

番茄褐色皺果病毒 (Tomato brown rugose fruit virus, ToBRFV) 病原特性、傳播機制與抗病研究文獻回顧

A Review of the Pathogenic Characteristics, Transmission Mechanisms, and Resistance Studies of Tomato Brown Rugose Fruit Virus (ToBRFV)

周明燕¹、馮雅智²、邱燕欣³

一、前言

番茄褐色皺紋果病毒 (Tomato brown rugose fruit virus, ToBRFV) 是一種屬於菸草嵌紋病毒的新興植物病毒 (Tobamovirus)，主要危害茄科作物，包括番茄和辣椒。受感染的番茄植株會出現多種病徵，包括輕微花葉、葉片畸形、矮化，以及果實上嚴重的著色不均和產生褐色皺紋等症狀 (圖 1)。這些果實症狀會嚴重影響番

茄的商品性，導致果品無法在市場上銷售。自 2014 年在以色列首次被鑑定後，ToBRFV 迅速蔓延，影響番茄、辣椒的產量和品質，引起全球廣泛關注，並紛紛採取檢疫措施防止擴散。雖然臺灣仍未發現 ToBRFV 痘例，但為了保護國內產業，我國已在 2023 年 12 月將該病毒列為緊急檢疫性有害生物。本文獻回顧將探討 ToBRFV 的特性、傳播途徑、致病機制、抗性機制以及可能育種策



圖 1. 受 ToBRFV 感染的番茄植株會出現多種病徵，包括輕微花葉、葉片畸形、矮化，以及果實上嚴重著色不均和產生褐色皺紋等。(良種公司提供)

¹ 種苗改良繁殖場種苗檢驗科 副研究員

² 種苗改良繁殖場種苗檢驗科 助理研究員

³ 種苗改良繁殖場種苗檢驗科 副研究員兼科長

略，概述目前研究進展及未來的研究重點。

二、病毒特性與傳播途徑

ToBRFV 作為 Tobamovirus 屬的一員，其基因組為單股正向 RNA，長度約 6.4 kb，編碼四個開放閱讀區 (Open Reading Frame, ORF) (Chanda et al., 2021)。病毒基因組 RNA 被包裹成桿狀病毒顆粒，長約 300nm，直徑約 18nm。ToBRFV 主要感染茄科植物，包括番茄、辣椒和馬鈴薯等，其中番茄為主要自然宿主。ToBRFV 的傳播途徑多樣、殘存久，傳播效率極高。該病毒已知可以透過種子高效傳播。病毒存在於被感染的番茄種子中，並可在被感染植物的有性繁殖器官中如花器或果實偵測到。此外，在栽培過程中，病毒可以非常容易地透過手、衣服和工具在植株間機械傳播 (Avni et al., 2022)。儘管病毒已被偵測到存在於萌發中的花粉粒中，但感染的花粉粒並不會萌發 (Avni et al., 2022)；也有研究指出，熊蜂 (*Bombus terrestris*) 等昆蟲可能攜帶病毒並傳播到其他植物 (Sánchez-Sánchez et al., 2023)，這意味著在溫室中，授粉昆蟲也可能成為病毒傳播的媒介。對全球番茄生產，特別是設施栽培，ToBRFV 的存在構成了重大威脅。

菸草嵌紋病毒屬的病毒被認為極其穩定，可以在植物殘骸或種子表面存活很長時間。 (Zhang et al., 2022)。該病毒已被列入多個國家和地區的檢疫性有害生物名錄，為了防止病毒的引入和傳播，許多地區已實施邊境管制措施，包括對番茄和辣椒的種子、種苗和果實實施進口限制。對種子的健康檢測是重要的應對措施，標準檢測方法如定量反轉錄 PCR (Reverse Transcription Polymerase Chain Reaction, RT-qPCR) 已被開發用於偵測種子樣本中的 ToBRFV (Zhang et al., 2022)。種子消毒處理也被證實可

以消除番茄種子中的 ToBRFV (Rivera-Marquez et al., 2022)。然而，ToBRFV 能突破現有 Tobamovirus 抗性基因 (如 *Tm-1*、*Tm-2* 或 *Tm-2²*) 的特性 (Yan et al., 2021)，使其成為一種難以控制的新興病毒，這使得開發新的抗病番茄品種變得非常迫切。

三、番茄對褐色皺果病毒 (ToBRFV) 抗病機制研究

番茄中已有的 Tobamovirus 抗性基因，如來自野生種的 *Tm1*、*Tm2* 和 *Tm-2²*，已被證實無法抵抗 ToBRFV，特別是 *Tm-2²* 基因，ToBRFV 是目前已知唯一能夠克服此抗性的 Tobamovirus。研究顯示，ToBRFV 的移動蛋白 (Movement Protein, MP) 是其克服 *Tm-2²* 抗性的致病性決定因子 (Zhang et al., 2022)。在 ToBRFV MP 中心區域約 60-186 的胺基酸對於逃避 *Tm-2²* 的辨識有關鍵影響。MP 蛋白的 C68 位點對於將病毒引導至原生質絲 (Plasmodesmata, PD) 以及與內質網 (Endoplasmic Reticulum, ER) 的作用也很重要 (Hak 及 Spiegelman 2021; Hak et al., 2023)。

儘管現有抗性基因無法有效對抗 ToBRFV，科學研究仍在積極尋找新的抗病資源和機制。在番茄野生近緣種中篩選發現了一些具有潛在抗性或耐受性的品系，例如 *Solanum habrochaites* 的一些品系表現出對 ToBRFV 的抗性，儘管這種抗性可能受到溫度影響，在 33°C 高溫下可能會失效並出現病徵 (Jewehan et al., 2022; Kabas et al., 2022)。透過對抗性材料進行遺傳分析，鑑定並定位了番茄基因組中控制對 ToBRFV 耐受性和抗性的基因座。研究發現，番茄對 ToBRFV 的抗性與第 11 號染色體上的一個數量性狀基因座 (Quantitative trait locus, QTL) 表現顯著關聯。進一步研究顯示，某些基因型 (如 VC554) 對 ToBRFV 的抗性歸因於第 11 號染色體上的

文獻報告

QTL 與第 2 號染色體上 *Tm-1* 區域的 QTL 之間的相互作用 (Zinger et al., 2021)。目前有一項專利申請和相關研究鑑定出位於番茄 11 號染色體上的抗病基因 *TBR11* (Soly-c11g020100)，該基因賦予番茄對 ToBRFV 的抗性 (賈等, 2023)。透過病毒誘導的基因靜默 (virus-induced gene silencing, VIGS) 實驗，證實干擾 *TBR11* 基因會導致原本具有抗性的番茄植株變得易感病。研究顯示 *TBR11* 基因的存在，尤其是在同型結合體狀態下，可以提高抗性；即使是異質結合體狀態也能提供一定程度的耐受性。這表示 *TBR11* 是目前已知對 ToBRFV 有效的新抗病基因 (賈等, 2023)。

體學 (omics) 分析技術也被應用於深入了解寄主植物對 ToBRFV 感染的反應，研究探討了 ToBRFV 感染對番茄葉片離子元素分析和轉錄體 (Transcriptome) 的影響，揭示了基因表達和某些元素濃度 (如鐵和鎳) 的顯著變化。這些研究有助於識別植物免疫及與病毒互動相關的候選基因，為發現新的抗病途徑提供線索 (Thakare et al., 2024)。此外，番茄中 *Tobamovirus multiplication1* (SITOM1) 同源基因的基因剔除 (Gene Knockout) 也被發現與 Tobamovirus 抗性相關 (van Damme et al., 2023)。

四、番茄種子產業對該病害因應對策

番茄種子產業正面臨 ToBRFV 帶來的嚴峻挑戰。因應此病害，產業已採取多方面的對策：

(一) 加速抗病品種研發與推廣：由於 ToBRFV 能夠突破現有的 *Tm* 抗性基因，利用分子育種技術和新發現的抗病基因 (如 *TBR11*)，快速開發和推廣對 ToBRFV 具有抗性的番茄品種，為農民提供解決方案。

1. 目前的育種策略主要集中在利用

從野生種或現有育種材料中發現的新抗病資源。分子標記輔助育種 (marker assisted selection, MAS) 在加速抗病品種選育中扮演關鍵角色。

2. 可能與 ToBRFV 抗性相關的單核苷酸多型性 (single nucleotide polymorphism, 簡稱 SNP) 位點已被鑑定，並與 11 號染色體上的 *TBR11* 基因緊密連鎖 (賈等, 2023)。這些 SNP 標記可以直接用於篩選帶有 *TBR11* 基因的抗病材料，相較於傳統育種方法，這提供了簡便、快速和高通量的優勢，極具應用價值。

(二) 嚴格的種子健康檢測標準：國際種子聯盟 (International Seed Federation, ISF) 等組織已制定 ToBRFV 的種子檢測標準方法，其中包含 RT-qPCR 等核酸檢測技術。

(三) 種子消毒處理：採用有效的種子消毒方法來消除種子攜帶的病毒 (Rivera-Marquez et al., 2022)。

(四) 法規與檢疫措施配合：與各國和地區的植物保護組織合作，遵守並執行嚴格的進出口檢疫措施，防止帶病毒種子和種苗的跨境傳播。

(五) 加強田間監測與管理：教育農民識別病徵移除病株，實施嚴格的田間管理防疫措施，控制病毒在田間的傳播。

番茄種子產業正積極應對，透過強化種子檢測、消毒、配合檢疫法規以及加速抗病品種的研發與推廣，努力減輕 ToBRFV 帶來的損失。未來的研究應繼續深入了解 ToBRFV 與寄主的相互作用機制，尋找多樣化的抗病資源，並利用先進育種技術，開發具有持久和廣效抗性的番茄品種，這是有效控制 ToBRFV、保障番茄產業持續發展的關鍵。