

# 番茄抗叶霉病基因 *Cf19* 的抗性特点及遗传连锁分析

赵婷婷, 张帆, 李帅, 刘冠, 李景富, 姜景彬, 张贺, 许向阳\*

(东北农业大学园艺学院番茄研究所, 哈尔滨 150030)

**摘要:** 番茄抗叶霉病基因 *Cf19* 的抗性范围基本涵盖了我国目前分化出的所有叶霉菌生理小种, 且抗性显著; 台盼蓝染色结果显示该基因介导的抗性应答中出现明显的超敏反应, 强度介于 *Cf4* 和 *Cf9* 基因之间; 遗传连锁分析说明该基因的遗传特性符合单基因显性遗传规律; 通过进一步 SSR 和 AFLP 分子标记连锁分析, 共找到 6 个与 *Cf19* 基因连锁的分子标记, 并将该基因初步定位于番茄 1 号染色体短臂区域。

**关键词:** 番茄; 番茄叶霉病; *Cf19* 基因; 遗传规律; 基因定位

**中图分类号:** S 641.2

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2015) 05-0872-07

## Characteristic and Genetic Linkage Analysis of *Cf19* Gene in Tomato

ZHAO Ting-ting, ZHANG Fan, LI Shuai, LIU Guan, LI Jing-fu, JIANG Jing-bin, ZHANG He, and XU Xiang-yang\*

(Tomato Research Institution, College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

**Abstract:** In this study, comprehensive research including resistance characteristic and genetic linkage analysis of *Cf19* gene were carried out. Artificial inoculation results showed that tomato plants carrying *Cf19* gene resistant to all physiological races in China. A remarkable hypersensitive response (HR) phenomenon was observed in trypan blue staining experiment, and the response intensity that *Cf19* mediated is between *Cf4* and *Cf9*. Inheritance analysis indicated that the genetic action of *Cf19* fits the genetic pattern of a single dominant gene. Six markers linked to *Cf19* gene were obtained in SSR and AFLP analysis, and of which the marker SSR336 located *Cf19* gene on the short arm of chromosome 1.

**Key words:** tomato; tomato leaf mold; resistance gene *Cf19*; inheritance; gene mapping

番茄叶霉病由番茄叶霉病菌 (*Cladosporium fulvum*) 引起, 是温室栽培番茄中的一种较为严重的病害, 在高湿的环境下, 露地栽培番茄偶尔也会发生 (Veloukas et al., 2007; Yan et al., 2008)。在过去的 50 年间, 人们通过将野生番茄品种中的 *Cf* 抗病基因引入到栽培品种中, 成功地控制了大部分栽培地区的发病情况 (Joosten & De Wit, 1999; Rivas & Thomas, 2005)。目前在不同的番茄品种中共发现了 24 个抗叶霉病基因, 这些基因对不同的生理小种产生抗性 (Kanwar et al., 1980a, 1980b)。通过育种获得含有抗病基因的抗性品种可以在番茄生产中有效地控制叶霉病的发生, 但是

**收稿日期:** 2015-03-26; **修回日期:** 2015-05-05

**基金项目:** 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-25-A-15); 国家自然科学基金项目 (31272171); 黑龙江省杰出青年科学基金项目 (JC201204)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xxy709@126.com)

新的抗病基因的使用同时也加速了叶霉病菌生理小种的分化。目前包括 *Cf2*、*Cf4* 和 *Cf6* 等很多基因已经对某些生理小种失去了抗性, 所以有必要发掘新的抗病基因来满足育种的需要。

番茄与叶霉病菌 *C. fulvum* 的非亲和互作遵守基因对基因 (gene-for-gene) 的假说 (Flor, 1942)。番茄 *Cf* 基因产物与互补的病原菌无毒基因 *Avr* 的产物进行识别互作, 从而激活下游抗病信号传导途径, 并活化各类防卫反应基因表达, 引发超敏反应等抗病表现。目前已经有 24 个抗叶霉病基因 *Cf* 被定位在番茄的 12 条染色体上, 并有 9 个 *Cf* (*Cf2.1*、*Cf2.2*、*Cf4*、*Cf4E*、*Cf5*、*Cf9*、*9DC*、*Hcr9-9B*、*Hcr9-M205*) 和 6 个 *Cf-Ecps* 基因 (*Cf-Ecp1* ~ *Cf-Ecp6*) 被克隆 (芦亚丽等, 2009)。目前关于 *Cf* 与 *Avr* 基因产物相互作用的研究主要集中在 *Cf4/Avr4* 和 *Cf9/Avr9* 上。*Cf9* 与 *Cf4* 蛋白的氨基酸序列一致性达到 91% 以上, *Avr9* 与 *Avr4* 之间却没有明显的同源性, 并且它们之间引发的超敏反应也有很大不同 (Gabriëls et al., 2006; Hong et al., 2007), 造成这种差异的具体机制尚不明确。

含有 *Cf19* 基因的番茄材料在多年的栽培实践中表现出了有效的抗病性, 可以作为抗性育种的候选材料。1980 年 Kanwar 等 (1980b) 报道将 *Cf19* 基因定位在 2 号染色体的长臂上, 之后对于该基因的研究一直处于停滞状态。本试验中通过对 *Cf19* 基因的抗性范围、抗性特点、遗传规律以及基因定位进行系统的研究, 以期为今后 *Cf19* 基因在育种中的应用提供理论依据, 同时为 *Cf19* 基因的克隆以及进一步研究其与 *Cf-Avr* 的互作机理奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

以含有 *Cf19* 基因的抗叶霉病番茄品种 ‘CGN18423’ (由中国农业科学院蔬菜花卉研究所提供) 为母本 ( $P_1$ ), 分别以不含任何 *Cf* 抗病基因的番茄叶霉病感病品种 ‘Money Marker’ ( $P_2A$ ) 和 ‘LA0716’ ( $P_2B$ ) 为父本, 构建  $F_1$ 、 $F_2$  代两个群体。通过对母本 CGN18423 进行人工授粉杂交, 获得了针对两个父本的  $F_1$ , 记为  $F_1A$  (CGN18423 × Money Marker)、 $F_1B$  (CGN18423 × LA0716), 并分别自交获得了  $F_2$  代群体, 记为  $F_2A$  ( $F_1A$  自交)、 $F_2B$  ( $F_1B$  自交)。 $F_1$  与感病亲本回交得到  $BC_1$  群体, 记为  $BC_1A$  ( $F_1A$  ×  $P_2A$ )、 $BC_1B$  ( $F_1B$  ×  $P_2B$ )。试验材料还有含 *Cf4* 基因的抗病材料 ‘Ont7516’, 含 *Cf9* 基因的抗病材料 ‘Ont7719’。人工接种鉴定的菌株包括生理小种 1.2.3、1.2.3.4、1.2.3.4.5、1.2.3.4.9, 由东北农业大学园艺学院番茄课题组提供。

### 1.2 *Cf19* 基因抗性范围鉴定

取相同条件下生长的 CGN18423 和 Money Marker 番茄苗, 每 10 株作为一组 (其中 10 株 Money Marker 用于对照检测病原菌活性), 共 4 组, 每组接种一个生理小种, 另外按相同的方法取番茄苗, 接种清水作为对照, 整个试验重复 3 次。接种按 Wang 等 (2007) 的方法在 5 ~ 6 片真叶期进行。将番茄叶霉病菌进行活化, 在 PDA 培养基上大量繁殖, 采用喷雾接种, 接种孢子浓度为  $10^7$  个 · mL<sup>-1</sup>。接种过程在东北农业大学园艺试验站温室内进行, 接种前后保湿 24 h, 接种后温度保持在 22 ~ 25 °C, 湿度保持在 90% 以上, 15 d 以后调查并记录发病情况。参照李树德 (1995) 的方法进行病情级数划分, 根据柴敏等 (2005) 的方法计算病情指数, 并进行抗病级数划分。

### 1.3 抗病反应观察

为了更加直观地观察和分析 *Cf19* 基因引发的超敏反应特点, 选择目前研究较为深入的 *Cf4* 和

*Cf9* 基因进行对比观察。取相同条件下播种的 3 种含有不同抗病基因的材料以及感病材料 Money Marker 各 20 株, 进行人工接种。21 d 后每个品种随机采集 5 片叶进行台盼蓝染色观察。染色采用 Colon 等 (1992) 的方法并加以改进。将叶片浸泡在 Farmer 溶液中 8 ~ 12 h, 取出后用 0.1% 锥虫蓝溶液浸泡, 65 °C 水浴 5 h。将染色的叶片浸泡在饱和水合氯醛中过夜。于载玻片上滴一滴 50% 的甘油, 将染色的叶片覆在甘油上, 盖上盖玻片进行观察。

#### 1.4 遗传群体抗病性鉴定

用叶霉病菌生理小种 1.2.3 对亲本以及各世代群体进行人工接种鉴定, 接种方法和病情调查统计方法与抗性范围鉴定中相同, 根据统计分析 *Cf19* 基因的遗传规律。

#### 1.5 分子标记连锁分析

由于 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>A 及其后代群体植株成活率高, 且群体相对较大 (289 株), 所以选择该群体作为分子标记连锁分析的材料。取单株幼嫩叶片, 采用 CTAB 方法 (周国治 等, 2008) 提取 DNA。随机选取 20 株抗病植株和 20 株感病植株, 分别将其 DNA 等质量混合建立抗病基因池和感病基因池。采用 SSR 和 AFLP 两种分子标记进行分析。首先采用父母本及 F<sub>1</sub> 样本进行筛选, 利用抗病基因池和感病基因池对筛选出的标记内进行复选, 最终将获得的标记在 F<sub>2</sub> 代群体中进行验证和定位分析。SSR 分析选取 SOL Genomics Network (SGN) (<http://solgenomics.net/>) 网站上均匀覆盖 12 条染色体的 128 对引物, 反应体系和反应条件采用 Wang 等 (2007) 的。AFLP 选用 *EcoR* I 和 *Mse* I 两种内切酶, 256 对引物、反应体系及反应条件参照李文枫等 (2008) 的。用 6% 的变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离扩增产物, 银染后 (Bassam et al., 1991) 后进行分析。用 Mapchart 2.1 进行遗传作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 *Cf19* 的抗性范围

通过用不同的叶霉病菌生理小种对含 *Cf19* 的抗性材料 CGN18423 和感病材料 Money Marker 进行接种, 结果见表 1。感病品种 Money Marker 接种不同生理小种后发病现象明显, 大部分叶片背面出现黑褐色霉层, 发病严重的下部叶片卷曲枯萎, 接种清水作为对照的 Money Marker 无感病迹象, 说明所有供试菌株均具有致病性, 且试验条件适宜发病。CGN18423 植株接种病原菌后部分植株叶片在接种后期出现肉眼可见的微小黄褐色坏死斑, 但植株整体长势良好, 与接种清水的对照植株无明显区别, 说明 *Cf19* 对叶霉病菌生理小种 1.2.3、1.2.3.4、1.2.3.4.5 和 1.2.3.4.9 均有良好的抗病性。

表 1 *Cf19* 抗性材料对不同叶霉病菌生理小种的抗性鉴定

Table 1 Resistance identification of *Cf19* plants to different physiological races of *Cladosporium fulvum*

叶霉病菌生理小种 Physiological races of <i>Cladosporium fulvum</i>	CGN18423			Money Marker		
	发病率/% Incidence rate	病情指数 Disease index	抗性分级 Resistance level	发病率/% Incidence rate	病情指数 Disease index	抗性分级 Resistance level
1.2.3	0	0	I	100	88.9	HS
1.2.3.4	50	0.50	HR	100	86.7	HS
1.2.3.4.5	40	0.40	HR	100	84.5	HS
1.2.3.4.9	57	0.57	HR	100	97.8	HS
清水 (对照) Water (Control)	0	0	I	0	0	I

注: I: 免疫; HR: 高抗; HS: 感病。

Note: I: Immune; HR: High resistance; HS: High susceptible.

## 2.2 *Cf19* 介导的抗病反应特点

通过对充分发生抗病反应的叶片进行染色观察, 对比 *Cf4* 和 *Cf9* 叶片超敏反应坏死斑的分布情况, 分析 *Cf19* 介导的抗病反应特点 (图 1)。染色结果表明 *Cf4* 介导的超敏反应最为剧烈, 坏死斑数量最多, 叶脉上的坏死斑较周围叶肉部分更加明显; *Cf9* 介导的超敏反应程度最轻, 坏死斑小而分散, 大部分位于叶肉细胞; *Cf19* 介导的超敏反应强度介于 *Cf4* 和 *Cf9* 之间, 坏死斑面积较大, 整体上大致沿着叶脉附近分布。

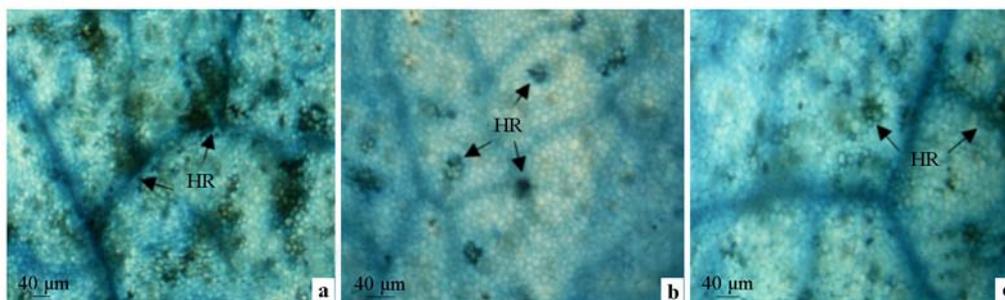


图 1 不同番茄叶片接种病原菌后的台盼蓝染色结果

a: *Cf4* 基因介导的超敏反应; b: *Cf9* 基因介导的超敏反应; c: *Cf19* 基因介导的超敏反应。HR: 超敏反应。

Fig. 1 Trypan blue staining of different tomato leaf tissues inoculated with *Cladosporium fulvum*

a: The hypersensitive response (HR) mediated by *Cf4*; b: The hypersensitive response (HR) mediated by *Cf9*; c: The hypersensitive response (HR) mediated by *Cf19*. HR: Hypersensitive response.

## 2.3 *Cf19* 的遗传规律分析

调查结果 (表 2) 显示所有母本及  $F_1$  均表现抗病, 所有父本均表现感病,  $F_2A$  (CGN18423  $\times$  Money Marker) 中 219 株表现抗病, 70 株表现感病,  $BC_1A$  中 43 株抗病, 40 株感病;  $F_2B$  (CGN18423  $\times$  LA0716) 中 69 株表现抗病, 20 株表现感病,  $BC_1B$  中 25 株抗病, 21 株感病。根据适合性测验结果,  $F_2$  群体的抗感比均符合 3:1 分离规律,  $BC_1$  群体抗感比均符合 1:1 分离规律, 说明抗病材料 CGN18423 的抗病性状由显性单基因控制。

表 2 不同群体材料 *Cf19* 基因抗病性遗传分析

Table 2 The genetic analysis of *Cf19* disease-resistance in different population

世代 Generation	植株总数 Number of total plants	抗病植株数 (R) Number of resistant plants	感病植株数 (S) Number of susceptible plants	R : S	$\chi^2$
$P_1$ (CGN18423)	50	50	0		
$P_2A$ (Money Marker)	50	0	50		
$F_1A$	20	20	0		
$F_2A$	289	219	70	3.129 : 1	0.056
$BC_1A$	83	43	40	1.075 : 1	0.048
$P_2B$ (LA0716)	28	28	0		
$F_1B$	17	17	0		
$F_2B$	89	69	20	3.45 : 1	0.184
$BC_1B$	46	25	21	1.19 : 1	0.196

$\chi^2_{0.05, 1} = 3.84$ .

## 2.4 分子标记筛选与遗传作图

经过筛选找到与抗病性状连锁的 1 个 SSR 标记 SSR336 (图 2), 可以在抗病材料中稳定扩增出一条 300 bp 左右的条带, 而感病材料中无此条带, 该标记与 *Cf19* 基因的遗传距离为 5.3 cM。

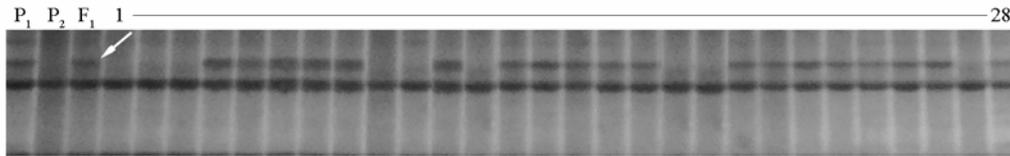


图2 引物 SSR336 在部分 F<sub>2</sub> 群体中的扩增结果

P<sub>1</sub>: CGN18423; P<sub>2</sub>: Money Marker; 1 ~ 28: F<sub>2</sub> 分离群体植株; 箭头: 差异带。

Fig. 2 The PCR amplification results using SSR336 primer in parents, F<sub>1</sub> and partial F<sub>2</sub> population

P<sub>1</sub>: CGN18423; P<sub>2</sub>: Money Marker; 1 - 28: F<sub>2</sub> lines plants; Arrow: Specific band.

另外筛选出5个 AFLP 标记, 包括 E66M84-4、E66M44-1、E38M61-2、E77M50-1 和 E77M50-2, 遗传距离分别为 8.9、9.1、9.7、10.8 和 12.8 cM (图 3)。

### 3 讨论

*Cf* 抗病基因的利用很好地控制了叶霉病的发生, 但抗病基因的大规模使用也加快了病原菌的分化过程, 一些新出现的病原菌生理小种会克服某些抗病基因, 从而导致原来的抗病品种发病。叶霉菌的进化速度很快, 在中国东北地区, 生理小种 1.2.4 和 1.2.3.4 从出现到成为

田间主流生理小种不到 8 年时间 (Wang et al., 2007), 这两个生理小种的出现使 *Cf4* 基因的应用受到了限制。目前育种中最常用的是 *Cf5* 和 *Cf9* 两个抗病基因, 但叶霉病生理小种 1.2.3.4.5 和 1.2.3.4.9 已经被发现, 预示着这两个基因的使用将逐渐受到限制。本研究中采用不同的生理小种对 *Cf19* 基因的抗病性进行鉴定, 这些生理小种基本涵盖了目前已知叶霉病菌的致病范围, 而 *Cf19* 基因在所有的鉴定中均表现出了较强的抗性, 说明该基因具有很高的利用价值, 应尽快应用于抗病育种实践。

Hammond-Kosack 和 Jones (1994) 通过使用含有相同 *Cf* 基因的纯合和杂合基因型的番茄植株进行细致的抗病反应观察分析, 指出 *Cf* 基因属于不完全显性基因。本研究中对两个不同父本对应的各世代群体进行抗病性鉴定, 结果显示含有 *Cf19* 基因的抗病材料 CGN18423 的抗病性由显性单基因控制, 遗传模式符合孟德尔遗传定律。虽然如果以 Hammond-Kosack 的方法进行分析, *Cf19* 基因也很可能表现为不完全显性遗传, 但本研究中的数据说明 *Cf19* 基因完全可以像 *Cf5*、*Cf9* 等基因一样, 作为显性抗病基因应用于抗病育种实践中。

不同的 *Cf* 抗病基因对特定的叶霉病菌感染会产生不同的抗性, 叶霉菌与番茄的互动符合“基因对基因”假说 (Flor, 1942), 抗病反应即非亲和互作的发生需要一个寄主植物中的显性抗病基因和一个病原菌中的显性 *Avr* 基因共同存在 (Joosten & De Wit, 1999)。 *Cf* 基因产物与 *Avr* 基因产物的相互识别引发番茄对叶霉菌的抗病反应 (Nekrasov et al., 2006), 在这一过程中番茄植株内会发生多种生化变化, 其中超敏反应的发生与否决定了该番茄植株是否抗病。不同的 *Cf/Avr* 引发的超敏反应表现不同, 这种差异在一定程度上代表了引发机制的差别。洪薇 (2007) 对含有 *Cf4/Avr4* 和 *Cf9/Avr9* 基因对的特殊转基因番茄材料进行染色观察, 发现两种材料超敏反应坏死斑的发生时间、扩展过程以及坏死斑形态均有所不同, 但总体来讲, *Cf4* 基因引发的超敏反应更加强烈, 进一步对

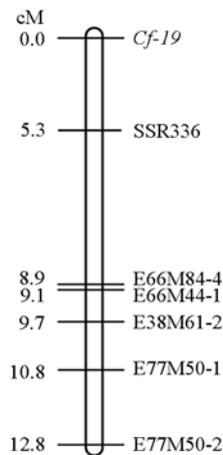


图3 分子标记遗传连锁图谱

Fig. 3 The genetic linkage map of molecular markers

应答基因进行分析, 发现应答基因转录本并不完全相同, 说明两种超敏反应的引发过程可能存在差异。本研究中的结果显示, *Cf4* 基因介导的超敏反应比 *Cf9* 基因介导的超敏反应更加强烈, 与洪薇 (2007) 的研究一致, *Cf19* 的反应强度介于 *Cf4* 和 *Cf9* 之间, 坏死斑形态和分布也存在差异, 因此推测 *Cf19* 基因的抗性机制可能也与 *Cf4*、*Cf9* 基因有所不同。另外 *Cf19* 基因在反应特征和反应强度上均可看作是 *Cf4* 和 *Cf9* 基因之间的过渡类型, 说明 *Cf19* 基因有可能是 *Cf4* 和 *Cf9* 基因在进化过程中出现的中间型。

*Cf19* 基因在 1980 年曾被定位在 2 号染色体的长臂上 (Kanwar et al., 1980b), 而本研究中筛选出的 SSR 分子标记 SSR336 位于 1 号染色体短臂, 与 *Cf19* 基因遗传距离为 5.3 cM, 针对这一结果上的差异, 结合近年来的研究成果进行分析。番茄 1 号染色体短臂是 *Cf* 基因最重要的分布区, 目前大部分已经定位的 *Cf* 基因 (包括 *Cf4* 和 *Cf9* 基因) 都属于这一区域 (Jones et al., 1993; Balint-Kurti et al., 1994; Parniske et al., 1997; Thomas et al., 1997; Dixon et al., 1998)。 *Cf* 基因在染色体上以线性串联方式排列, 新的家族基因的产生往往由于同一染色体串联排列区内基因大片的复制、缺失、倒位和易位等原因造成 (Parniske et al., 1997; Wulff et al., 2009), 目前已知的研究中并没有 *Cf19* 基因定位于 2 号染色体的相似结果出现, 而且本研究在 2 号染色体长臂乃至整个 2 号染色体上并未发现有效的连锁标记, 虽然不能完全排除 *Cf19* 基因位于 2 号染色体的可能性, 但综合前人的研究成果和本试验的定位标记, 作者认为 *Cf19* 基因位于 1 号染色体短臂这一结果更为合理。 *Hcr9s* 基因家族正是位于这一区域, 该家族包括 *Cf0*、*Cf4* 和 *Cf9* 共 3 个基因, 被定位于 MW (MilkyWay) 基因座上 (Jones et al., 1993; Balint-Kurti et al., 1994; Parniske et al., 1999), 另外 *Cf1* 基因和 *9DC* 基因簇分别被定位于 *Cf4/Cf9* 位点和 MW 基因座。1 号染色体短臂是 *Cf* 基因的一个复杂排列区, 本研究结果将 *Cf19* 基因定位在这一区域, 说明 *Cf19* 基因很有可能是 *Hcr9s* 基因家族或 *9DC* 家族的成员之一, 将在后续的工作中对这一推断进行深入的研究与探讨。

## References

- Balint-Kurti P J, Dixon M S, Jones D A, Norcott K A, Jones J D G. 1994. RFLP linkage analysis of the *Cf-4* and *Cf-9* genes for resistance to *Cladosporium fulvum* in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 88 (6 - 7): 691 - 700.
- Bassam B J, Caetano-Anollés G, Gresshoff P M. 1991. Fast and sensitive silver staining of DNA in polyacrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 196 (1): 80 - 83.
- Chai Min, Yu Shuan-cang, Ding Yun-hua, Jiang Li-gang. 2005. Further identification of physiological races of tomato leaf mould in Beijing. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 20 (2): 97 - 100. (in Chinese)
- 柴敏, 于拴仓, 丁云花, 姜立纲. 2005. 北京地区番茄叶霉病菌致病性分化新动态. *华北农学报*, 20 (2): 97 - 100.
- Colon I T, Eijlander R, Budding D J, Van Ijzendoorn M T, Pieters M M J, Hoogendoorn J. 1992. Resistance to potato late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] in *Solanum nigrum*, *S. villosum* and their sexual hybrids with *S. tuberosum* and *S. demissum*. *Euphytica*, 66 (1 - 2): 55 - 64.
- Dixon M S, Hatzixanthis K, Jones D A, Harrison K, Jones J D G. 1998. The tomato *Cf-5* disease resistance gene and six homologs show pronounced allelic variation in leucine rich repeat copy number. *Plant Cell*, 10: 1915 - 1925.
- Flor H H. 1942. Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology*, 32: 653 - 669.
- Gabriëls S H, Takken F L, Vossen J H, de Jong C F, Liu Q, Turk S C, Joosten M H. 2006. cDNA-AFLP combined with functional analysis reveals novel genes involved in the hypersensitive response. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19 (6): 567 - 576.
- Hammond-Kosack K E, Jones J D G. 1994. Incomplete dominance of tomato *Cf* genes for resistance to *Cladosporium fulvum*. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 7: 58 - 70.
- Hong Wei. 2007. Molecular mechanism of the resistance to tomato leaf mold disease and the establishment of a technique system to isolate resistance-related genes [Ph. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)

- 洪 薇. 2007. 番茄抗叶霉病分子机理及抗病相关基因分离技术体系的建立[学位论文]. 杭州: 浙江大学.
- Jones D A, Dickinson M J, Balint-Kurti P J, Dixon M S, Jones J D G. 1993. Two complex resistance loci revealed in tomato by classical and RFLP mapping of the *Cf-2*, *Cf-4*, *Cf-5*, and *Cf-9* genes for resistance to *Cladosporium fulvum*. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 6: 348 - 357.
- Joosten M H A J, De Wit P J G M. 1999. The tomato-*Cladosporium fulvum* interaction: A versatile experimental system to study plant - pathogen interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 37: 335 - 367.
- Kanwar J S, Kerr E A, Harney P M. 1980a. Linkage of *Cf-1* to *Cf-11* genes for resistance to leaf mold *Cladosporium fulvum* Cke. *Rep Tomato Genet Coop*, 30: 20 - 21.
- Kanwar J S, Kerr E A, Harney P M. 1980b. Linkage of *Cf-12* to *Cf-24* genes for resistance to leaf mold *Cladosporium fulvum* Cke. *Rep Tomato Genet Coop*, 30: 22 - 23.
- Li Shu-de. 1995. Progress of the main vegetable on resisting breeding in China. Beijing: Science Press: 257 - 262. (in Chinese)
- 李树德. 1995. 中国主要蔬菜抗病育种进展. 北京: 科学出版社: 257 - 262.
- Li Wen-feng, Li Jing-fu, Kang Li-gong, Xu Xiang-yang. 2008. AFLP markers linked to *cladosporium fulvum* resistance gene *Cf11* in tomato. *Journal of Northeast Agricultural University*, 39 (9): 25 - 28. (in Chinese)
- 李文枫, 李景富, 康力功, 许向阳. 2008. 番茄抗叶霉病基因 *Cf-11* 的 AFLP 分子标记. *东北农业大学学报*, 39 (9): 25 - 28.
- Lu Ya-li, Yang Ning, Zhao Ling-xia. 2009. Progress on the molecular biology of the *Cladosporium fulvum* and its resistance genes in tomato. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (6): 911 - 922. (in Chinese)
- 芦亚丽, 杨 宁, 赵凌侠. 2009. 番茄叶霉菌及番茄抗性基因分子生物学研究进展. *园艺学报*, 36 (6): 911 - 922.
- Nekrasov V, Ludwig A A, Jones J D G. 2006. CITRX thioredoxin is a putative adaptor protein connecting *Cf-9* and the ACIK1 protein kinase during the *Cf-9/Avr9*-induced defence response. *FEBS Letters*, 580 (17): 4236 - 4241.
- Parniske M, Hammond-Kosack K E, Golstein C, Thomas C M, Jones D A, Harrison K, Jones J D. 1997. Novel disease resistance specificities result from sequence exchange between tandemly repeated genes at the *Cf-4/9* locus of tomato. *Cell*, 91: 821 - 832.
- Parniske M, Wulff B B H, Bonnema G, Thomas C M, Jones D A, Jones J D. 1999. Homologues of the *Cf-9* disease resistance gene (*Hcr9s*) are present at multiple loci on the short arm of tomato chromosome 1. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 12 (2): 93 - 102.
- Rivas S, Thomas C M. 2005. Molecular interactions between tomato and the leaf mold pathogen *Cladosporium fulvum*. *Annual Review of Phytopathology*, 43: 395 - 436.
- Thomas C M, Jones D A, Parniske M, Harrison K, Balint-Kurti P J, Hatzixanthis K, Jones J D G. 1997. Characterization of the tomato *Cf-4* gene for resistance to *Cladosporium fulvum* identifies sequences that determine recognitional specificity in *Cf-4* and *Cf-9*. *Plant Cell*, 9: 2209 - 2224.
- Veloukas T, Bardas G A, Karaoglanidis G S, Tzavella-Klonari K. 2007. Management of tomato leaf mould caused by *Cladosporium fulvum* with trifloxystrobin. *Crop Protection*, 26 (6): 845 - 851.
- Wang Ao-xue, Meng Fan-juan, Xu Xiang-yang, Wang Yong. 2007. Development of molecular markers linked to *Cladosporium fulvum* resistant gene *Cf-6* in tomato by RAPD and SSR methods. *HortScience*, 42 (1): 11 - 15.
- Wei H, Xu Y P, Xu G, Cao J S, Cai X Z. 2007. Comparative transcript profiling by cDNA-AFLP reveals similar patterns of *Avr4/Cf-4* and *Avr9/Cf-9* dependent defence gene expression. *Molecular Plant Pathology*, 8 (4): 515 - 527.
- Wulff B B H, Chakrabarti A, Jones D A. 2009. Recognitional specificity and evolution in the tomato-*Cladosporium fulvum* pathosystem. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 22: 1191 - 1202.
- Yan L, Chen J, Zhang C, Ma Z. 2008. Molecular characterization of benzimidazole - resistant isolates of *Cladosporium fulvum*. *FEMS Microbiology Letters*, 278 (2): 242 - 248.
- Zhou Guo-zhi, Ye Qing-jing, Yang Yue-jian, Wang Rong-qing, Ruan Mei-ying. 2008. Simultaneous identification of multigenes with resistance to root-knot nematode and tomato leaf mold by PCR reaction in tomato. *Journal of Zhejiang University: Agriculture & Life Science*, 34 (2): 163 - 168. (in Chinese)
- 周国治, 叶青静, 杨悦健, 王荣青, 阮美颖. 2008. 利用 PCR 技术同时检测番茄抗根结线虫基因 (*Mi-1*) 和抗叶霉病基因 (*Cf-9*). *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 34 (2): 163 - 168.