

番茄疮痂病抗性遗传研究和基因定位最新进展

杨文才*

(中国农业大学农学与生物技术学院蔬菜学系, 设施蔬菜生长发育调控北京市重点实验室, 北京 100193)

摘要: 由黄单胞杆菌 (*Xanthomonas*) 引起的番茄疮痂病是严重影响番茄生产的一种细菌性病害。近年来, 该病害病原菌小种的快速变化, 特别是 *X. gardneri* 的扩散, 加速了人们对抗性遗传、基因定位和分子标记辅助育种的研究工作。迄今已经定位了 3 个抗 T3 小种的基因、5 个抗 T3 小种的 QTL 和 3 个抗 T4 小种的 QTL, 并对部分基因或 QTL 进行了精细定位, 建立了标记辅助选择体系, 育成了抗 T4 小种的品种。本文将就这些最新的研究进展进行总结, 对现存问题进行分析, 并对番茄疮痂病抗性遗传研究和育种应用前景进行探讨, 以期对抗番茄疮痂病育种提供参考。

关键词: 番茄疮痂病; 抗性; 基因; QTL; 定位

中图分类号: S 641.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 09-1731-10

Recent Advances on Genetics and Mapping of Resistance to Bacterial Spot in Tomato

YANG Wen-cai*

(Beijing Key Laboratory of Growth and Developmental Regulation for Protected Vegetable Crops; Department of Vegetable Science, College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Bacterial spot caused by *Xanthomonas* is a bacterial disease that severely affects tomato production. In recent years, the rapid changes of the races in the pathogen of the disease, particularly the spread of *X. gardneri*, facilitated the work on genetics of resistance, mapping of genes, and marker-assisted breeding for resistance to the disease in tomato. To date, three genes and five QTLs conferring resistance to race T3 as well as three QTLs for resistance to race T4 have been mapped, some of them have been finely mapped, marker-assisted selection system has been established, and varieties with resistance to race T4 have been developed. This paper will summarize these newest progresses, analyze the existing issues, and discuss the promise of investigating the genetics of resistance to bacterial spot and its application to tomato breeding. This will provide some information for breeding of resistance to bacterial spot in tomato.

Key words: tomato bacterial spot; resistance; gene; QTL; mapping

由黄单胞杆菌属 (*Xanthomonas*) 4 个种 (*X. euvesicatoria*、*X. vesicatoria*、*X. perforans* 和 *X. gardneri*) 引起的疮痂病 (bacterial spot) 是番茄生产上的一种细菌性病害 (Stall et al., 2009)。根据病原菌在寄主上的反应可以将其分为 5 个生理小种, T1 小种属于 *X. euvesicatoria*, T2 小种属于

收稿日期: 2013-03-04; **修回日期:** 2013-07-23

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30972003); 高等学校博士学科点专项科研基金项目 (20110008110019); 北京市果类蔬菜产业技术体系项目

* E-mail: yangwencai@cau.edu.cn

X. vesicatoria, T3、T4 和 T5 小种则都属于 *X. perforans*; *X. gardneri* 最早在南斯拉夫出现, 尚未有小种划分的研究报道 (Jones et al., 2000, 2004, 2005)。该病害通常在露地栽培条件下发生, 其病原菌可侵染植株地上所有部位。一般情况下造成 20% ~ 43% 的产量损失, 当昼夜温度都高且湿度大时可造成 60% 以上的减产甚至绝产, 严重影响番茄的产量和品质 (Cox, 1966; Lukyanenko, 1991; Pernezny et al., 1996; Stall et al., 2009)。自 20 世纪 40 年代以来, 中国大多数地区都有该病害发生的报道 (蒋育昌和曾令芬, 1983; 孙福在 等, 1991; 丁爱云 等, 1997; 李春 等, 1997; 崔元珩 等, 2004, 2005; 王传祥和英昌芹, 2008; 张晓敏 等, 2008)。特别是近 10 多年来, 人们将注意力集中在保护地番茄真菌和病毒类病害的防治上, 使得疮痂病等细菌性病害乘虚而入, 已在山东、吉林、辽宁、黑龙江及西北地区普遍发生, 逐渐成为保护地番茄的主要病害 (王振学 等, 2005; 郭士成 等, 2008; 刘艳岩 等, 2008; 张伟亮 等, 2010), 对番茄产业的持续发展造成严重威胁。

目前尚无有效的药物可以防治番茄疮痂病, 采用抗病品种是最经济有效的防治措施。育种家们从 1942 年就开始进行抗源筛选和利用的研究工作, 但由于番茄疮痂病的病原菌非常复杂 (包括多个种和小种), 而番茄材料的抗性大多呈数量性状遗传 (Scott et al., 2003; Yang et al., 2005; Hutton et al., 2010a, 2010b; Sharma et al., 2011; 孙会军 等, 2011b), 采用传统育种方法难以培育抗病品种, 因此直到近年才育成可用于生产的品种 (Hutton et al., 2010a)。另外, 由于曾经认为番茄和辣椒具有相同的疮痂病病原菌, 而在辣椒疮痂病抗性基因的克隆和寄主与病原菌互作方面已经开展了较为深入的研究工作 (Stall et al., 2009), 因此在番茄疮痂病的抗性遗传及机理方面, 仅对 T1 小种的过敏反应基因进行了初步鉴定和定位 (Wang et al., 1994; Yu et al., 1995), 采用抑制消减杂交 (SSH) 技术分离了一些与 T3 小种抗性相关的基因 (Gibly et al., 2004; Balaji et al., 2007), 并没有在植株抗性方面开展深入的研究。随着分子生物学技术应用于病原菌研究, 人们发现在番茄和辣椒上引起疮痂病的病原菌之间存在很大差异 (Potnis et al., 2011), 从辣椒上克隆的 4 个过敏反应基因 *BS1* ~ *BS4*, 分别与辣椒疮痂病病原菌小种 P1 ~ P4 互作 (Stall et al., 2009), 符合经典的“基因对基因”互作模式。然而已有的研究表明, 这 4 个基因在番茄中并不具备真正的抗性, 甚至从番茄中克隆到的 *BS4* 基因也只抗辣椒上的病原菌 (Stall et al., 2009; Kim et al., 2010a)。因此, 近年来人们在番茄疮痂病抗性遗传、基因定位和标记辅助选择育种等方面开展了许多工作, 也取得了很大的进展。本文中着重就近 5 年的研究进行总结, 为抗番茄疮痂病育种提供参考。

1 病原菌的小种变化和蔓延

掌握病原菌的小种分布和变化趋势是利用抗性材料进行抗病育种的重要依据。番茄疮痂病病原菌小种的划分始于 20 世纪 80 年代末, 当初的研究发现, 番茄育种材料 Hawaii 7998 对美国佛罗里达 (Florida) 州的病原菌具有抗性, 但对巴西的病原菌没有抗性, 因而将来自佛罗里达州和巴西的菌系分别命名为 T1 和 T2 小种 (Stall et al., 2009)。然而育种家还没来得及将抗性材料的抗性转育到商业品种中, 在佛罗里达州就相继出现了 T3 (Jones et al., 1995)、T4 和 T5 小种 (Jones et al., 2005) 的菌系, 后两个小种实际上是 T3 小种失去了无毒基因 *avrXv3* 的变异株, 因而能够克服 *Xv3* 基因的抗性。

番茄疮痂病病原菌的群体结构十分复杂, 同一个地区多个种或小种并存的现象非常普遍, 而且小种的变化和传播速度也较快。特别值得注意的是, 最早在欧洲发现的 *X. gardneri* 也已在其他洲出现, 而目前尚未筛选到抗 *X. gardneri* 的番茄材料, 这对番茄生产形成新的威胁。美国在 1989 年之前只有 T1 小种, 但在随后的 13 年内 (1990—2002 年) 小种数增至 5 个, 优势小种也从 T1 转变为 T4 (Hutton et al., 2010a, 2010b)。近年来, *X. gardneri* 开始在美国出现 (Kim et al., 2010b; Ma et al.,

2011),使得美国番茄疮痂病原菌包括了所有已知的 4 个种和 5 个小种。欧洲除了原有的 *X. gardneri* 外也出现了新的种,如在俄罗斯 *X. vesicatoria* 已占总分离菌株的 43.9% (Kornev et al., 2009),而意大利南部则出现了 T1 和 T2 两个小种 (Zaccardelli et al., 2011)。2010 年,加勒比海地区的格林纳达也首次报道了 T1 小种 (Hamza et al., 2010a)。印度洋西南地区的马达加斯加、塞舌尔、科摩罗、毛里求斯和留尼旺有 4 个种 3 个小种,以 T1 小种为主,其中马达加斯加只有 T2 小种菌株,留尼旺岛存在 T1 和 T3 两个小种及 *X. gardneri* 的菌株,另 3 个国家则有 T1 和 T3 两个小种的菌株 (Hamza et al., 2010b)。但在坦桑尼亚,除了已经报道的 4 个种以外,还可能存在一个与其他种在基因 *fyuA* 的核苷酸序列上相似性较低的新种 (Mbega et al., 2012)。通过对 11 个州 23 个商品化生产基地分离到的 81 个菌株的分析发现,巴西有 4 个种 3 个小种,其中 T3 小种和 *X. gardneri* 占 90%左右 (Pereira et al., 2011; Costa et al., 2012)。亚洲大多数国家有 T1~T3 小种,不过在不同的国家优势小种有所不同,如印度以 T2 小种为主 (Kavitha & Umesha, 2007),韩国和中国台湾原先只有 T1 和 T2 小种,但最近都出现了 T3 小种,而且占有不小的比例 (Myung et al., 2009; Lue et al., 2010)。通过对北京、山西、内蒙、云南、新疆等地收集的 19 个菌株的分析初步确定,中国存在 T1 和 T3 小种,以 T3 为优势小种 (孙福在 等, 1999),不过最近的研究显示,除 T1 和 T3 外可能还存在其他小种 (张晓敏 等, 2008)。另外,在亚洲,番茄疮痂病仍在扩展,已成为一些国家或地区番茄生产上新的病害,如埃及 (Tawfik et al., 2009)、沙特阿拉伯 (Ibrahim & Al-Saleh, 2011)、尼泊尔 (Lamichhane et al., 2010) 等都首次报道了疮痂病菌。由此可见,番茄疮痂病原菌变得更适应在不同的环境下生存和扩散,这也给防治该病害增加了难度。

2 抗性遗传分析和基因/QTL 定位

虽然番茄疮痂病抗性遗传分析的工作已经开展了近 20 年,但对抗性基因或 QTL 进行精确定位则是近几年的事。如前面所述,近几年 T3 和 T4 为优势小种,因此主要研究工作集中在抗这两个小种的遗传分析和基因/QTL 定位上。从 2009 年 Robbins 等 (2009) 首次报道抗 T3 小种基因 *Rx4* 的初步定位至今,人们已经定位了 3 个抗 T3 小种的基因、5 个抗 T3 小种的 QTL 和 3 个抗 T4 小种的 QTL (表 1),并对部分基因或 QTL 进行了精细定位,建立了标记辅助选择体系,育成了抗 T4 小种的品种。

2.1 抗 T3 小种遗传分析和基因定位

经过几年的田间抗性鉴定,Scott 等 (1995) 于 1995 年筛选到了抗 T3 小种的番茄材料,醋栗番茄 (*S. pimpinellifolium*) 材料 PI 126932 和 PI 128216 及育种材料 Hawaii 7981 对 T3 小种既有过敏反应又有田间抗性,而樱桃番茄 (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*) 材料 PI 114490、醋栗番茄材料 PI 340905-S 及栽培番茄材料 PI 126428 和 PI 155372 只有田间抗性。但在这之后的 10 多年里,仅采用经典遗传研究方法对育种材料 Hawaii 7981 的抗性遗传进行了分析,确认其对 T3 小种的过敏反应由显性单基因 *Xv3* 控制 (Scott et al., 1996),而对 T3 小种的田间抗性则由 *Xv3* 及多个修饰位点控制 (Scott et al., 2001)。为了确定 *Xv3* 在染色体上的位置,Wang 等 (2011) 将 Hawaii 7981 分别与两个感病品种 OH 88119 和 OH 7870 杂交构建了两个 F₂ 分离群体,通过对这两个群体的每个单株进行过敏反应测试发现,在两个群体中具有过敏反应和不具有过敏反应的植株数比例都接近 3:1,再次证明 Hawaii 7981 对 T3 小种的过敏反应是由显性单基因控制的。同时通过大量的分子标记筛选和连锁分析,将 *Xv3* 定位到番茄 11 号染色体上 cLEC-24-C3 标记附近 (表 1)。

采用经典遗传方法研究表明,PI 114490 对 T3 小种的田间抗性至少由两对基因控制 (Scott et al.,

2003)。为了准确鉴定 PI 114490 抗 T3 小种的基因数, 孙会军等 (2011b) 对以 PI 114490 为供体的含有 166 个系的自交回交群体进行了抗性评价和基因型分析, 发现 PI 114490 对 T3 小种的抗性至少由 4 个基因控制, 这 4 个 QTL 分别位于 1、3、8 和 11 号染色体上 (表 1), 共解释了 85.5% 的遗传变异, 其中位于 11 号染色体上的 QTL 提供了高达 56.5% 的抗性。同时发现携带 1、3、8 和 11 号染色体上 PI 114490 所有等位基因的材料具有很好的抗性, 仅携带 11 号染色体上 PI 114490 所有等位基因的材料则具有中等抗性, 因此推测这些 QTL 之间可能存在互作关系。

表 1 近 5 年鉴定的与番茄疮痂病菌 T3 和 T4 抗性基因或 QTL 紧密连锁的分子标记

Table 1 Molecular markers tightly linked to genes or QTLs for resistance to races of T3 and T4 of bacterial spot in tomato identified in the last five years

小种 Race	基因/QTL Gene/QTL	抗性材料 Resistance line	染色体 Chromosome	标记 Marker	标记类型 Marker type	引物序列 (5'-3') Primer sequence	参考文献 Reference
T3	Xv3	Hawaii 7981	11	cLEC-24-C3	SNP	F: CAGACTGGAGAGTCAAAGGT R: CCTTGCTGATAATCTGCAAGTTGTAA	Wang et al., 2011
	<i>Rx4</i>	PI 128216	11	pcc12	InDel	F: TCCACATCAAATGCGTTTCT R: TTCCAATCCTTTCCATTTCG	Pei et al., 2012
	<i>RxLA589</i>	LA 1589	11	pcc12	InDel	F: TCCACATCAAATGCGTTTCT R: TTCCAATCCTTTCCATTTCG	孙会军 等, 2011a
	QTL	PI 114490	1	LEOH106	SNP	F: AGGGAGAAATTTGACATACGG R: GGACCAACAGCAAATACAAAA	孙会军 等, 2011b
			1	LEVCOH11	SNP	F: CAACCATGTTAGATGTGCCAGT R: TAAGAGAGGGGAATGGTGATGT	孙会军 等, 2011b
	QTL	PI 114490	3	LEOH124	InDel	F: CCGTCTCCTTCTCCCTCTTT R: CTGGCTGGTGTCTTCTCCAT	孙会军 等, 2011b
	QTL	Ohio 9242	8	SSR63	SSR	F: CCACAAACAATTCCATCTCA R: GCTTCGCCATACTGATACG	孙会军 等, 2011b
	QTL	PI 114490/ Fla. 7600	11	SL10737i	InDel	F: CCCACTCCTGGGACTCAAATC R: TGGACCCACAGGTAATGAGG	孙会军 等, 2011b
			11	TOM144	SSR	F: CTGTTTACTTCAAGAAGGCTG R: ACTTTAACTTTATTATTGCGACG	孙会军 等, 2011b
	QTL	LA 716	6	06g060670	CAP	F: CACCGGACACGAAGTATAAGACA R: CCAAACCACCAACCCAAA	Sharlach et al., 2013
T4	QTL	Fla. 8517 (PI 114490)	3	SL20037	SNP	F: GGGAGCAGTGTGGCTATTGT R: GGCTTGTTTGTAAAGCCCTTC	Hutton et al., 2010b
			3	SL10736	SNP	F: TCGTAATGCAATGGCTCATC R: AGACCAGATCCAGGAGGGA	Hutton et al., 2010b
			3	C2_At1g02140	CAP	F: TCCGTATGCTAACAATTCCAAC R: TGTGTTCAATTCCCATCACAATCTC	Hutton et al., 2010b
			3	C2_At5g62390	CAP	F: TGCTACTAACTGTTGATGCCATTGAG R: TTGGGGGTCGATAACATCAAGC	Hutton et al., 2010b
	QTL	Fla. 8517 (PI 114490/ Hawaii 7998)	11	C2_At1g30825	CAP	F: ATGTGACCGTCATATTTCCTATGAG R: AGGGGGCATTATAAGTCCAGCAG	Hutton et al., 2010b
			11	SL20181	SNP	F: TCGACTATGCCATTTGCTTG R: TTCAGGTGCAGTAGAAAGCTCA	Hutton et al., 2010b
			11	C2_At3g54470	CAP	F: AAGAGTTCAACTATTGCATCCAAGG AGTAACAT R: CAAAATGGTCCAGAACCCATA	Hutton et al., 2010b
	QTL	Fla. 7600/ Ohio 9242	12	SSR20	SSR	F: GAGGACGACAACAACAACGA R: GACATGCCACTTAGATCCACAA	Hutton et al., 2010b
	QTL	Fla. 8326 (PI 114490/ Hawaii 7998)	11	TOM144	SSR	F: CTGTTTACTTCAAGAAGGCTG R: ACTTTAACTTTATTATTGCGACG	Hutton et al., 2010b
			11	TOM196	SSR	F: CCTCCAAATCCCAAACTCT R: TGTTCATCCACTATCACGA	Hutton et al., 2010b
			11	SSR637	SSR	F: AATGTAACAACGTGTCATGATTC R: AAGTCACAACTAAGTTAGGG	Hutton et al., 2010b
			11	LEOH57	CAP	F: TGGTCAACAGATGGTGAAGAA R: GGATCCCATGCCAATGAATA	Hutton et al., 2010b

由于育种材料 Hawaii 7981 对 T3 小种的抗性可能来自于野生种 (杨文才 等, 2007), 而此前筛选到的抗性材料大多出自醋栗番茄, 因此对醋栗番茄中抗性材料进行抗性遗传分析有利于在育种中更好地利用这些材料。Robbins 等 (2009) 首次研究了醋栗番茄材料 PI 128216 对 T3 小种的过敏反应和田间抗性, 认为二者均由同一显性单基因 *Rx4* 控制, 并将其定位到 11 号染色体上的 22.1 cM 区域内。Pei 等 (2012) 采用感病品种 OH 88119 与 PI 128216 杂交获得的 F₂ 分离群体对 *Rx4* 基因进行了精细定位研究, 将该基因定位到 11 号染色体上的 0.9 cM (45.1 kb) 区域内, 利用番茄基因组序列信息获得了该基因的候选基因, 并根据抗感病材料 *Rx4* 位点 DNA 序列差异设计引物进行抗性材料的筛选, 初步建立了 *Rx4* 基因的分子标记辅助选择体系, 为克隆该基因、研究抗病分子机理和分子标记辅助选择奠定了基础。

醋栗番茄材料 LA1589 已被广泛地用于多种遗传研究和连锁图谱构建, 但直到最近才发现其对番茄疮痂病菌 T3 小种具有过敏反应和田间抗性。孙会军等 (2011a) 将感病材料 Super Sioux 与 LA 1589 杂交, 并加代获得 F₂ 分离群体, 通过分析该群体中具有过敏反应和不具有过敏反应单株数的比例发现, LA 1589 对 T3 小种的过敏反应也是由一个显性基因控制的, 该基因位于 11 号染色体上的 *Rx4* 基因附近。由于作图群体偏小, 且没有进行等位性测验, 所以暂时还不明确 LA 1589 所携带的抗性基因 (暂定名为 *Rx_{LA589}*) 与 *Rx4* 是等位基因还是同一染色体区域的不同基因。

潘那利 (*S. pennelli*) 番茄材料 LA 716 对 T3 小种具有过敏反应和田间抗性, 曾经将其抗性基因命名为 *Xv4*, 并通过分子标记定位到 3 号染色体上 (Astua-Monge et al., 2000), 但后续研究一直不能验证其图谱位置。最新的研究显示, LA 716 对 T3 小种的抗性由一个识别病原菌 III 型效应蛋白 *XopJ4* 的位点 *RXopJ4* 控制, 该位点位于 6 号染色体上的 190 kb 区间 (Sharlach et al., 2013)。

根据现有的研究结果, 可以将对 T3 小种具有抗性的番茄材料归纳为两种类型: 一类材料对 T3 小种的病原菌既有过敏反应又有田间抗性, 但田间抗性表现为不完全抗性, 受主基因和调控基因控制; 另一类材料则在田间表现为高度抗性, 但不具有过敏反应, 其抗性受多基因控制。因此在利用对 T3 小种的抗性材料时, 首先应该了解该材料的抗性遗传模式。

2.2 抗 T4 小种遗传分析、QTL 定位和新品种选育

随着 T4 小种成为美国的优势小种, 佛罗里达大学园艺科学系的 Jay Scott 教授研究小组在该小种的抗性遗传和育种方面开展了较多的工作。以前筛选抗性材料所采用的方法是将收集到的材料集中进行多年抗性鉴定, 然后确定每份材料的抗性状况, 获得抗性材料, 而对 T4 抗性材料的筛选是在育种过程中进行的, 根据育种材料的田间抗性表现, 结合系谱分析其抗性基因或 QTL 的可能来源, 然后采用分子标记对原始材料和育种材料进行基因型分析, 定位抗性基因或 QTL。这样可以将抗性遗传研究、基因或 QTL 定位和育种结合起来进行, 有利于快速获得抗病品种。

Fla.8233 是第一个被发现的对 T4 小种具有纯合抗性的品种, 随后发现 Fla.8326 对 T4 小种也具有抗性, 根据系谱推测前者的抗性可能来自于 PI 114490, 而后的抗性可能来自于醋栗番茄 PI 126932。于是 Scott 等 (2006) 对包括 PI 114490、PI 128216 和 PI 126932 在内的 16 份材料进行了抗性鉴定, 结果发现 PI 114490 和 PI 128216 表现为抗病, 而 PI 126932 并不抗 T4 小种, 相反凡是带有 Hawaii 7998 及至少来自于 PI 128216、PI 126932 和 PI 114490 三者之一遗传背景的材料, 其抗性均好于 PI 114490 和 PI 128216, Fla.8233 和 Fla.8326 就属于这些材料。进一步进行多年多点鉴定发现, Fla.8233、Fla.8326 和 PI 114490 都表现很好的抗性, 另一品种 Fla.8517 在早期具有抵御病害入侵的能力, 但在后期抗性一般, 而 Hawaii 7998 并不抗病, 由此推测 Hawaii 7998 可能带有抗性调控基因, 可增强抗病基因的抗性效果。Hutton 等 (2010a) 将 Fla.8233、Fla.8326 和 Fla.8517 分别与感病品种 Fla.7776 或 Fla.7946 杂交并回交, 构建了包含亲本、F₁、F₂、BCP₁ 和 BCP₂ 的群体, 对每个

个体进行了抗性鉴定,采用经典遗传研究方法分析了每个材料的抗性遗传特点,结果发现 3 份材料对 T4 小种的抗性都呈显性遗传模式,存在加性—上位效应,而且三者相互杂交的 F₂ 代群体中没有出现超亲现象,表明这 3 份材料可能存在共同的抗性数量位点。

为了探明这 3 份材料对抗 T4 小种位点的来源,Hutton 等(2010b)首先采用以 PI 114490 为供体的含有 166 个系的自交回交群体研究了 PI 114490 对 T4 小种的抗性遗传,共鉴定到 5 个 QTL,分别位于 1、3、10 和 11 号染色体上,但除 11 号染色体上的 QTL 贡献了 29.4%的抗性外,其余染色体上的抗性贡献都很低(2.8% ~ 6.3%)。随后,他们采用分布于全基因组的 269 个多态性标记分析了 Fla.8233、Fla.8326 和 Fla.8517 这 3 个品种与其对应的抗性供体 PI 114490、PI 128216、PI 126932 或 Hawaii 7998 及感病品种 Fla.7776 和 Fla.7946 之间的基因型组成,确定这 3 个品种中的抗性基因来源。虽然 Fla.8233 对 T4 小种具有很好的抗性,但没有能够鉴定到与抗性明显连锁的分子标记。从 Fla.8517 中鉴定到 3 个 QTL,两个 QTL 分别来自于抗病材料 PI 114490 的 3 号染色体、PI 114490 或 Hawaii 7998 的 11 号染色体,第 3 个 QTL 却来自于感病亲本的 12 号染色体。从 Fla.8326 中仅鉴定到 1 个 QTL,其抗性来自于 PI 114490 或 Hawaii 7998 的 11 号染色体(表 1),从而验证了经典遗传分析的结果,3 个抗性材料具有共同的抗性 QTL。鉴于 Fla.8233、Fla.8517 和 Fla.8326 都有着多个抗性材料的遗传背景,它们可能会具有持久抗性,在育种中有着广阔的应用前景。

2.3 其他

除了上述系统研究番茄材料对 T3 和 T4 的抗性外,还有一些抗性材料的筛选和简单遗传分析的报道。Ivanova 和 Bogatzevska(2007)分析了 13 个野生资源对番茄疮痂病的抗性,发现醋栗番茄 LA 121 和智利番茄 CGN 15531 对 T1 和 T3 小种具有抗性。Souza 等(2008)采用双列杂交的方法分析了 6 份番茄材料对番茄疮痂病 T1 ~ T3 小种的抗性反应,发现材料 UENF 157 对 T1 ~ T3 小种都具有抗性,UENF 158 对 T2 具有抗性,并根据 F₁ 的抗性反应推测,对 T1 的抗性为加性,而对 T3 的抗性以显性为主。Sharma 等(2011)将 Hawaii 7998 和中抗材料 CRA-66 分别与感病材料 FT-5 和 Solan Vajr 杂交并回交,构建了包含亲本、F₁、F₂、BC₁ 和 BC₂ 的 6 世代遗传分析群体,田间接种 T2 进行抗性鉴定,结果显示,两份材料的抗性都受多基因控制,基因的加性和显性效应在抗性中起着重要的作用。Pontes 等(2012)研究了加工番茄材料 Ohio 8245 和 Heinz 9553 在温室中对疮痂病菌的抗性,发现两份材料对 T2 和 T3 小种的菌系都具有一定的抗性,可以用于育种研究。

3 存在问题与展望

番茄疮痂病原菌小种的快速更替和 *X. gardneri* 的扩散,给番茄育种带来了新的挑战。虽然近几年人们在抗性遗传、基因定位、分子标记辅助选择等方面开展了大量的工作,也取得了显著的进展,但是仍有几个亟待解决的问题。

首先,番茄疮痂病原菌的世界范围分布及变异尚不清楚。虽然美国在病原菌及其小种分布方面开展了深入的研究工作,认为在黄单胞杆菌属中有 4 个种能够引起该病害,但是研究人员采用 Jones 等(2000, 2004, 2005)的鉴定方法,在坦桑尼亚(Mbega et al., 2012)和中国(张晓敏 等, 2008)都发现了与 4 个种不一致的菌株。Mbega 等(2012)根据 *fyuA* 基因的核苷酸序列差异认为这些菌株属于新种,不过仅根据个别基因的序列差异就确定该菌株是新种的做法值得商榷。这些菌株到底属于新种,还是原有种或小种的变异,目前尚不得而知。另外,在许多国家都报道出现了新的小种,这些小种是外来的还是原来就有的,也没有明确的答案。

中国对疮痂病原菌的研究起步较晚,且非常薄弱。1999 年孙福在等(1999)在中国 5 个地

方收集的 19 个分离物进行分析后, 认为中国存在 T1 和 T3 两个小种, 以 T3 为优势小种。这个结果因仅 5 个地区未必能代表当时中国疮痂病病原菌分布的实际状况, 而且距今已有 12 年, 中国番茄疮痂病病原菌及小种分布是否发生了变化? 为什么原先认为只有在露地发生的病害能够在中国保护地中普遍发生? 这些都是育种家们所关心的问题, 因为这直接影响抗病育种的研究方向。

其次, 番茄疮痂病抗性机理研究滞后。迄今为止只有以色列特拉维夫 (Tel Aviv) 大学植物分子生物学和生态学系的 Guido Sessa 教授的实验室采用 SSH 等方法鉴定了与 T3 小种抗性相关的基因 (Gibly et al., 2004; Balaji et al., 2007), 并在 MAPKKK 途径对植物免疫的调控机理方面开展了较为深入的研究 (Melech-Bonfil & Sessa, 2010, 2011), 但其工作主要侧重于理论研究, 并没有涉及到植物自身的抗性基因, 因此可以说在番茄材料抗疮痂病机理研究方面依然处于空白状态。

第三, 抗病育种进展缓慢。虽然早在 1942 年就开始了抗性材料的筛选, 但真正将抗病材料用于育种并得到抗病品种, 却是近几年的事。美国佛罗里达大学 Jay Scott 教授通过多年的摸索和积累, 终于获得了对 T4 小种具有部分抗性的品种 (Hutton et al., 2010a, 2010b)。但是由于在生产上缺少抗病材料, 使得病原菌能够多样化存在, 并且迅速蔓延, 对番茄生产构成严重威胁。

针对以上问题, 国际上已经开始在病原菌方面开展合作研究, 来自美国、法国、爱尔兰、巴西和印度的科研人员协作完成了对 4 个已知种的基因组序列分析 (Potnis et al., 2011), 发现了辣椒疮痂病病原菌与番茄疮痂病病原菌的差异, 鉴定到每个小种特有的基因, 为研究病原菌的毒性、侵染性和对寄主的选择性提供了新的线索, 也为新种和小种的鉴定提供了依据。另外, 作者与美国佛罗里达大学、俄亥俄州立大学等单位的研究人员分工协作, 分别在 T1 ~ T4 小种的抗性遗传、基因定位和分子标记辅助选择育种等方面开展工作, 定位了抗 T1、T3 和 T4 小种的基因或 QTL (Yang et al., 2005; Hutton et al., 2010a, 2010b; 孙会军 等, 2011a, 2011b; Wang et al., 2011; Pei et al., 2012; Sharlach et al., 2013), 建立了 T1、T3 和 T4 小种的分子标记辅助选择体系 (Yang & Francis, 2005; 张晓敏 等, 2009; Pei et al., 2012), 育成了抗 T4 小种的品种 (Hutton et al., 2010a) 和抗 T1 小种的育种材料 (Yang & Francis, 2005; 张晓敏 等, 2009), 所有这些努力都为番茄疮痂病抗性育种提供了理论依据, 育种家们可以根据本地的病原菌优势小种选择合适的育种材料, 培育具有持久抗性的品种。

References

- Astua-Monge G, Minsavage G V, Stall R E, Vallejos C E, Davis M J, Jones J B. 2000. *Xv4-vrxv4*: A new gene-for-gene interaction identified between *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* race T3 and the wild tomato relative *Lycopersicon pennellii*. *Mol Plant-Microbe In*, 13: 1346 – 1355.
- Balaji V, Gibly A, Debbie P, Sessa G. 2007. Transcriptional analysis of the tomato resistance response triggered by recognition of the *Xanthomonas* type III effector AvrXv3. *Funct Integr Genomic*, 7: 305 – 316.
- Costa J R, Araujo E R, Becker W F, Ferreira M A S V, Quezado-Duval A M. 2012. Occurrence and characterization of the species complex causing tomato bacterial spot in “Alto Vale do Rio do Peixe”, SC, Brazil. *Trop Plant Pathol*, 37 (2): 149 – 154.
- Cox R S. 1966. The role of bacterial spot in tomato production in south Florida. *Plant Dis Rep*, 50: 699 – 700.
- Cui Yuan-yu, Yang Hua, Sun Xiao-jun, Liao Jian-jun, Hao Wei-li. 2005. Studies on bacterial diseases of tomato in Xinjiang. *Xinjiang Agric Sci*, 42 (4): 229 – 231. (in Chinese).
- 崔元珩, 杨 华, 孙晓军, 廖建军, 郝薇丽. 2005. 新疆番茄细菌性病害研究初报. *新疆农业科学*, 42 (4): 229 – 231.
- Cui Yuan-yu, Yang Hua, Sun Xiao-jun, Zhang Ying-mei, He Ming-cai. 2004. Occurrence and damage of important diseases of processing tomato in Xinjiang. *Xinjiang Agric Sci*, 41 (3): 160 – 163. (in Chinese).
- 崔元珩, 杨 华, 孙晓军, 张英梅, 何明才. 2004. 新疆加工番茄主要病害发生. *新疆农业科学*, 41 (3): 160 – 163.
- Ding Ai-yun, Zheng Ji-fa, Shi Cheng-kui, Zhu Han-cheng, Yu Hong-shui, Wang Chong-jie. 1997. Studies on bacterial scab of tomato in Shandong Province: Identification of pathogen and varieties resistance. *J Shandong Agric Univ*, 28 (2): 191 – 202. (in Chinese)

- 丁爱云, 郑继法, 时呈奎, 朱汉城, 于洪水, 王崇杰. 1997. 山东番茄细菌性疮痂病研究-病原鉴定及品种抗性测定. 山东农业大学学报, 28 (2): 191 - 202.
- Gibly A, Bonshtien A, Balaji V, Debbie P, Martin G B, Sessa G. 2004. Identification and expression profiling of tomato genes differentially regulated during a resistance response to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. Mol Plant-Microbe In, 17 (11): 1212 - 1222.
- Guo Shi-cheng, Zhuang Ji-ran, Li Qiang, Dong Qin-cheng. 2008. Investigation and integrative management of bacterial spot in Fei County. China Vegetables, (5): 60 - 61. (in Chinese)
- 郭士成, 庄纪然, 李 强, 董勤成. 2008. 费县番茄疮痂病的调查及综合防治. 中国蔬菜, (5): 60 - 61.
- Hamza A A, Robene-Soustrade I, Boyer C, Laurent A, Jouen E, Wicker E, Prior P, Pruvost O, Dottin M. 2010a. A new type of strain of *Xanthomonas euvesicatoria* causing bacterial spot of tomato and pepper in Grenada. Plant Dis, 94: 1264.
- Hamza A A, Robene-Soustrade I, Jouen E, Gagnevin L, Lefeuvre P, Chiroleu F, Pruvost O. 2010b. Genetic and pathological diversity among *Xanthomonas* strains responsible for bacterial spot on tomato and pepper in the Southwest Indian Ocean region. Plant Dis, 94: 993 - 999.
- Hutton S F, Scott J W, Jones J B. 2010a. Inheritance of resistance to bacterial spot race T4 from three tomato breeding lines with differing resistance backgrounds. J Am Soc Hortic Sci, 135: 150 - 158.
- Hutton S F, Scott J W, Yang W, Sim S C, Francis D M, Jones J B. 2010b. Identification of QTL associated with resistance to bacterial spot race T4 in tomato. Theor Appl Genet, 121: 1275 - 1287.
- Ibrahim Y E, Al-Saleh M A. 2011. Occurrence of tomato bacterial spot disease in Saudi Arabia, and effect of salicylic acid treatments on disease incidence. Acta Hortic, 914: 47 - 51.
- Ivanova B, Bogatzevska N. 2007. Sources of resistance in wild *Lycopersicon* species to race 0 and 1 of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* and race T1 and T3 of *Xanthomonas vesicatoria*. Rasteniye'dni Nauki, 44 (5): 424 - 429.
- Jiang Yu-chang, Zeng Ling-fen. 1983. Preliminary report on identification of bacterial spot of tomato. Yunnan Agric Sci Technol, 1: 29, 48. (in Chinese)
- 蒋育昌, 曾令芬. 1983. 番茄疮痂病鉴定初报. 云南农业科技, 1: 29, 48
- Jones J B, Bouzar H, Stall R E, Almira E C, Roberts P D, Bowen B W, Sudberry J, Strickler P M, Chun J. 2000. Systematic analysis of xanthomonads (*Xanthomonas* spp.) associated with pepper and tomato lesions. Int J Syst Evol Microbiol, 50: 1211 - 1219.
- Jones J B, Lacy G H, Bouzar H, Minsavage G V, Stall R E, Schaad N W. 2005. Bacterial spot - world wide distribution, importance and review. Acta Hortic, 695: 27 - 34.
- Jones J B, Lacy G H, Bouzar H, Stall R E, Schaad N W. 2004. Reclassification of the xanthomonads associated with bacterial spot disease of tomato and pepper. Syst Appl Microbiol, 27: 755 - 762.
- Jones J B, Stall R E, Somodi G C, Bouzar H, Hodge N C. 1995. A third tomato race of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. Plant Dis, 79: 395 - 398.
- Kavitha R, Umesha S. 2007. Prevalence of bacterial spot in tomato fields of Karnataka and effect of biological seed treatment on disease incidence. Crop Protect, 26: 991 - 997.
- Kim N H, Choi H W, Hwang B K. 2010a. *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* effector AvrBsT induces cell death in pepper, but suppresses defense responses in tomato. Mol Plant-Microbe In, 23 (8): 1069 - 1082.
- Kim S H, Olson T N, Pepper N D, Nikolaeva E V, Park S, Kang S. 2010b. First report of bacterial spot of tomato caused by *Xanthomonas gardneri* in Pennsylvania. Plant Dis, 94: 638.
- Kornev K P, Matveeva E V, Pekhtereva E S, Polityko V A, Ignatov A N, Punina N V, Schaad N W. 2009. *Xanthomonas* species causing bacterial spot of tomato in the Russian Federation. Acta Hortic, 808: 243 - 245.
- Lamichhane J R, Balestra G M, Varvaro L. 2010. First report of bacterial spot caused by *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* race 2 on tomato in Nepal. New Dis Reports, 22: 25.
- Li Chun, Jin Qian, Peng Gang. 1997. Pathogen identification of tomato bacterial scab in Xinjiang. China Vegetables, (4): 4 - 6. (in Chinese)
- 李 春, 金 潜, 彭 刚. 1997. 新疆番茄细菌性疮痂病的病原鉴定. 中国蔬菜, (4): 4 - 6.
- Liu Yan-yan, Cui Yu-qin, Bao Lin-li. 2008. New features of occurrence and approaches for no pollution management for tomato disease in greenhouse. Jinlin Vegetables, (2): 47. (in Chinese)
- 刘艳岩, 崔玉芹, 宝林立. 2008. 日光温室番茄病害发生新特点及无公害防治措施. 吉林蔬菜, (2): 47.

- Lue Y S, Deng W L, Wu Y F, Cheng A S, Hsu S T, Tzeng K C. 2010. Characterization of *Xanthomonas* associated with bacterial spot of tomato and pepper in Taiwan. *Plant Pathol Bull*, 19 (3): 181 – 190.
- Lukyanenko A N. 1991. Disease resistance in tomato//Kalloo G. Genetic Improvement of Tomato. Berlin: Springer-Verlag: 99 – 119.
- Ma X, Ivey M L Lewis, Miller S A. 2011. First report of *Xanthomonas gardneri* causing bacterial spot of tomato in Ohio and Michigan. *Plant Dis*, 95: 1584.
- Mbega E R, Mabagala R B, Adriko J, Lund O S, Wulff E G, Mortensen C N. 2012. Five species of Xanthomonads associated with bacterial leaf spot symptoms in tomato from Tanzania. *Plant Dis*, 96: 760 – 761.
- Melech-Bonfil S, Sessa G. 2010. Tomato MAPKKKε is a positive regulator of cell-death signaling networks associated with plant immunity. *Plant J*, 64: 379 – 391.
- Melech-Bonfil S., Sessa G. 2011. The *SIMKK2* and *SIMPK2* genes play a role in tomato disease resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Plant Signal Behav*, 6 (1): 154 – 156.
- Myung I S, Moon, S Y, Jeong I H, Lee Y K, Lee Y H, Ra D S. 2009. Bacterial spot of tomato caused by *Xanthomonas perforans*, a new disease in Korea. *Plant Dis*, 93 (12): 1349.
- Pei C C, Wang H, Zhang J Y, Wang Y Y, Francis D M, Yang W C. 2012. Fine mapping and analysis of a candidate gene in tomato accession PI128216 conferring hypersensitive resistance to bacterial spot race T3. *Theor Appl Genet*, 124: 533 – 542.
- Pernezny K, Datnoff L E, Mueller T, Collins J. 1996. Losses in fresh- market tomato production in Florida due to target spot and bacterial spot and the benefits of protectant fungicides. *Plant Dis*, 80: 559 – 563.
- Pereira R C, Araujo E R, Ferreira M A S V, Quezado-Duval A M. 2011. Occurrence of *Xanthomonas* species causing bacterial spot in fresh market tomato fields in Brazil. *Acta Hort*, 914: 61 – 64.
- Pontes N de C, Moita A W, Quezado-Duval A M. 2012. Resistance stability of ‘Ohio 8245’ and ‘Heinz 9553’ to tomato bacterial spot. *Horticultura Brasileira*, 30 (1): 99 – 105.
- Potnis N, Krasileva K, Chow V, Almeida N F, Patil P B, Ryan R P, Sharlach M, Behlau F, J Dow M, Momol Mt, White F F, Preston J F, Vinatzer B A, Koebnik R, Setubal J C, Norman D J, Staskawicz B J, Jones J B. 2011. Comparative genomics reveals diversity among xanthomonads infecting tomato and pepper. *BMC Genomics*, 12: 146.
- Robbins M D, Darrigues A, Sim S C, Masud M A, Francis D M. 2009. Characterization of hypersensitive resistance to bacterial spot race T3 (*Xanthomonas perforans*) from tomato accession PI 128216. *Phytopathology*, 99: 1037 – 1044.
- Scott J W, Francis D M, Miller S A, Somodi G C, Jones J B. 2003. Tomato bacterial spot resistance derived from PI 114490, inheritance of resistance to race T2 and relationship across three pathogen races. *J Am Soc Hort Sci*, 128: 698 – 703.
- Scott J W, Hutton S F, Jones J B, Francis D M, Miller S A. 2006. Resistance to bacterial spot race T4 and breeding for durable, broad-spectrum resistance to other races. *Rpt Tomato Genet Coop*, 56: 33 – 36.
- Scott J W, Jones J B, Somodi G C. 2001. Inheritance of resistance in tomato to race T3 of the bacterial spot pathogen. *J Am Soc Hort Sci*, 126: 436 – 441.
- Scott J W, Jones J B, Somodi G C, Stall R E. 1995. Screening tomato accession for resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*, race T3. *HortScience*, 30: 579 – 581.
- Scott J W, Stall R E, Jones J B, Somodi G C. 1996. A single gene controls the hypersensitive response of Ha 7981 to race 3 (T3) of the bacterial spot pathogen. *Rpt Tomato Genet Coop*, 46: 23.
- Sharlach M, Dahlbeck D, Liu L, Chiu J, Jiménez-Gómez J M, Kimura S, Koenig D, Maloof J N, Sinha N, Minsavage G V, Jones J B, Stall R E, Staskawicz B J. 2013. Fine genetic mapping of *RXopJ4*, a bacterial spot disease resistance locus from *Solanum pennellii* LA716. *Theor Appl Genet*, 126: 601 – 609.
- Sharma D, Gupta S K, Kumud J. 2011. Studies on the inheritance pattern of bacterial spot (*Xanthomonas vesicatoria*) in tomato. *Indian Phytopathol*, 64 (2): 128 – 130.
- Souza M F M, Rodrigues R, do Amaral Junior A T, Sudre C P. 2008. Resistance to *Xanthomonas* spp. in tomato: Diallel analysis and gene effects estimative in a breeding program carried out in Brazil. *J Phytopathol*, 156: 660 – 667.
- Stall R E, Jones J B, Minsavage G V. 2009. Durability of resistance in tomato and pepper to xanthomonads causing bacterial spot. *Annu Rev Phytopathol*, 47: 265 – 284.

- Sun Fu-zai, Du Zhi-qiang, Jiao Zhi-liang, Zhao Ting-chang, Cheng Bo-ying. 1999. Pathogen and race identification of bacterial spot of pepper and tomato. *Acta Phytopathologica Sinica*, 29: 265 – 269. (in Chinese)
- 孙福在, 杜志强, 焦志亮, 赵廷昌, 程伯瑛. 1999. 辣椒、番茄细菌性疮痂病及生理小种鉴定. *植物病理学报*, 29: 265 – 269.
- Sun Fu-zai, Zhu Hong, Zheng Jian-qiu, Yi Qi. 1991. Occurrence of bacterial spot in Beijing and Datong areas. *Plant Protect*, 17 (4): 50 – 51. (in Chinese)
- 孙福在, 朱 红, 郑建秋, 易 齐. 1991. 京郊和大同地区发生番茄细菌性疮痂病. *植物保护*, 17 (4): 50 – 51.
- Sun Hui-jun, Liu Xiao-xi, Li Wen-hui, Yang Wen-cai. 2011a. Preliminary mapping of a gene in tomato accession LA1589 conferring resistance to race T3 of bacterial spot. *J Agric Univ Hebei*, 34 (6): 65 – 69. (in Chinese)
- 孙会军, 刘小茜, 李文慧, 杨文才. 2011a. 番茄材料LA1589抗疮痂病T3小种基因初步定位. *河北农业大学学报*, 34 (6): 65 – 69.
- Sun Hui-jun, Zhang Jie-yun, Wang Yuan-yuan, Scott J W, Francis D M, Yang Wen-cai. 2011b. QTL analysis of resistance to bacterial spot race T3 in tomato. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (12): 2297 – 2308. (in Chinese)
- 孙会军, 张洁云, 王园园, Jay W. Scott, David M. Francis, 杨文才. 2011b. 番茄疮痂病 T3 小种抗性的 QTL 分析. *园艺学报*, 38 (12): 2297 – 2308.
- Tawfik A E, El Shaimaa M M, Barakat M I E, Shalaby O Y. 2009. The occurrence of bacterial spot of tomato in Egypt. *Acta Hortic*, 808: 295 – 300.
- Wang Chuan-xiang, Ying Chang-qin. 2008. Occurrence pattern and prevention methods for bacterial spot of tomato. *Jilin Vegetables*, (4): 50 – 51. (in Chinese)
- 王传祥, 英昌芹. 2008. 番茄疮痂病的发生规律及防治方法, *吉林蔬菜*, (4): 50 – 51.
- Wang H, Hutton S F, Robbins M D, Sim S C, Scott J W, Yang W C, Jones J B, Francis D M. 2011. Molecular mapping of hypersensitive resistance from tomato cv. Hawaii 7981 to *Xanthomonas perforans* race T3. *Phytopathology*, 101: 1217 – 1223.
- Wang J F, Jones J B, Scott J W, Stall R E. 1994. Several genes in *Lycopersicon esculentum* control hypersensitivity to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Phytopathology*, 84: 702 – 706.
- Wang Zhen-xue, Wang Zi-qin, Wang Guang-fu. 2005. Integrative technologies for controlling bacterial spot in tomato. *Northwest Horticulture*, (7): 30. (in Chinese)
- 王振学, 王子勤, 王广富. 2005. 番茄疮痂病综合防治技术. *西北园艺*, (7): 30.
- Yang Wen-cai, Chen Jia, Zhang Xiao-min, Francis D M. 2007. Recent advances in classification of tomato bacterial spot pathogen, genetics of resistance, and marker-assisted selection. *Scientia Agricultura Sinica*, 40 (2): 283 – 290. (in Chinese)
- 杨文才, 陈 佳, 张晓敏, David M. Francis. 2007. 番茄疮痂病病原菌分类、抗性遗传和分子标记辅助选择进展. *中国农业科学*, 40 (2): 283 – 290.
- Yang W C, Francis D M. 2005. Marker-assisted selection for combining resistance to bacterial spot and bacterial speck in tomato. *J Am Soc Hortic Sci*, 130: 716 – 721.
- Yang W C, Sacks E J, Lewis-Ivey M L, Miller S A, Francis D M. 2005. Resistance in *Lycopersicon esculentum* intraspecific crosses to race T1 strains of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* causing bacterial spot of tomato. *Phytopathology*, 95: 519 – 527.
- Yu Z H, Wang J F, Stall R E, Vallejos C E. 1995. Genomic localization of tomato genes that control a hypersensitive reaction to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* (Doidge) Dye. *Genetics*, 141: 675 – 682.
- Zaccardelli M, Campanile F, Villecco D, Parisi M. 2011. Infections of bacterial spot on processing tomato in Southern Italy. *Acta Hortic*, 914: 71 – 73.
- Zhang Wei-liang, Wang Guo-yuan, Li Quan-shuan, Yang San-bao. 2010. Recognition and prevention of tomato bacterial diseases in greenhouse. *China Agricultural Technology Extension*, 26 (2): 40 – 41. (in Chinese)
- 张伟亮, 王国元, 李全栓, 杨三保. 2010. 大棚番茄细菌性病害的识别与防治. *中国农技推广*, 26 (2): 40 – 41.
- Zhang Xiao-min, Francis D M, Yang Wen-cai. 2009. Evaluation of resistance to bacterial spot in varieties growing in China and marker-assisted selection. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 24 (4): 183 – 187. (in Chinese)
- 张晓敏, David M. Francis, 杨文才. 2009. 我国部分番茄主栽品种抗疮痂病评价和标记辅助选择. *华北农学报*, 24 (4): 183 – 187.
- Zhang Xiao-min, Wang Hui, Yang Wen-cai. 2008. Preliminary study on the pathogen causing bacterial spot of tomato in Xianjiang and Yunnan//Tang Ke-xuan, Huang Dan-feng, Wang Shi-ping. *Advances in Horticulture* (No. 8). Shanghai: Shanghai Jiaotong University Press: 530. (in Chinese)
- 张晓敏, 王 慧, 杨文才. 2008. 新疆和云南番茄疮痂病病原菌初步研究//唐克轩, 黄丹枫, 王世平. *园艺学进展* (第八辑). 上海: 上海交通大学出版社: 530.