番茄褐色皱纹果病毒的检测策略优化及抗性机制研究进展

宋 悦 华明艳 宋兰芳 崔少杰 孙海波 金凤媚*

（天津市农业科学院，天津 300192）

摘要：番茄褐色皱纹果病毒（tomato brown rugose fruit virus，ToBRFV）是一种新兴且快速传播的RNA病毒，可侵染番茄*Solanum lycopersicum*和辣椒*Capsicum annuum*等茄科作物，其中番茄为主要寄主。该病毒会导致作物严重减产，对全球番茄生产构成威胁。ToBRFV于2015年春季在约旦的温室番茄植株中被发现，其首次暴发可追溯至2014年的以色列。截至目前，该病毒已在全球四大洲至少35个国家被报道。该文系统梳理并综述了ToBRFV的生物学特性、致病机理、检测方法、抗性机制、育种策略以及寄主响应等领域的研究进展以及未来发展趋势，以期为ToBRFV的精准检测和长效防控提供理论参考。

关键词：番茄；番茄褐色皱纹果病毒；抗性机制；抗病育种

Tomato brown rugose fruit virus: research progress in optimization of detection strategies and resistance mechanisms

Song Yue Hua Mingyan Song Lanfang Cui Shaojie Sun Haibo Jin Fengmei*

（Tianjin Academy of Agricultural Sciences, Tianjin 300192, China）

Abstract: Tomato brown rugose fruit virus (*Tobamovirus fructirugosum*, ToBRFV) is an emerging and rapidly spreading RNA virus that infects solanaceous crops such as tomato and pepper, with tomato as the primary host. The virus causes severe yield losses and poses a significant threat to global tomato production. ToBRFV was first identified in greenhouse-grown tomato plants in Jordan in the spring of 2015, while its first outbreak can be traced back to Israel in 2014. To date, this virus has been reported in at least 35 countries across four continents worldwide. This review systematically summarizes and discusses the latest research progress and future development trends in key areas related to ToBRFV, including its biological characteristics, pathogenic mechanisms, detection methods, resistance mechanisms, breeding strategies, and host responses. It aims to provide theoretical reference for the accurate detection and long-term effective control of ToBRFV.

Key words: tomato; tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV); resistance mechanism; disease-resistant breeding

番茄褐色皱纹果病毒（tomato brown rugose fruit virus，*Tobamovirus fructirugosum*，ToBRFV）隶属于烟草花叶病毒属*Tobamovirus*，是一种极具破坏性的单链正义RNA病毒，主要侵染番茄*Solanum lycopersicum*和辣椒*Capsicum annuum*等茄科作物，其中番茄作为首要的自然寄主，感染病毒后受害最为严重（Salem et al.，2016）。该病毒自发现以来，因其稳定性和传播能力快速蔓延，不仅植株出现叶片

基金项目：国家重点研发计划项目（2023YFD1201503），天津市重点研发计划项目（23YFZCSN00160）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：jinfm414@163.com

收稿日期：2025-12-19

花叶畸形、茎秆坏死、果实褐皱凹陷等症状，还会造成30%~70%的产量损失，严重时甚至绝收；还引起果实表皮粗糙、着色不均，从而影响品质，使得产品失去商品价值，已成为全球番茄产业可持续发展的重大威胁。

ToBRFV的传播与扩散十分快速和广泛，该病毒于2015年春季在约旦温室种植的番茄中首次被正式鉴定（Salem et al.，2016）。该病毒可以潜伏于种皮或胚乳，通过种子传播；也可以通过园艺操作中的工具摩擦、植株间碰撞等机械接触传播，再加上全球种子贸易的高频流动，ToBRFV在短时间内就实现了跨区域扩散。截至目前，已在亚洲、欧洲、美洲、非洲四大洲至少35个国家和地区被发现，部分产区因缺乏有效防控措施，病毒已形成常态化流行态势（Zhang et al.，2022）。

基于ToBRFV对茄科作物产业的严重冲击，相关领域已成为近年来的研究热点。本文基于近年来的研究成果，系统梳理并综述ToBRFV的核心生物学特性、致病机理、检测技术、抗性机制、抗病育种策略以及寄主响应等领域的研究进展，并结合当前研究瓶颈对未来发展趋势进行展望，以期为该病毒的田间精准检测、早期预警、长效防控提供理论参考，同时为抗ToBRFV作物新品种的培育提供实践借鉴。

1 ToBRFV的生物学特性与致病机理

ToBRFV是近年来新出现的一种病毒，严重影响番茄的生长，造成番茄产量下降，带来经济损失。该病毒首先于2014年在以色列暴发，于2015年在约旦被分离鉴定（Salem et al.，2016；Luria et al.，2017），2018年在墨西哥和南加州种植的番茄和辣椒中都被检测到，随后迅速蔓延至全国的种植区，在多个国家均发现该病毒的侵染，且均未清除成功（Ling et al.，2019；Zhang et al.，2022）。ToBRFV的基因组序列和烟草花叶病毒属的其他种病毒十分相似，例如番茄花叶病毒（tomato mosaic virus，ToMV）、烟草花叶病毒（tobacco mosaic virus，TMV）等，ToBRFV基因组由一段长约6 400 bp的单链正义RNA分子组成，包含4个开放阅读框（open reading frames，ORF），其中，ORF1和ORF2编码的蛋白质主要负责病毒复制，ORF2编码的蛋白质其C端含有1个RNA依赖的RNA聚合酶（RNA-dependent RNA polymerase，RdRP）结构域，ORF3和ORF4分别编码病毒的运动蛋白（movement protein，MP）和外壳蛋白（coat protein，CP）（Salem et al.，2016）。

除番茄和辣椒寄主外，苋科、夹竹桃科、菊科和茄科等植物均能被ToBRFV侵染（Chanda et al.，2021；Yan et al.，2021a）。番茄感染ToBRFV后，能引起不同类型的症状，叶片常常表现出花叶、深绿色疱状凸起和叶片变窄的特征；番茄花柄、花萼和叶柄上出现坏死斑及茎部出现的纵向坏死症也可能是病毒感染后的症状。番茄果实则表现出褐色皱纹或出现斑块（Salem et al.，2016；Ma et al.，2021）。在自然条件下，常常伴随着植物病毒的混合感染，许多病毒表现出相似的症状，因此，仅靠观察植物的外部症状难以判断病毒感染的类型。选择合适的检测手段鉴定病毒的感染类型，针对性的采取预防和治疗手段有着十分重要的意义（石钰杰等，2022）。

2 ToBRFV检测技术研究进展

ToBRFV可以通过机械摩擦、种子、果实等多种途径传播，迅速扩散（Panno et al.，2020）。近期研究发现，水媒介也可能传播该病毒（Mehle et al.，2023）。为有效防控ToBRFV的传入与扩散，亟需建立快速、特异、灵敏的检测方法，以实现该病毒的早期精准检测。口岸检疫与田间（温室、露地）监测是防控ToBRFV的重要环节。因其在不同番茄品种中的症状表现差异显著，且易与ToMV、番茄斑驳花叶病毒（tomato mottle mosaic virus，ToMMV）等混淆，仅依靠肉眼观察症状的检测方式可靠性较低（范真真等，2025）。因此，针对低浓度病毒及感染潜伏期的早期精准检测，是防止ToBRFV传入与扩散的关键。目前国内外已开发出多种手段用于ToBRFV的鉴定与检测，主要包括分子生物学以及血清学检测方法（石钰杰等，2022）。

2.1 分子生物学检测技术

在分子生物学检测技术中，基于核酸的检测方法应用最广泛，主要通过核酸扩增与特异性识别实现病毒精准检出。半定量PCR是一种常用的检测手段，由此延伸出的多重PCR，可以同时检测除了ToBRFV病毒之外的其他病毒，如TMV、ToMV和番茄斑萎病毒（tomato spotted wilt virus，TSWV）等（Tiberini et al.，2022；Yan et al.，2021a）。实时荧光定量PCR（real-time quantitative PCR，RT-qPCR）是一种比较经典的检测手段，在此基础上发展出数字PCR，其通过分割样本和终点计数的方式，可以实现绝对定量，进一步提高了灵敏度（Vargas-Hernández et al.，2022）。以上这2种PCR方法均具有较高的灵敏度和特异性，可用于检测种子、叶片和果实中的

ToBRFV。基于核酸扩增的检测技术也被多个组织纳入ToBRFV的标准诊断流程(Luigi et al.,2022),这些检测技术灵敏度高,适用于实验室精准检测ToBRFV的RNA,但对试验设施、试验条件等都有一定的要求,无法在田间直接使用,不适用于现场检测(Vargas-Hernández et al.,2022)。因此,ToBRFV检测技术需要朝向特异、灵敏、低成本以及现场可用的方向优化。环介导等温扩增(reverse transcription loop-mediated isothermal amplification PCR, RT-LAMP-PCR)技术,对设备的依赖程度显著降低,该技术通过在恒定温度下特异性扩增靶标核酸实现ToBRFV病毒的快速检测,可用于田间ToBRFV的检测,其灵敏度和特异性与RT-qPCR相当,但是容易出现假阳性(Hong et al.,2021;Rizzo et al.,2021)。

除传统核酸扩增技术外,近年来快速发展的成簇规律间隔短回文重复序列-CRISPR关联蛋白(clustered regularly interspaced short palindromic repeats and CRISPR-associated,CRISPR-Cas)系统也为ToBRFV检测提供了新策略,进一步拓展了高特异性检测技术的发展路径。结合CRISPR技术,引入病毒的CrRNA(CRISPR RNA)序列,可以进一步提升核酸检测的特异性,用于病毒检测(Bernabé-Orts et al.,2022)。值得关注的是,利用Cas蛋白的反式切割特性,将病毒存在转化为可见信号,也是检测ToBRFV病毒的一种新兴手段。例如,通过重组酶聚合酶扩增(recombinase polymerase amplification, RPA)-CRISPR-Cas(12a/9)-侧流层析(lateral flow assay,LFA)联用体系,可以实现ToBRFV病毒的快速、特异性可视化检测。该体系过程简单,无需复杂仪器,通过LFA试纸条即可实现阳性或阴性的可视化判断,适配田间现场诊断需求(Besati et al.,2025)。此外,利用Cas13a蛋白可以实现对RNA样本的直接检测,这一技术无需逆转录或预扩增,通过特异性切割RNA,同步触发荧光探针的切割与信号释放,结合人工智能(artificial Intelligence,AI)驱动设计CrRNA的技术,可以实现高灵敏度、高特异性的检测,但是目前使用成本较高(Karimi et al.,2025)。高通量测序和透射电子显微镜技术也是检测ToBRFV病毒的一种手段,但对试验设施有更高的要求,且检测过程的时间成本与经济成本均显著增加(Zhang et al.,2022),因此其实际应用场景受到极大限制。

2.2 血清学检测技术

除分子检测手段外,基于ToBRFV CP的血清学方法同样是检测ToBRFV的重要技术手段,该方法操作简便且检测成本低,具备重要的实用价值,包括酶联免疫吸附试验(enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA)以及胶体金免疫试纸条(colloidal gold immunochromatography strip, CGICS)方法(闫志勇等,2022)。ELISA检测方法快速、灵敏、经济实用,但由于相似的病毒粒子形态和血清学交叉反应,常常无法对其他烟草花叶病毒属病毒进行区分,这种检测方法的优化依赖于高质量的抗体。目前研究出了针对病毒CP片段的单克隆抗体,有效提高了该方法的特异性(Bernabé-Orts et al.,2021)。近期有研究成功制备了针对ToBRFV的高特异性、高灵敏度的单克隆抗体,该抗体可避免与其他烟草花叶病毒属病毒产生交叉反应,基于此抗体建立的斑点酶联免疫吸附试验(dot enzyme-linked immunosorbent assay, dot-ELISA)方法,不仅适配于试验高通量批量检测的需求,还有效解决了传统ELISA特异性不足的瓶颈。此外,将该特异性抗体与CGICS检测技术结合能实现田间现场、口岸检疫和农户的快速筛查,促进了ToBRFV检测技术向特异、灵敏、便捷、现场可用方向发展(Zhao et al.,2024)。

2.3 采样策略与标准化规范

值得注意的是,尽管目前针对ToBRFV开发的多种诊断技术可满足不同场景下的检测需求,但是面向ToBRFV监测的采样策略仍有待进一步研究与标准化。已有研究证实,不同生育期番茄的病毒富集特征存在显著差异,苗期新抽生叶片的病毒含量更高;转色期新叶与花萼的病毒含量更高;完熟期病毒则大量积累于果实与花萼组织中;此外,果实果皮中的病毒含量高于其内部组织(Zhao et al.,2025)。基于上述病毒分布规律,需要建立覆盖番茄全生育期、不同种植环境及品种的ToBRFV标准化采样与检测策略。未来研究仍需聚焦于进一步优化ToBRFV检测技术,实现检测过程的高灵敏性、高特异性、低复杂度与低成本化,增强田间可操作性;在此基础上,建立病毒定期检测机制、优化采样流程并制订标准化操作规范,同样是保障ToBRFV精准监测的关键环节。

3 ToBRFV抗性研究进展

3.1 ToBRFV对经典抗性基因的突破特性

植物在感知病毒入侵后会启动一系列防御反应,病毒要在植物体内顺利完成复制,必须主动干扰或抑制植物的天然防御系统(Ishibashi & Ishikawa,

2016）。植物应对病毒最关键的防御机制由显性抗性（resistance，R）基因介导，*R*基因一般编码核苷酸结合位点–富含亮氨酸重复序列（nucleotide-binding site-leucine-rich repeat，NBS-LRR）蛋白，可以识别病毒无毒蛋白，触发超敏反应和系统获得性抗性，限制病毒扩散（Jubic et al.，2019），*N*、*L*和*Tm*基因均属于此类基因。烟草中*N*基因是首个鉴定的烟草花叶病毒抗性基因，可部分抵抗TMV（Scholthof，2017）；辣椒属*Capsicum*植物中的*L*基因由4个相似的基因座*L1~L4*组成，介导辣椒对TMV和ToMV的抗性（Kenyon et al.，2014）；在茄属植物中，*Tm-1*和*Tm-2*等位基因可通过将相应的抗性蛋白结合到病毒复制复合体或病毒移动蛋白上，介导对ToMV和ToMMV等病毒的抗性（Ishibashi & Ishikawa，2013）。*Tm-2*^{2}是番茄内源NBS-LRR类抗性基因，编码卷曲螺旋–核苷酸结合-ARC-富亮氨酸重复蛋白，其中LRR结构域负责识别病毒MP结构，CC域触发细胞死亡，NB-ARC域调控激活（Nagai et al.，2019）。

长久以来，*N*、*L*、*Tm*三类抗性基因在番茄的病毒抗性中发挥着重要的作用，但是ToBRFV可以突破这种抗性。此外，已有的新型番茄抗性品种均能被ToBRFV侵染，其中MP区域是抗性突破的核心（Yan et al.，2021b）。例如，一种原始植株Tom2-Jo的*MP*基因仅有两个位点发生突变，就能侵染已有的野生型抗性植株（Jewehan et al.，2022a）。近期Zisi et al.（2024）研究进一步发现其中的第82位氨基酸突变发挥了关键功能，仅一个氨基酸突变就可以使番茄新型抗性品种E15A.42917的抗性失效。表明单一显性基因介导的抗性易被病毒逃逸，因此优化抗性育种策略，培育多基因聚合抗性的品种迫在眉睫。

3.2　番茄抗ToBRFV分子育种策略研究进展

番茄抗病育种的核心策略包括以下三种：（1）标记辅助选择杂交育种，从野生番茄或栽培种中筛选抗性基因，通过杂交和分子标记筛选，将抗性基因渗入到栽培品种，实现多代纯合；（2）CRISPR/Cas基因编辑育种，通过向导RNA靶向病毒基因组或寄主感病（susceptibility，S）基因，切割病毒RNA/DNA或直接敲除*S*基因，阻断病毒复制；（3）RNA干扰（RNA interference，RNAi）转基因育种，通过转入病毒特异性RNA序列，诱导寄主RNA沉默通路，降解病毒RNA，提高抗性（Sánchez-Sánchez et al.，2023）。

在自然环境中野生种长期与病原体协同进化，积累了丰富的抗病遗传多样性，因此野生茄属*Solanum*植物是挖掘ToBRFV抗性基因的宝库。科研人员通过对大量番茄种质资源的系统性筛选，已在黄花茄*S. ochranthum*、多毛番茄*S. habrochaites*、秘鲁番茄*S. peruvianum*和醋栗番茄*S. pimpinellifolium*四种茄属植物中发现了抗ToBRFV的品系（Jewehan et al.，2022b；Jaiswal et al.，2024；Topcu et al.，2025）。

利用番茄的基因型资源，研究人员通过筛选ToBRFV的耐病和抗病基因型，挖掘新的抗病或耐病遗传资源。Ykema et al.（2022）从多毛番茄中鉴定出一个位于8号染色体的位点，该位点编码一种NBS-LRR蛋白；将该位点渗入到番茄后，可以使番茄获得ToBRFV抗性。Kalisvaart et al.（2022）在8号染色体上鉴定出一个新的数量性状位点（quantitative trait locus，QTL），并确定烟草花叶病毒增殖蛋白2A（*Tobamovirus* multiplication protein 2A，Tom2A）基因为该区域内可能的候选抗性基因。Millenaar et al.（2021）在普通番茄杂交种中鉴定出一个名为*Rug-1*的抗性基因，该基因可介导对ToBRFV的抗性，且研究证实*Rug-1*与*Tm-1*为旁系同源基因。

尽管ToBRFV可以逃逸*Tm*抗性基因，但这类基因对于提高番茄ToBRFV抗性仍有重要意义，Varda et al.（2020）在番茄中定位到3个QTL，将*Tm-1*抗性基因与1个或多个QTL聚合，可赋予番茄对ToBRFV的抗性；Zinger et al.（2021）发现番茄耐病性由11号染色体上的单隐性基因控制，抗病性由11号染色体耐病位点BstNI_8.89与2号染色体*Tm-1*区域位点互作调控，*Tm-1*基因与BstNI_8.89位点的互作是抗病关键（Zinger et al.，2025）。此外，*Tm-1*基因与9号染色体耐病位点的互作也影响番茄抗病性。*Tm-1*区域*N*端的9个氨基酸是其实现抗性功能的关键氨基酸，纯合的潘那利番茄*S. pennellii Tm-1*和纯合额外隐性位点共同存在，才能实现完全抗性（Zois et al.，2025）。不容忽视的是，*Tm-1*的抗性受环境因素的影响，具有温度依赖性，表现为20 ℃下抗性稳定，33 ℃以上抗性失效，利用时需要考虑这一因素（Fraser & Loughlin，1982；Jewehan et al.，2022b）。

对于抗性基因的挖掘仍然在不断进行中，近期，Jaiswal et al.（2025）首次在醋栗番茄中定位ToBRFV的抗性QTL，发现了定位于11号染色体上的单隐性基因，筛选到了控制野生番茄抗性的主效位点。此外，Rochsar et al.（2025）近期研究发现，ToBRFV的茎叶抗性和果实抗性由不同遗传机制控制，该研究定位到多个QTL位点以组织特异性的方式影响着

野生番茄的抗性，表明难以寻找到能同时保护全株的单一QTL位点，且相同QTL在不同背景下的效果不同，暗示着病毒抗性机制的复杂性，培育抗性品种需要考虑多种QTL组合的策略。

Tm-2的某些氨基酸突变形式可以识别ToBRFV的MP，赋予番茄抗性病毒，但是自然条件下没有发现这些突变形式的存在。Wang et al.（2025）通过改造Tm-2^2的LRR结构域，获得了能特异性识别ToBRFV MP的功能获得性突变体，改造后的基因呈显性抗性，利用转基因技术提高番茄抗病毒性的同时不影响其生长发育，值得进一步研究。此外，通过转烟草*N*基因的番茄能有效抵抗ToBRFV，但这种抗性同样具有温度敏感性（Zhou et al.，2025）。

除显性抗性基因介导的植物育种外，隐性抗性是另一种可选策略，与显性基因介导的策略不同，该策略依赖于抑制隐性基因的功能，病毒更不易逃逸。在拟南芥*Arabidopsis thaliana*中，烟草花叶病毒属病毒增殖1号（*Tobamovirus* multiplication protein 1，TOM1）基因家族是TMV实现增殖所必需的基因，其突变体几乎完全可以抑制烟草花叶病毒属病毒的增殖（Ishikawa et al.，1991）。通过CRISPR/Cas9技术同时敲除番茄的4个*TOM1*同源基因*SlTOM1a*~*SlTOM1*d，获得的突变株系表现出对ToBRFV高效、稳定的抗性，且突变体无明显生长缺陷，但是如果同源基因敲除不彻底病毒会逃逸（Ishikawa et al.，2022）。Kravchik et al.（2022）则通过敲除番茄的*SlTOM1*和*SlTOM3*基因，减弱其帮助病毒利用寄主膜结构进行复制的功能，使得番茄对包括ToBRFV在内的烟草花叶病毒的敏感性显著降低。

RNA沉默是植物保守的抗病毒机制，病毒感染后会衍生病毒小干扰RNA（virus-derived small interfering RNA，vsiRNA）。vsiRNA一方面可组装成RNA诱导沉默复合物（RNA-induced silencing complex，RISC）降解病毒RNA；另一方面可能靶向寄主基因，调控寄主表型和防御反应，助力病毒侵染。Chen et al.（2025）分析ToBRFV侵染番茄后vsiRNA的特征与功能，发现vsiRNA集中在*RdRp* N端、*MP*和*CP*基因的反义链区域，vsiRNA不仅促进植物抗病毒的过程，还能调控寄主基因，影响病毒感染。vsiRNA分布热点也可作为人工小干扰RNA（small interfering RNA，siRNA）的设计靶点，为开发高效抗病毒的RNAi制剂提供依据（邱艳红等，2019）。植物中双链RNA（double-stranded RNA，dsRNA）可以通过序列特异性RNA沉默或激活非特异性防御从而增强抗性病毒，dsRNA介导的RNAi技术因特异性强、可生物降解成为植物病毒防控的热点，但传统体外合成dsRNA的成本高、规模化难。Weiss et al.（2026）借助假单胞菌噬菌体*Pseudomonas* phage phi6系统，在丁香假单胞菌*Pseudomonas syringae*体内成功合成了ToBRFV特异性高纯度dsRNA。该类dsRNA可通过双重机制实现对ToBRFV的防控，其中靶向病毒*RdRp*基因的防控效果最为显著；不过该类dsRNA存在稳定性不足的问题，其防控作用的有效发挥需与病毒感染进程保持同步。

诱导子是触发植物自身防御反应的生物或非生物因子，具有生态友好、不易诱导病原菌抗性的优势，已在多种植物病害防控中被应用（Artés-Hernández et al.，2021）。Zohoursoleimani et al.（2025）研究发现，荧光假单胞菌*P. fluorescens* 1442和剑兰伯克霍尔德菌*Burkholderia gladioli* G15的复合细菌诱导子能协同激活番茄防御酶系统和防御基因表达，从而提高植物的ToBRFV抗性，并且可以促进植株生长，效果优于水杨酸、机械损伤等非生物诱导子或单一细菌诱导子，但是这种方法对应用时效与操作要求较高，其效果稳定性也需要进一步验证。

3.3 ToBRFV侵染后寄主转录组响应的研究进展

高通量RNA测序技术可以用来研究植物感染病原体后的转录组变化，结合基因功能分析，是鉴定参与植物抗病毒抗性的寄主组分的一种可靠方法。Thakare et al.（2024）通过离子组学、转录组学和单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphism，SNP）分型的多组学整合方法，发现番茄抗病品系的叶片中铁和镍含量显著高于感病品系，且感染病毒后的番茄可以通过调控铁稳态、脱落酸信号通路及防御基因表达增强抗性；同时鉴定出3个关键抗病关联基因，分别为K^+转运蛋白基因、LRR受体基因和几丁质酶基因，其携带的特异性SNP可作为分子标记用于抗病育种（Thakare et al.，2024）。

Wang et al.（2024）以ToBRFV敏感型番茄品种Moneymaker为研究材料，发现ToBRFV侵染该品种21 d后，差异表达基因主要富集于防御反应、应激响应、激素信号转导及代谢通路等生物学过程；同时，乙烯应答因子（ethylene response factor，ERF）、WRKY等转录因子家族以及模式触发免疫相关基因在番茄对ToBRFV的防御响应中发挥了关键作用。而对感染ToBRFV的辣椒进行转录组测序，发现差异表达基因主要富集于防御反应、活性氧响应、促分裂原活化蛋白激酶信号通路、植物–病原菌互作等通路，因

此辣椒对ToBRFV的响应以强烈激活防御为主，与番茄的防御−生长平衡响应模式存在显著差异，暗示着不同物种对ToBRFV的响应机制不尽相同，其响应机制仍有待于进一步探索（Zhang et al.，2025）。

4 展望

ToBRFV作为一种烟草花叶病毒，对全球番茄产业构成了重大威胁，其基因组特征、生物学特性、检测技术及抗性育种等研究仍处于初期阶段，面临诸多的科学挑战与应用瓶颈，未来研究仍需围绕技术检测、抗病机制和应用落地的方向，推动基础和应用研究的深入，以实现对该病毒的高效防控。

在生物学特性与致病机理方面，ToBRFV编码蛋白与寄主抗性基因的分子互作细节仍需进一步解析，明确病毒突破抗性的关键氨基酸位点及构象变化，为及时监控和预防病毒的抗性突破提供理论指导（Zisi et al.，2024）；此外，深入探究高温等环境因素削弱寄主抗性的分子机理，以及ToBRFV与其他病毒混合感染的致病机制，也能为提高植物的广谱抗性提供理论支撑。

在检测技术领域，需重点围绕早期、快速、经济、现场适配等方向进行研究，一方面优化现有RT-qPCR、LAMP等技术的灵敏度与特异性及以PCR为核心的检测体系（Yan et al.，2021a）；另一方面推动CRISPR、AI等新技术的应用，推动检测技术的低成本化与便携化，结合物联网、大数据构建田间病毒预警网络，为构建病毒防控网络奠定基础（胡小平等，2022；何正等，2025）。

在抗性研究与育种应用中，仍需以挖掘野生茄属资源中的新型抗性基因为重点，通过候选基因关联分析、抗性基因富集测序等技术加速基因定位与克隆；同时进一步研究抗性基因功能的分子机制，为实现更精准的应用提供研究基础；不断优化CRISPR/Cas基因编辑体系，开发针对不同番茄品种的编辑技术，以实现更精准、实用和高效的编辑（Salem et al.，2023）；此外，应该靶向多基因聚合育种，将广谱抗性基因与优质农艺性状基因结合，以培育持久抗性和高产优质的商业化品种，建立针对ToBRFV的强大防控体系（Shahriari et al.，2023）。

参 考 文 献（References）

Artés-Hernández F, Castillejo N, Martínez-Zamora L, Martínez-Hernández GB. 2021. Phytochemical fortification in fruit and vegetable beverages with green technologies. Foods, 10(11): 2534

Bernabé-Orts JM, Hernando Y, Aranda MA. 2022. Toward a CRISPR-based point-of-care test for tomato brown rugose fruit virus detection. PhytoFrontiers, 2(2): 92−100

Bernabé-Orts JM, Torre C, Méndez-López E, Hernando Y, Aranda MA. 2021. New resources for the specific and sensitive detection of the emerging tomato brown rugose fruit virus. Viruses, 13(9): 1680

Besati M, Safarnejad MR, Aliahmadi A, Farzaneh M, Ruiz R, Montagud-Martínez R, Rodrigo G, Rafati H. 2025. Detection of tomato brown rugose fruit virus through CRISPR-Cas12a and CRISPR-Cas9 systems. Scientific Reports, 15: 25638

Chanda B, Gilliard A, Jaiswal N, Ling KS. 2021. Comparative analysis of host range, ability to infect tomato cultivars with *Tm-2*^{2} gene, and real-time reverse transcription PCR detection of tomato brown rugose fruit virus. Plant Disease, 105: 3643−3652

Chen ML, Wang DH, Yang JL, Cao YH, Song XM, Lu YW, Zheng HY, Peng JJ, Wu GW, Wu J, et al. 2025. Profiling of small RNAs derived from tomato brown rugose fruit virus in infected *Solanum lycopersicum* plants by deep sequencing. Frontiers in Microbiology, 15: 1504861

Fan ZZ, Xiao MX, Li SS, Zang LY, Li XX, Zhou T. 2025. Co-infection of tomato brown rugose fruit virus and pepino mosaic virus in tomato and analysis of their full genome sequences. Journal of Plant Protection, 52(1): 136−143 (in Chinese) [范真真, 肖梦雪, 李树山, 臧连毅, 李新旭, 周涛. 2025. 番茄褐色皱纹果病毒与凤果花叶病毒复合侵染的检测及病毒全基因组序列分析. 植物保护学报, 52(1): 136−143]

Fraser RSS, Loughlin SAR. 1982. Effects of temperature on the *Tm-1* gene for resistance to tobacco mosaic virus in tomato. Physiological Plant Pathology, 20(1): 109−117

He Z, Dong Z H, Cui J, Chen J, Hao M N. 2025. Tomato plant health detection system based on Raspberry Pi and YOLOv5. Internet of Things Technology, 15 (14): 11−14, 20 (in Chinese) [何正, 董振华, 陈洁, 崔杰, 郝蒙娜. 2025. 基于树莓派和YOLOv5的番茄植株健康检测系统. 物联网技术, 15 (14): 11−14, 20]

Hong L, Li JY, Lv JP, Chao SQ, Xu YQ, Zou DY, Du JJ, Lu BN, Pang ZR, Li WF, et al. 2021. Development and evaluation of a loop-mediated isothermal amplification assay for clinical diagnosis of respiratory human adenoviruses emergent in China. Diagnostic Microbiology and Infectious Disease, 101(1): 115401

Hu XP, Hu XM, Ma LJ, Huang C, Zhou YL, Xu XM. 2022. Research progresses in monitoring and prediction of crop diseases. Journal of Plant Protection, 49(1): 298−315 (in Chinese) [胡小平, 户雪敏, 马丽杰, 黄冲, 周益林, 徐向明. 2022. 作物病害监测预警研究进展. 植物保护学报, 49(1): 298−315]

Ishibashi K, Ishikawa M. 2013. The resistance protein Tm-1 inhibits formation of a tomato mosaic virus replication protein-host membrane protein complex. Journal of Virology, 87(14): 7933−7939

Ishibashi K, Ishikawa M. 2016. Replication of tobamovirus RNA. Annual Review of Phytopathology, 54: 55−78

Ishikawa M, Obata F, Kumagai T, Ohno T. 1991. Isolation of mutants of *Arabidopsis thaliana* in which accumulation of tobacco mosaic virus coat protein is reduced to low levels. Molecular & General

Genetics, 230: 33−38

Ishikawa M, Yoshida T, Matsuyama M, Kouzai Y, Kano A, Ishibashi K. 2022. Tomato brown rugose fruit virus resistance generated by quadruple knockout of homologs of *Tobamovirus* multiplication 1 in tomato. Plant Physiology, 189(2): 679−686

Jaiswal N, Chanda B, Gilliard A, Shi AN, Ling KS. 2024. Evaluation of tomato germplasm against tomato brown rugose fruit virus and identification of resistance in *Solanum pimpinellifolium*. Plants, 13(5): 581

Jaiswal N, Zia B, Chanda B, Gilliard A, Shi AN, Ling KS. 2025. Identification of a QTL region for tomato brown rugose fruit virus resistance in *Solanum pimpinellifolium*. Theoretical and Applied Genetics, 138(8): 190

Jewehan A, Kiemo FW, Salem N, Tóth Z, Salamon P, Szabó Z. 2022a. Isolation and molecular characterization of a tomato brown rugose fruit virus mutant breaking the tobamovirus resistance found in wild *Solanum* species. Archives of Virology, 167(7): 1559−1563

Jewehan A, Salem N, Tóth Z, Salamon P, Szabó Z. 2022b. Evaluation of responses to tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) and selection of resistant lines in *Solanum habrochaites* and *Solanum peruvianum* germplasm. Journal of General Plant Pathology, 88(3): 187−196

Jubic LM, Saile S, Furzer OJ, El Kasmi F, Dangl JL. 2019. Help wanted: helper NLRs and plant immune responses. Current Opinion in Plant Biology, 50: 82-94

Kalisvaart J, Ludeking DJW, Roovers AJM. Gene leading to ToBRFV resistance in *Solanum lycopersicum*. US20230284587[P/OL]. 2023-09-07. https://worldwide. espacenet. com/patent/search/family/063735777/publication/US20230284587A1? q= US20230284587

Karimi M, Ghorbani A, Niazi A, Rostami M, Tahmasebi A. 2025. Integrating AI and CRISPR Cas13a for rapid detection of tomato brown rugose fruit virus. Scientific Reports, 15: 25422

Kenyon L, Kumar S, Tsai WS, Hughes JD. 2014. Virus diseases of peppers (*Capsicum* spp.) and their control. Advances in Virus Research, 90: 297−354

Kravchik M, Shnaider Y, Abebie B, Shtarkman M, Kumari R, Kumar S, Leibman D, Spiegelman Z, Gal-On A. 2022. Knockout of *SlTOM1* and *SlTOM3* results in differential resistance to tobamovirus in tomato. Molecular Plant Pathology, 23(9): 1278−1289

Ling KS, Tian T, Gurung S, Salati R, Gilliard A. 2019. First report of tomato brown rugose fruit virus infecting greenhouse tomato in the United States. Plant Disease, 103(6): 1439

Luigi M, Manglli A, Tiberini A, Bertin S, Ferretti L, Taglienti A, Faggioli F, Tomassoli L. 2022. Inter-laboratory comparison of RT-PCR-based methods for the detection of tomato brown rugose fruit virus on tomato. Pathogens, 11(2): 207

Luria N, Smith E, Reingold V, Bekelman I, Lapidot M, Levin I, Elad N, Tam Y, Sela N, Abu-Ras A, et al. 2017. A new Israeli tobamovirus isolate infects tomato plants harboring *Tm-2*^{2} resistance genes. PLoS ONE, 12: e0170429

Ma ZY, Zhang H, Ding M, Zhang ZK, Yang XL, Zhou XP. 2021. Molecular characterization and pathogenicity of an infectious cDNA clone of tomato brown rugose fruit virus. Phytopathology Research, 3(1): 14

Mehle N, Bačnik K, Bajde I, Brodarič J, Fox A, Gutiérrez-Aguirre I, Kitek M, Kutnjak D, Loh YL, Maksimović Carvalho Ferreira O, et al. 2023. Tomato brown rugose fruit virus in aqueous environments-survival and significance of water-mediated transmission. Frontiers in Plant Science, 14: 1187920

Millenaar F, Vredenbregt P, Altena J, Mammella M, Antonio, Verbakel H. Solanum lycopersicum plants having improved tobamovirus resistance. US20240292805[P/OL]. 2024-09-12. https://worldwide. espacenet. com/patent/search/family/065412235/publication/US20240292805A1?q=US20240292805

Nagai A, Duarte LML, Chaves ALR, Peres LEP, dos Santos DYAC. 2019. Tomato mottle mosaic virus in Brazil and its relationship with *Tm-2*^{2} gene. European Journal of Plant Pathology, 155(1): 353−359

Panno S, Caruso AG, Barone S, Lo Bosco G, Rangel EA, Davino S. 2020. Spread of tomato brown rugose fruit virus in Sicily and evaluation of the spatiotemporal dispersion in experimental conditions. Agronomy, 10(6): 834

Qiu YH, Wang CN, Zhang YJ, Zhu SF. 2019. Research advances in the roles of plant small RNAs during viral pathogenicity. Journal of Plant Protection, 46(1): 17−24 (in Chinese) [邱艳红, 王超楠, 张永江, 朱水芳. 2019. 植物小RNA在病毒致病过程中的作用研究进展. 植物保护学报, 46(1): 17−24]

Rizzo D, Da Lio D, Panattoni A, Salemi C, Cappellini G, Bartolini L, Parrella G. 2021. Rapid and sensitive detection of tomato brown rugose fruit virus in tomato and pepper seeds by reverse transcription loop-mediated isothermal amplification assays (real time and visual) and comparison with RT-PCR end-point and RT-qPCR methods. Frontiers in Microbiology, 12: 640932

Rochsar E, Torgeman S, Bandel K, Koren A, Klap C, Dombrovsky A, Zamir D. 2025. Tissue-specific resistance and susceptibility to the tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) conferred by *Solanum pennellii* loci. BMC Plant Biology, 25(1): 51

Salem N, Mansour A, Ciuffo M, Falk BW, Turina M. 2016. A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan. Archives of Virology, 161(2): 503−506

Salem NM, Jewehan A, Aranda MA, Fox A. 2023. Tomato brown rugose fruit virus pandemic. Annual Review of Phytopathology, 61: 137−164

Sánchez-Sánchez M, Carrillo-Tripp J, Aispuro-Hernández E, Quintana-Obregón EA, Martínez-Téllez MÁ. 2023. Understanding tobamovirus-plant interactions: implications for breeding resistance to tomato brown rugose fruit virus. Journal of Plant Pathology, 105(1): 83−94

Scholthof KB. 2017. Spicing up the *N* gene: F. O. Holmes and tobacco mosaic virus resistance in *Capsicum* and *Nicotiana* plants. Phytopathology, 107(2): 148−157

Shahriari Z, Su XX, Zheng KY, Zhang ZK. 2023. Advances and prospects of virus-resistant breeding in tomatoes. International Journal

of Molecular Sciences, 24(20): 15448

Shi YJ, Ma ZY, Yang XL, Zhou XP. 2022. The alert for the spread and damage of tomato brown rugose fruit virus in China. Plant Protection, 48(6): 42−48 (in Chinese) [石钰杰, 马子玥, 杨秀玲, 周雪平. 2022. 警惕番茄褐色皱纹果病毒在我国的传播和危害. 植物保护, 48(6): 42−48]

Thakare AP, Della Lucia MC, Mulagala C, Bertoldo G, Cagnin M, Stevanato P. 2024. Omics based approaches to decipher the leaf ionome and transcriptome changes in *Solanum lycopersicum* L. upon tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) infection. PLoS ONE, 19(11): e0313335

Tiberini A, Manglli A, Taglienti A, Vučurović A, Brodarič J, Ferretti L, Luigi M, Gentili A, Mehle N. 2022. Development and validation of a one-step reverse transcription real-time PCR assay for simultaneous detection and identification of tomato mottle mosaic virus and tomato brown rugose fruit virus. Plants, 11(4): 489

Topcu Y, Yildiz K, Kayikci HC, Aydin S, Feng Q, Sapkota M. 2025. Deciphering resistance to tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) using genome-wide association studies. Scientia Horticulturae, 341: 113968

Varda A, Yaniv R, Ron E, Shai N, Naama B. Tolerance in plants of Solanum lycopersicum to the Tobamovirus tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV). WO2020249996[P/OL]. 2020-12-17. https://patentscope.wipo.int/search/en/detail.jsf?docId=WO2020249996

Vargas-Hernández BY, Ramírez-Pool JA, Núñez-Muñoz LA, Calderón-Pérez B, De La Torre-Almaráz R, Hinojosa-Moya J, Xoconostle-Cázares B, Ruiz-Medrano R. 2022. Development of a droplet digital polymerase chain reaction (ddPCR) assay for the detection of tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) in tomato and pepper seeds. Journal of Virological Methods, 302: 114466

Wang DH, Chen ML, Peng JJ, Zheng HY, L YW, Wu GW, Wu J, Li JM, Chen JP, Yan F, et al. 2024. Transcriptome analysis of tomato leaves reveals candidate genes responsive to tomato brown rugose fruit virus infection. International Journal of Molecular Sciences, 25(7): 4012

Wang JZ, Shen TX, Song MJ, Fan JY, Li YQ, Chin TZ, Yu YD, Huang F, Yang XL, Li CB, et al. 2025. Engineering resistance genes against tomato brown rugose fruit virus. Science China Life Sciences, 68(11): 3392−3400

Weiss D, Sede AR, Levanova AA, Leibman-Markus M, Gupta R, Mishra R, Hak H, Bar M, et al. 2026. Control of tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) in tomato plants using *in vivo* synthesized dsRNA. Journal of Experimental Botany, 77(3): 865−879

Yan ZY, Ma HY, Wang L, Tettey C, Zhao MS, Geng C, Tian YP, Li XD. 2021b. Identification of genetic determinants of tomato brown rugose fruit virus that enable infection of plants harbouring the *Tm-2*^{2} resistance gene. Molecular Plant Pathology, 22(11): 1347−1357

Yan ZY, Mu XQ, Zhao MS, Ma HY, Geng C, Tian YP, Yang WJ, Li XD. 2022. Development of colloidal gold immunochromatographic strip for detection of tomato brown rugose fruit virus. Acta Phytopathologica Sinica, 52(6): 976−983 (in Chinese) [闫志勇, 牟修岐, 赵梅胜, 马华玉, 耿超, 田延平, 杨武杰, 李向东. 2022. 番茄褐色皱果病毒胶体金免疫试纸条的研制. 植物病理学报, 52(6): 976−983]

Yan ZY, Zhao MS, Ma HY, Liu LZ, Yang GL, Geng C, Tian YP, Li XD. 2021a. Biological and molecular characterization of tomato brown rugose fruit virus and development of quadruplex RT-PCR detection. Journal of Integrative Agriculture, 20(7): 1871−1879

Ykema M, Verweij CW, Bentem SDLFV, Perefarres FMP. Tomato plant resistant to tomato brown rugose fruit virus. US20220220499 [P/OL]. 2022-07-21. https://worldwide. espacenet. com/patent/search/family/061561249/publication/US20220220499A1? q= US20220220499

Zhang BS, Wang DH, Chen ML, Yang JL, Li JM, Chen JP, Yan F, Rao SF. 2025. Transcriptome analysis of pepper leaves in response to tomato brown rugose fruit virus infection. Plants, 14(9): 1280

Zhang SK, Griffiths JS, Marchand G, Bernards MA, Wang AM. 2022. Tomato brown rugose fruit virus: an emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide. Molecular Plant Pathology, 23(9): 1262−1277

Zhao XR, Wu JY, Ma ZY, Shi YJ, Fang Z, Wu JX, Yang XL, Zhou XP. 2024. 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. Journal of Virological Methods, 323: 114841

Zhao XR, Xu YN, Xu XY, Zhou H, Shi J, Yang CK, Zhou XP, Yang XL. 2025. Comprehensive sampling and detection strategies for the field surveillance of tomato brown rugose fruit virus. Agronomy, 15(2): 318

Zhou J, Gilliard A, Tung J, Dinesh-Kumar SP, Whitham SA, Baker B, Ling KS. 2025. The *N* gene protects tomato plants from tomato brown rugose fruit virus infection. Plant Biotechnology Journal, 23(10): 4339−4349

Zinger A, Doron-Faigenboim A, Gelbart D, Levin I, Lapidot M. 2025. Contribution of the tobamovirus resistance gene *Tm-1* to control of tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) resistance in tomato. PLoS Genetics, 21(5): e1011725

Zinger A, Lapidot M, Harel A, Doron-Faigenboim A, Gelbart D, Levin I. 2021. Identification and mapping of tomato genome loci controlling tolerance and resistance to tomato brown rugose fruit virus. Plants, 10(1): 179

Zisi Z, Ghijselings L, Vogel E, Vos C, Matthijnssens J. 2024. Single amino acid change in tomato brown rugose fruit virus breaks virus-specific resistance in new resistant tomato cultivar. Frontiers in Plant Science, 15: 1382862

Zohoursoleimani R, Aeini M, Ghodoum Parizipour MH. 2025. Effects of abiotic and biotic elicitors on tomato resistance to tomato brown rugose fruit virus. Scientific Reports, 15: 27216

Zois R, van Damme M, Verbeek M, Veenendaal LDH, Bai YL, Wolters AA. 2025. *Tm-1* back in business: an allele from *Solanum pennellii* accessions plays a major role in ToBRFV resistance. Theoretical and Applied Genetics, 138(10): 248

（责任编辑：王 璇）