaneous mutations in two homologous host genes [J]. *Journal of Virology*, 2002, 76(5):2491-2497.
- [72] NISHIKIORI M, DOHI K, MORI M, et al. Membrane-bound tomato mosaic virus replication proteins participate in RNA synthesis and are associated with host proteins in a pattern distinct from those that are not membrane bound [J]. *Journal of Virology*, 2006, 80(17):8459-8468.

- [73] KRAVCHIK M, SHNAIDER Y, ABEBIE B, et al. Knockout of SITOM1 and SITOM3 results in differential resistance to tobamovirus in tomato[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2022, 23(9): 1278-1289.
- [74] ISHIKAWA M, YOSHIDA T, MATSUYAMA M, et al. Tomato brown rugose fruit virus resistance generated by quadruple knockout of homologs of TOBAMOVIRUS MULTIPLICATION1 in tomato [J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(2): 679-686.
- [75] SAMARAH N, SULAIMAN A, SALEM N M, et al. Disinfection treatments eliminated tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2021, 159(1): 153-162.
- [76] MOLAD O, SMITH E, LURIA N, et al. Studying tomato brown rugose fruit virus longevity in soil and virion susceptibility to pH treatments helped improve virus control by soil disinfection [J]. *Plant and Soil*, 2024, 505(1): 543-558.
- [77] SKELTON A, FREW L, WARD R, et al. Tomato brown rugose fruit virus; survival and disinfection efficacy on common glasshouse surfaces[J]. *Viruses*, 2023, 15(10): 2076.
- [78] ZHOU J, GILLIARD A, LING K S. Tomato brown rugose fruit virus is transmissible through a greenhouse hydroponic system but may be inactivated by cold plasma ozone treatment[J]. *Horticulturae*, 2024, 10(4): 416.
- [79] IOBBI V, SANTORO V, MAGGI N, et al. Characterization of sulfur compounds and antiviral activity against tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) of Italian "Vessalico" garlic compared to other cultivars and Landrace[J]. *LWT*, 2023, 174: 114411.
- [80] IOBBI V, LANTERI A P, MINUTO A, et al. Autoxidation products of the methanolic extract of the leaves of *Combretum micranthum* exert antiviral activity against tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) [J]. *Molecules*, 2022, 27(3): 760.

(责任编辑:徐 艳)