

## 研究报告

## 菌株 B-6 对番茄的防病促生作用及其全基因组测序分析

赵晶媛, 杨平鸽, 王磊, 刘海霞, 卢晓虹, 王春伟, 姚艳平, 王美琴\*

山西农业大学 植物保护学院, 农业有益生物利用与生态农药创制山西省重点实验室, 山西 太谷 030801

赵晶媛, 杨平鸽, 王磊, 刘海霞, 卢晓虹, 王春伟, 姚艳平, 王美琴. 菌株 B-6 对番茄的防病促生作用及其全基因组测序分析[J]. 微生物学通报, 2026, 53(1): 345-360.

ZHAO Jingyuan, YANG Pingge, WANG Lei, LIU Haixia, LU Xiaohong, WANG Chunwei, YAO Yanping, WANG Meiqin. Disease-preventing and growth-promoting effects of strain B-6 on tomato and its whole-genome sequence characteristics[J]. Microbiology China, 2026, 53(1): 345-360.

**摘要:** 【背景】番茄青枯病是番茄生产上重要的土传病害之一, 缺乏高效的防治措施, 筛选拮抗菌株和研制生物菌剂成为当前防治青枯病的主攻目标。【目的】通过对拮抗菌株铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) B-6 的室内和田间试验以及全基因组序列分析, 明确其促生和防病效果、生防机制。【方法】通过灌根测定菌株 B-6 培养液对番茄青枯病的防治效果, 用培养液处理番茄种子测定该菌株的促生作用; 通过二代和三代测序技术的联合应用获得拮抗菌株 B-6 全基因组序列, 利用 NR、Swiss-Prot、KEGG、COG 及 GO 等数据库注释对其基因功能进行注释分析。【结果】室内试验和田间试验结果显示: 菌株 B-6 发酵液的防控效果随稀释倍数增加而显著下降, 50 倍稀释组对番茄青枯病的防效超 60%, 并且能显著促进胚芽与胚根伸长。基因组测序显示, 其全长 6 456 367 bp, G+C 含量均值 66.37%, 含 75 个 tRNA 和 12 个 rRNA 基因; 经多数据库联合注释, 5 994 个基因被成功注释, 其中 16 个次级代谢产物合成基因簇中, 8 个与藤黄绿菌素(pyoluteorin, Plt)、L-2-氨基-4-甲氧基-反式-3-丁烯酸(L-2-amino-4-methoxy-trans-3-butenoic acid, AMB)、绿脓菌素(pyocyanine, PCN)等已知抑菌化合物的合成基因簇完全匹配, 提示其抑菌活性的分子基础。编码区编码序列(coding sequence, CDS)经预测注释后得到 5 865 个基因, 碳水化合物活性酶(CAZyme) 247 个。【结论】菌株 B-6 对番茄青枯病的防治效果良好且对番茄植株有促生作用, 其基因组含有多种抑菌代谢物基因簇, 具有开发研制为生防菌剂的潜力。

**关键词:** 番茄青枯病; 铜绿假单胞菌; 防病效果; 全基因组测序

资助项目: 山西省现代农业产业技术体系建设项目(2025CYJSTX08-17); 山西省基础研究计划(自由探索类)面上项目(20210302123404)

This work was supported by the Shanxi Province Modern Agricultural Industry Technology System Construction Project (2025CYJSTX08-17) and the Basic Research Program (Free Exploration Category) General Project of Shanxi Province (20210302123404).

\*Corresponding author. E-mail: mqwang@sxau.edu.cn

Received: 2025-05-25; Accepted: 2025-07-13; Published online: 2025-08-08

## Disease-preventing and growth-promoting effects of strain B-6 on tomato and its whole-genome sequence characteristics

ZHAO Jingyuan, YANG Pingge, WANG Lei, LIU Haixia, LU Xiaohong, WANG Chunwei, YAO Yanping, WANG Meiqin\*

Shanxi Key Laboratory of Bioagent Utilization and Eco-pesticide Innovation in Agriculture, College of Plant Protection, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China

**Abstract:** [Background] *Ralstonia solanacearum*-induced tomato bacterial wilt is a major soil-borne disease in tomato cultivation, and effective control strategies remain limited. Screening antagonistic strains and developing biocontrol agents have become primary objectives in combating this disease. [Objective] To elucidate the growth-promoting effects, disease-preventing efficacy, and biocontrol mechanisms of *Pseudomonas aeruginosa* strain B-6 through laboratory and field trials and whole genome sequencing. [Methods] We employed the root irrigation method to evaluate the control efficacy of strain B-6 fermentation broth against tomato bacterial wilt, and then employed the seed soaking treatment to assess the growth-promoting effects of the strain on tomato seedlings. The second- and third-generation sequencing technologies were integrated to reveal the whole genome sequence of strain B-6. Gene functional annotation was performed *via* NR, Swiss-Prot, KEGG, COG, and GO databases. [Results] The results of laboratory and field experiments indicated that the control efficacy of the fermentation broth of strain B-6 decreased significantly as the dilution ratio increased. The 50-fold dilution group exhibited over 60% control effect against tomato bacterial wilt and could significantly promote the elongation of plumules and radicles. Genome sequencing showed that its total length was 6 456 367 bp, with the G+C content of 66.37%, containing 75 tRNA genes and 12 rRNA genes. Through combined annotation using multiple databases, 5 994 genes were successfully annotated. Among the 16 secondary metabolite synthesis gene clusters, 8 were completely matched with the synthesis gene clusters of known bacteriostatic compounds such as pyoluteorin, L-2-amino-4-methoxy-*trans*-3-butenoic acid, and pyocyanine, which suggested the molecular basis for its bacteriostatic activity. The coding region coding sequence (CDS) was predicted to be annotated to 5 865 genes, with 247 carbohydrate-active enzymes (CAZyme). [Conclusion] Strain B-6 demonstrates promising biocontrol activity against tomato bacterial wilt and promotes tomato growth. Its genome contains diverse antimicrobial metabolite biosynthetic gene clusters, which underscores the development potential of this strain as a high-efficacy biocontrol agent.

**Keywords:** tomato bacterial wilt; *Pseudomonas aeruginosa*; disease control effect; whole genome sequencing

番茄青枯病, 也叫细菌性髓部病害, 是由茄青枯劳尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)侵染引起, 北方实施番茄连作现象普遍, 严重时病

株率可达 60%–100%, 是制约番茄生产的土传性病害之一<sup>[1-2]</sup>。该菌是一种土壤习居菌, 主要随土壤及种薯(种苗)等传播, 经伤口侵入到达导

管,地上部植株呈现急性凋萎,病茎维管束变褐,横切后用手挤压可见白色菌脓溢出。高温高湿易诱发此病<sup>[3]</sup>。

目前,生产上防治番茄青枯病的措施包括选用无病种苗和轮作以及处理土壤,轮作虽然效果好,但在设施蔬菜种植中不易实现,化学药剂对番茄青枯病的防治效果有限<sup>[4-6]</sup>,并且长期施用会使有害生物抗药性增强<sup>[7]</sup>,进而破坏土壤生态系统平衡,此外,长期采用单一耕作方式及肥料施用不当,致使土壤发生板结、有益微生物种群数量缩减、土壤肥力降低,同时潜藏着环境污染与食品安全问题<sup>[8]</sup>。

生物防治策略则通过引入有益微生物控制病害,相较于化学防治,其对环境更为相容,不造成土壤及水体污染,也不在农产品中产生有害残留<sup>[9]</sup>。此外,这些有益微生物能够通过抑制病原菌生长、在作物根系定殖形成生物屏障以阻止病原体侵染<sup>[10-11]</sup>,以及诱导宿主抗病相关基因表达等方式提升作物抗病性<sup>[12]</sup>。由此可见,采用植物根际促生菌及其生物制剂,是一种高效且对环境友好的番茄青枯病防控手段。本实验室前期从番茄根际土壤分离筛选到 1 株对茄青枯劳尔氏菌有强抑制作用的铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*) B-6 (GenBank 登录号: PV687383),抑菌圈直径达到 13.8 mm,抑菌效果优于报道的其他铜绿假单胞菌<sup>[13]</sup>。本研究对其防病促生效果及全基因组序列进行研究,预测分析其次生代谢产物合成基因簇,并利用比较基因组分析其可能的作用机制及应用潜力,以期为进一步研究应用提供参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 样品

菌株 B-6 和茄青枯劳尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)均来源于山西农业大学植物病理实验室。供试番茄种苗维也纳 2 号,山西巨鑫伟业农业科技开发有限公司。供试番茄种子‘白果强丰’,泊头市永红种子有限公司。供试小鼠

SPF 级小鼠,成都达硕实验动物有限公司。

### 1.2 培养基

LB 培养基、营养琼脂培养基(nutrient agar medium, NA)和营养肉汤培养基(Nutrient Broth Medium, NB)参考文献<sup>[14]</sup>配制。

### 1.3 主要试剂和仪器

2%春雷霉素水剂,江门市植保有限公司;基因组 DNA 提取试剂盒,生工生物工程(上海)股份有限公司。紫外可见分光光度计,上海仪电分析有限公司;电子天平,上海质谱分析检测技术有限公司。

### 1.4 菌株 B-6 和茄青枯劳尔氏菌培养液的制备

吸取 50  $\mu$ L 菌株 B-6 菌液和茄青枯劳尔氏菌菌液接种于 LB 固体培养基表面,于 28  $^{\circ}$ C 静置培养。待单菌落形成后,用无菌接种环挑取典型单菌落,通过平板划线法转接至 NA 培养基,并于 28  $^{\circ}$ C 条件下恒温培养 24 h,制备成备用菌株。

将菌株 B-6 和茄青枯劳尔氏菌单菌落分别接种于 NB 培养基中,28  $^{\circ}$ C、180 r/min 条件下振荡培养 24 h,采用标准平板菌落计数法确定浓度为  $10^8$  CFU/mL,将其置于 4  $^{\circ}$ C 备用。

### 1.5 菌株 B-6 培养液对番茄青枯病的防效试验

#### 1.5.1 盆栽试验

预防试验:洗净番茄幼苗根部,分别浸入不同处理组的供试液中 6 h,接着移栽至花盆中,3 d 后采用伤根灌根法<sup>[15]</sup>接种茄青枯劳尔氏菌。

治疗试验:每盆采用伤根灌根法<sup>[15]</sup>接种茄青枯劳尔氏菌,3 d 后将不同处理组液体沿着番茄根部上方的茎缓慢灌入 30 mL。

分别对“预防试验”和“治疗试验”的苗进行菌株 B-6 培养液处理,选用生长一致的 6-8 叶期番茄幼苗,菌株 B-6 培养液设 50、100、150、200 倍稀释处理,化学对照为 2%春雷霉素水剂(稀释 1 000 倍),空白对照为清水,每组处理 10 株,重复 3 次,接种 25 d 后,空白对照发病充分,参照文献<sup>[16]</sup>按公式(1)-(3)计算病株率、病情指

数及防治效果。

病株率=(发病株数/调查总株数)×100% (1)

病情指数= $\Sigma$ (各级病株数×对应病级数)/(最大病级数×调查总株数)×100 (2)

防治效果=(对照组病情指数-处理组病情指数)/对照组病情指数×100% (3)

### 1.5.2 田间试验

田间试验于山西省晋中市太谷区胡村镇敦访村青枯病高发地块开展,设菌株 B-6 培养液 50、100、200 倍稀释组,每组 4 次重复(30 株/重复,共 600 株),对照药剂 2%春雷霉素水剂 1 000 倍液,清水处理为空白对照。分别在苗期和开花期各灌根 1 次。并在末次施药后 30 d 和 45 d 调查,每个小区调查全部株数,参考文献[17]记录病株数并计算防治效果。

### 1.6 菌株 B-6 培养液对番茄种子发芽的影响

番茄种子经消毒后,于 28 °C 条件下催芽 24 h;取处理后的种子在菌株 B-6 培养液中浸泡 30 min,随后置于铺有灭菌滤纸的培养皿中,培养皿四周用蘸有无菌水的灭菌棉花保湿,26 °C 培养 72 h 期间测定胚芽与胚根长度,计算发芽率,以无菌水浸泡处理作为空白对照(CK)。将 NB 培养基(未接种菌株 B-6)按相同条件(28 °C、180 r/min 振荡培养 24 h 后灭菌)制备为无菌营养液浸泡番茄种(NC),其余步骤与菌株 B-6 培养液处理组一致。每处理 10 粒种子,3 次重复。

### 1.7 菌株 B-6 对小鼠的急性毒性试验

将菌悬液送成都里来生物科技有限公司进行小鼠的急性毒性试验,动物实验经山西农业大学实验动物伦理委员会审核,批准号为 SXAU-EAW-2024M.GB.010019318。将 12 只小鼠称重并根据体重排序,依据 SPSS 软件随机生成的数字将小鼠分为 2 组,以菌悬液灌胃的方式对小鼠进行感染,每只 200  $\mu$ L,浓度  $1.2 \times 10^8$  CFU/mL,以 PBS 缓冲液作为正常组对照,每组 6 只,雌雄各半,常规方法饲养。感

染小鼠 7 d 内,每天观察并记录感染组和对照组的状态。

## 1.8 菌株 B-6 全基因组测序和功能注释

### 1.8.1 基因组 DNA 文库构建及全基因组测序

将菌株 B-6 单菌落接种至 LB 液体培养基中,于 30 °C、180 r/min 条件下培养至对数期( $OD_{600}$  约为 0.5),6 000 r/min 离心 10 min 收集菌体。采用基因组 DNA 提取试剂盒提取菌株 B-6 的 DNA,委托南京佰壹科生物技术有限公司进行测序分析<sup>[18]</sup>。通过 Illumina Novaseq PE 150 平台(构建 300–500 bp 文库)结合 Nanopore 技术进行双平台测序。原始数据质控后通过生物信息学拼接获得完整基因组图谱。

### 1.8.2 基因组组装

采用 Fastp v0.20.0 (<https://github.com/OpenGene/fastp>)处理二代数据:切除接头/引物、剔除质量值 Q5 以下 reads、筛除含 N 碱基数>5 的 reads。第 3 代测序数据的质控基于测序片段的长度分布。质控后 clean data 由 Unicycler (v0.4.8)进行混合组装。

### 1.8.3 基因预测和功能注释

编码基因预测采用 prokka v1.12 软件(参数 rfam-addgenes,其余默认);基因组 CRISPR 鉴定通过 CRT v1.2 软件默认参数完成;非编码 RNA 的预测借助 RNAmmer 软件、tRNAscan 软件、cmscan 与 Rfam database 比对实现;基因组重复序列的预测使用 RepeatMasker 4.1.0 软件默认参数进行<sup>[19]</sup>;使用 BLAST 软件将预测的基因序列与 NR、Swiss-Prot、GO、COG、KEGG 数据库进行比对,基于氨基酸序列预测结果,进一步通过 HMMER 软件与 Pfam 数据库进行蛋白结构域分析。最终采用 circos v0.69-5 (<https://circos.ca>)整合 COG 注释绘制全基因组圈图。

菌株 B-6 的次级代谢产物合成基因簇通过 antiSMASH 在线数据库进行预测<sup>[20]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 菌株 B-6 培养液对番茄青枯病的防效

#### 2.1.1 盆栽试验结果

预防试验结果见表 1: 菌株 B-6 培养液稀释 50、100、150、200 倍时, 预防效果分别为 70.39%、68.37%、67.39%、65.21%, 2%春雷霉素水剂稀释 1 000 倍预防效果为 67.36%。B-6 培养液稀释 50 倍时预防效果显著优于 2%春雷霉素 1 000 倍稀释液, 稀释 150 倍的预防效果与化学处理组的差异不显著, 稀释 200 倍的预防效果显著低于化学处理组( $P<0.05$ )。证明菌株 B-6 对番茄青枯病具有较好的预防效果。

治疗试验结果见表 1: 菌株 B-6 培养液 4 个稀释倍数对番茄青枯病的治疗效果在 62.28%–67.36%之间, 2%春雷霉素水剂稀释 1 000 倍治疗效果达 73.45%, 菌株 B-6 培养液的治疗效果与化学药剂相比差异显著, 稀释 50 倍和 100 倍之间无显著差异( $P<0.05$ )。

菌株 B-6 培养液相同稀释倍数的预防效果均优于治疗效果, 随着菌株 B-6 培养液稀释倍数的升高, 防治效果逐渐降低。

#### 2.1.2 田间试验结果

由表 2 可知, 处理 30 d 后所有 B-6 稀释组的病株率均显著低于对照组( $P<0.05$ )。其中 50 倍稀释组与春雷霉素处理组无显著差异, 而 100 倍、200 倍组在结果期呈现显著差异。至处理 45 d 时, 50 倍组病株率(15.00%)较 200 倍组(25.83%)显著降低( $P<0.05$ )。防治效果量化显示: 菌株 B-6 的 50、100、200 倍稀释液防治效果分别为

表 1 菌株 B-6 培养液对盆栽试验番茄青枯病的预防效果

Table 1 The preventive and therapeutic effects of strain B-6 fermentation broth on tomato bacterial wilt in pot experiments

Treatment	Preventive effect (%)	Treatment effect (%)
50 fold dilution of strain B-6	70.39±1.76a	67.36±1.04b
100 fold dilution of strain B-6	68.37±1.56b	66.22±0.58b
150 fold dilution of strain B-6	67.39±2.04c	65.21±1.52c
200 fold dilution of strain B-6	65.21±1.52d	62.28±1.53d
2% chunleimycin water 1 000×solution	67.36±1.04c	73.45±1.99a
CK	–	–

CK: 清水对照, 表格中小写字母表示  $P<0.05$  水平下的差异显著性。下同。

CK: Distilled water control, and lowercase letters in the table indicate the significance of the differences at the  $P<0.05$  level. The same below.

60.27%、45.59%、32.39%, 而春雷霉素 1 000 倍处理为 66.97%。结果表明菌株 B-6 发酵液对番茄青枯病具有浓度依赖性防治效应, 50 倍稀释时防效接近化学药剂水平。

### 2.2 菌株 B-6 对番茄种子发芽的影响

经菌株 B-6 培养液浸泡的番茄种子的胚根和胚芽长度显著大于未处理的清水对照种子(图 1)。处理组胚根平均长 28.60 mm、胚芽平均长 21.76 mm; 清水对照组胚根平均长 22.93 mm、胚芽平均长 14.84 mm, 并且所有处理组的种子发芽率均达 100%。由表 3 可以看出, 相较于清水对照, LB 营养液对照组(NC)的胚芽和胚根长度略有增加, 但差异不显著; 而菌株 B-6 处理

表 2 菌株 B-6 对田间番茄青枯病的防治效果

Table 2 Control effect of strain B-6 on tomato bacterial wilt in field

Parameter/Treatment	50 fold dilution of strain B-6	100 fold dilution of strain B-6	200 fold dilution of strain B-6	2% chunleimycin (1 000×)	CK
Diseased plant rate at fruiting stage (%)	8.33±1.92c	14.17±3.19b	17.50±3.19b	5.83±1.67c	22.50±1.67a
Diseased plant rate at maturity stage (%)	15.00±3.33cd	20.83±3.19bc	25.83±4.19b	12.50±1.67d	38.33±4.30a
Control effect (%)	60.27	45.59	32.39	66.97	

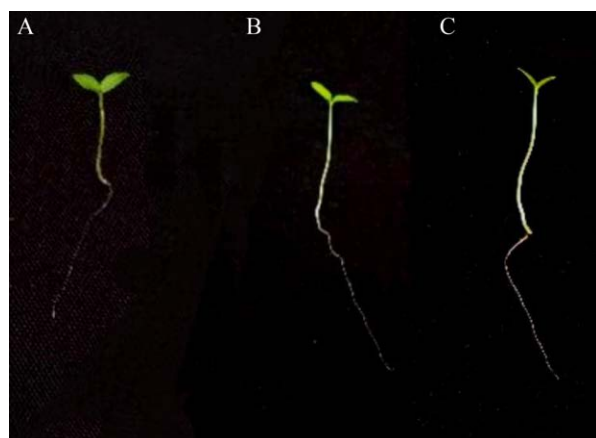


图 1 菌株 B-6 对番茄种子的促生作用 A: 清水对照(CK); B: LB 营养液对照(NC); C: 菌株 B-6 培养液处理。

Figure 1 Growth-promoting effects of strain B-6 on tomato seeds. A: Distilled water control (CK); B: LB nutrient solution control (NC); C: Fermentation broth treatment of strain B-6.

表 3 菌株 B-6 对番茄种子发芽的影响

Table 3 Effect of strain B-6 on the germination of tomato seeds

Treatment	Seed germination rate (%)	Plumule length (mm)	Radicle length (mm)
CK	100	14.84±0.22a	22.93±0.18a
NC	100	15.81±0.21a	24.08±0.20a
Strain B-6	100	21.76±0.27b	28.60±0.28b

CK: 清水空白对照; NC: 营养液对照组。表格中小写字母表示  $P<0.05$  水平下的差异显著性。

CK: Distilled water control; NC: Nutrient control. Lowercase letters indicate statistical groupings at  $P<0.05$ .

组的胚芽和胚根长度显著高于 CK 和 NC 组,表明菌株 B-6 对种子无不良影响,反而具有促进生长的作用。番茄种子经培养液浸种处理后,胚根及胚芽的伸长量较清水对照显著提升( $P<0.05$ )。因此,在种子催芽前进行菌液预处理,可有效刺激胚轴器官的生长发育。

### 2.3 菌株 B-6 对小白鼠的急性毒性反应

在灌胃给药 7 d 内对小鼠进行一般临床观

察。感染组小鼠行动灵活、反应敏捷、眼睛明亮有神;眼、鼻、肛门等天然孔道清洁,无分泌物流出,粪便大小颜色均正常;毛发色泽光亮、浓密,顺贴而不蓬乱,表皮无溃疡和结痂;头部端正,无歪斜。对照组小鼠一般临床观察与感染组相似,在一般临床观察上无显著性差异。

### 2.4 菌株 B-6 基因组分析

菌株 B-6 经测序、组装获得完整的基因组,是长度为 6 456 367 bp、G+C 含量 66.37% 的环状染色体。基因组共预测到 5 865 个蛋白编码序列(coding sequence, CDS), 3 个 CRISPR 重复序列,注释到 127 个 misc\_RNA、12 个 rRNA、75 个 tRNA、1 个 tmRNA。菌株 B-6 基因组重复序列见表 4。

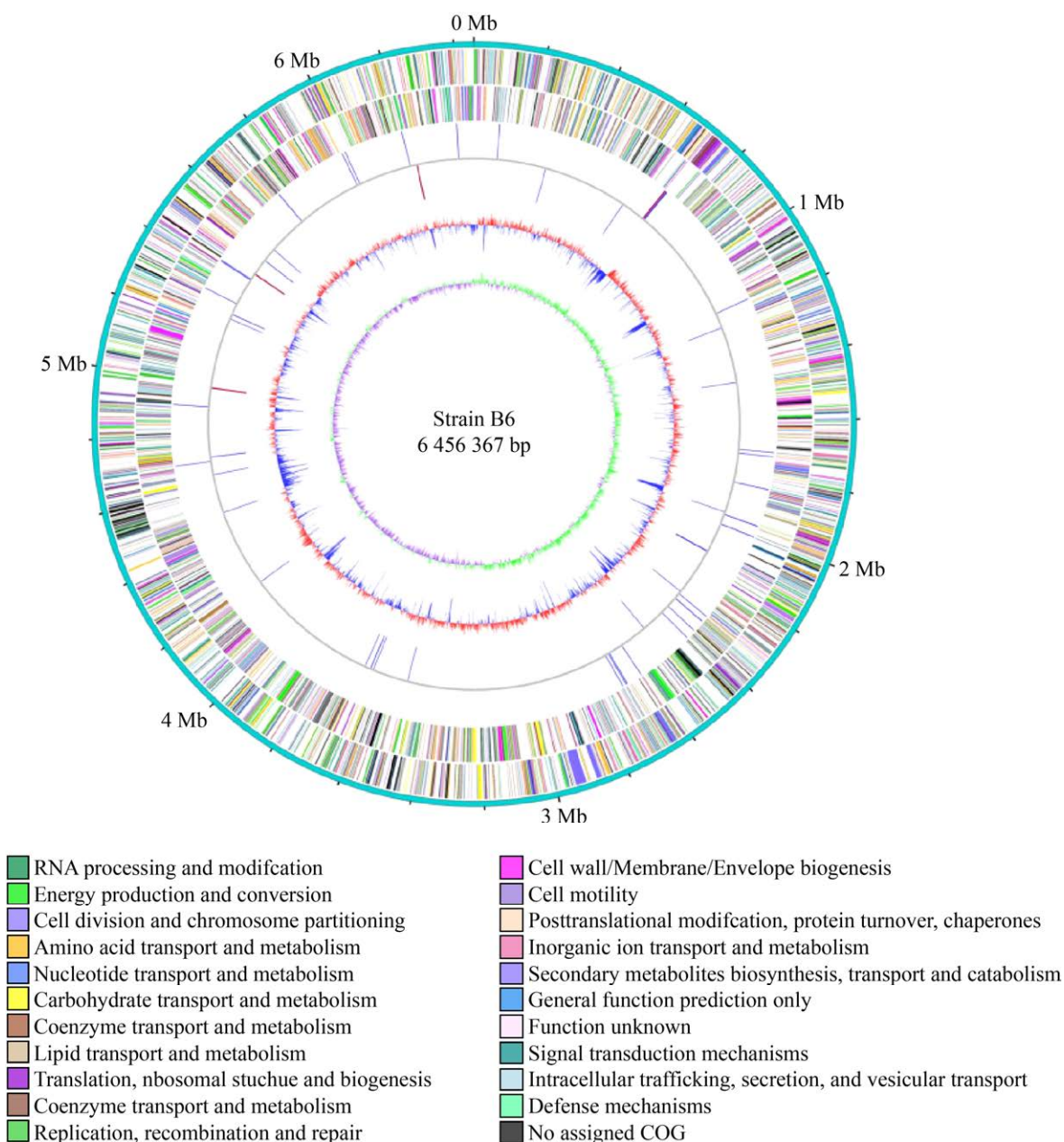
### 2.5 菌株 B-6 基因组圈图

采用 Circos 软件构建拮抗菌株 B-6 的基因组圈图(图 2),直观展示基因组上的 COG 注释、G+C 含量、G+C skew 等信息。拮抗菌株 B-6 的基因组总长度为 6 456 367 bp,从内到外,不同颜色圆环代表多样功能基因,如绿色圆环涉及 RNA 加工修饰等。

表 4 拮抗菌株 B-6 的重复序列

Table 4 Repeated sequences of strain B-6

Type	Number	Length (bp)	Percentage of sequence (%)
Short interspersed nuclear elements (SINEs)	13	795	0.01
Long interspersed nuclear elements (LINEs)	8	650	0.01
Long terminal repeat elements (LTRs)	0	0	0.00
DNA elements	5	363	0.01
Unclassified	0	0	0.00
Simple repeats	1 076	52 188	0.81
Low complexity	36	1656	0.03



**图 2 菌株 B-6 基因组圈图** 最外面一圈为基因组大小，每一个刻度为 0.2 Mb；第 2 圈和第 3 圈为正链、负链上的编码序列，不同的颜色表示 CDS 不同的 COG 的功能分类；第 4 圈和第 5 圈为正链、负链上的 rRNA 和 tRNA，rRNA 为红色，tRNA 为蓝色；第 6 圈为 G+C 含量；最内一圈为 G+C skew，正值用绿色表示，负值用紫色表示。

Figure 2 Genomic circle map of strain B-6. The outermost circle indicates the genome size scale, with each tick mark representing 0.2 Mb; The second and third circles display protein-coding sequences (CDS) on the positive and negative strands respectively, where distinct colors represent different COG functional categories of CDS; The fourth and fifth circles show rRNA (depicted in red) and tRNA (depicted in blue) on the positive and negative strands; The sixth circle visualizes G+C content; The innermost circle represents G+C skew, with positive values shown in green and negative values in purple.

## 2.6 菌株 B-6 基因组基础功能注释

通过 BLAST 将菌株 B-6 预测基因序列与 COG、GO、KEGG、Swiss-Prot 及 NR 数据库进行功能比对, 实现氨基酸序列预测。如表 5 和图 3 所示, 多库联合注释共获得 5 994 个功能基因, 其注释覆盖率呈现梯度分布: NR 数据库注释基因数量最高(5 993 个, 占比 99.98%), 其次为 KEGG (5 958 个, 99.39%)和 Swiss-Prot (5 156 个, 86.02%); 而 COG 数据库注释基因量相对较低(4 676 个, 占总量 78.01%), GO 数据库则注释到 4 856 个基因。

表 5 菌株 B-6 基础数据库注释结果统计

Table 5 Annotation statistics of strain B-6 in core databases

Database	Gene number	300 bp≤length< 1 000 bp	Length≥ 1 000 bp
COG	4 676	2 513	1 988
GO	4 856	2 599	2 117
KEGG	5 958	3 170	2 245
Swiss-Prot	5 156	2 790	2 198
NR	5 993	3 173	2 246
All	5 994	3 173	2 246

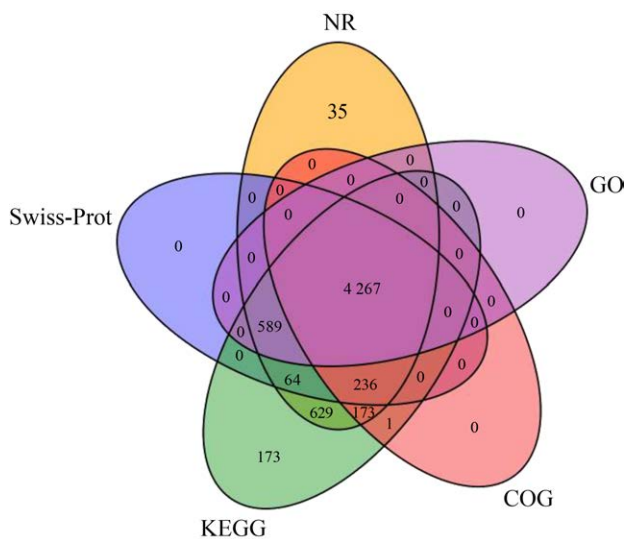


图 3 菌株 B-6 在各数据库注释的基因数量

Figure 3 Number of strain B-6 genes annotated in each database.

### 2.6.1 菌株 B-6 基因的 NR 数据库注释结果

菌株 B-6 的基因组测序数据经氨基酸序列转译后, 通过 NR 数据库同源比对分析, 证实 5 991 个基因获得功能注释, 占预测基因总量的 99.98% (图 4), 得到 *Pseudomonas aeruginosa*、*Pseudomonas aeruginosa* 39016、*Pseudomonas* sp. HMSC05H02、*Pseudomonas aeruginosa* MH38、*Proteobacteria*、*Pseudomonas* sp. 2\_1\_26、*Pseudomonas aeruginosa* NCMG1179、*Pseudomonas aeruginosa* str. stone 130 这 9 类物种, 对比过程中还注释一些细菌和其他的菌种, 注释到的基因数量分别为 4 380、1 061、34、33、30、29、21、17、15、18、353 个。

### 2.6.2 菌株 B-6 基因的 KEGG 数据库注释结果

通过 KEGG 数据库比对分析, 菌株 B-6 中共有 5 958 个基因(占其基因总数的 99.39%)被注释到 112 条代谢通路。其中, 基因数量不少于 40 的通路有 33 条(表 6)。KEGG 数据库注释结果表明, 脂肪酸生物合成代谢调控机制、ABC 转运体调控过程、双组分调控系统构成了最主要的 3 条代谢通路, 分别有 160、210、252 个基因成功得到注释结果。其中, 糖酵解糖异生代谢调控系统与菌株 B-6 的基因组相对具有较高的相关度(图 5)。

### 2.6.3 菌株 B-6 基因的 COG 数据库注释结果

菌株 B-6 功能蛋白编码基因的 COG 注释分析结果显示, 共获得 4 676 个注释成功的蛋白编码基因(图 6), 这些基因的功能注释可分为 25 类, 具体包括: RNA 加工与修饰(2个)、染色质结构与动力学(2个)、能量生产与转换(331个)、细胞周期分裂调控(47个)、氨基酸转运与代谢(578个)、核苷酸转运与代谢(109个)、碳水化合物转运及代谢(253个)、辅酶转运和代谢(187个)、脂质转运与代谢(242个)、核糖体结构翻译(199个)、转录(526个)、复制(158个)、细胞壁或细胞膜或胞外被膜的生物合成(275个)、细胞运动(154个)、翻译后修饰(192个)、无机离子

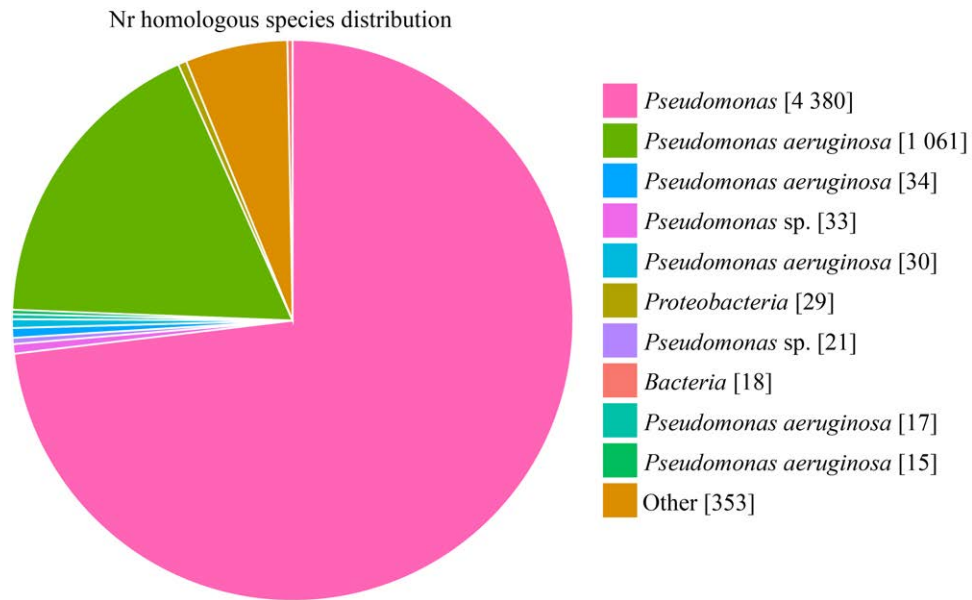


图 4 菌株 B-6 基因 NR 数据库注释物种分布

Figure 4 Distribution of annotated species in the NR database of strain B-6 gene.

表 6 基于 KEGG 数据库的菌株 B-6 基因组主要代谢通路分析

Table 6 Analysis of the main metabolic pathways of the strain B-6 genome using the KEGG database

Map number	Map name	Gene number ( $\geq 40$ )	Map number	Map name	Gene number ( $\geq 40$ )
Map00010	Glycolysis	42	Map00520	Amino sugar and nucleotide sugar metabolism	42
Map00020	Citrate cycle (TCA cycle)	46	Map00620	Pyruvate metabolism	68
Map00030	Pentose and glucuronate	41	Map00630	Glyoxylate and dicarboxylate	63
Map00061	Fatty acid biosynthesis	160	Map00640	Propanoate metabolism	51
Map00071	Fatty acid degradation	149	Map00650	Butanoate metabolism	55
Map00190	Oxidative phosphorylation	102	Map00790	Folate biosynthesis	53
Map00230	Purine metabolism	123	Map00860	Porphyryn and chlorldphyll metabolism	64
Map00240	Pyrimidine metabolism	63	Map00910	Nitrogen metabolism	62
Map00250	Aspartate and glutamate metabolism	40	Map00920	Sulfur metabolism	64
Map00260	Serine and threonine metabolism	55	Map01503	Cationic antimicrobial	42
Map00270	Cysteine and methionine metabolism	48	Map02010	ABC transporters	210
Map00280	Valine and isoleucine metabolism	66	Map02020	Two-component system	252
Map00330	Arginine and proline metabolism	57	Map02025	Biofilm formation	110
Map00362	Benzoate degradation	40	Map02030	Bacterial chemotaxis	49
Map00380	Tryptophan metabolism	42	Map03010	Ribosome	50
Map00400	Phenylalanine metabolism	45	Map03070	Bacterial secretion system	91
Map00405	Phenazine biosynthesis	40			

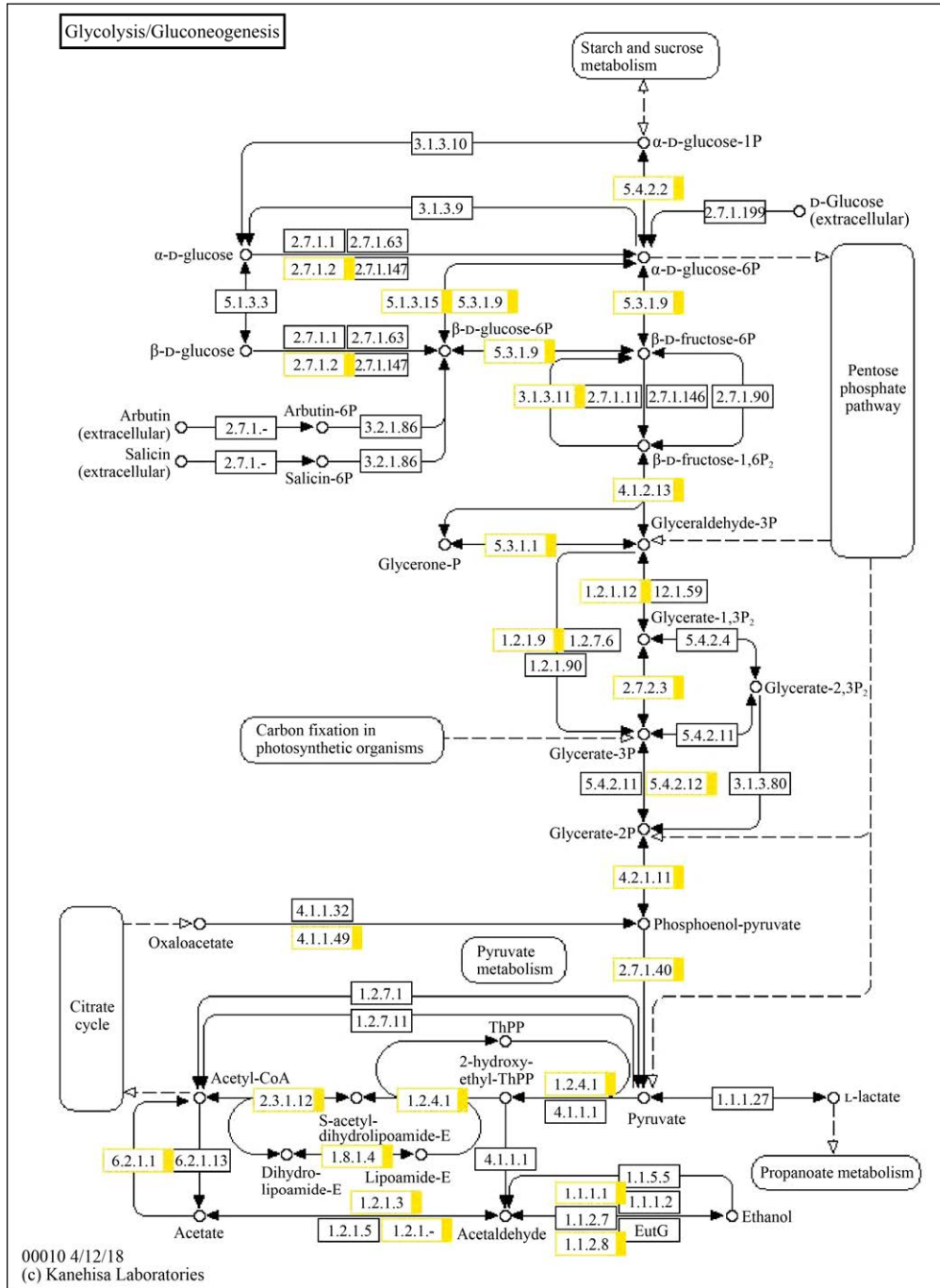


图 5 菌株 B-6 基因组 KEGG 数据库代谢通路 长方形表示基因产物(如酶、调控 RNA); 圆形表示化合物(底物/产物); 白色圆角矩形表示关联通路, 黄色框代表催化该步反应的特定酶。箭头指示反应或信号流向: 实线指代直接作用; 虚线指代间接作用。

Figure 5 Metabolic pathway of KEGG database of strain B-6 genome. Rectangles represent gene products (e.g., enzymes, regulatory RNAs); Circles denote compounds (substrates/products); Rounded white rectangles indicate associated pathways; The yellow boxes represent the specific enzymes that catalyze the corresponding reaction steps in this metabolic pathway. Arrows specify reaction or signaling direction: Solid lines denote direct interactions, dashed lines signify indirect regulatory relationships.

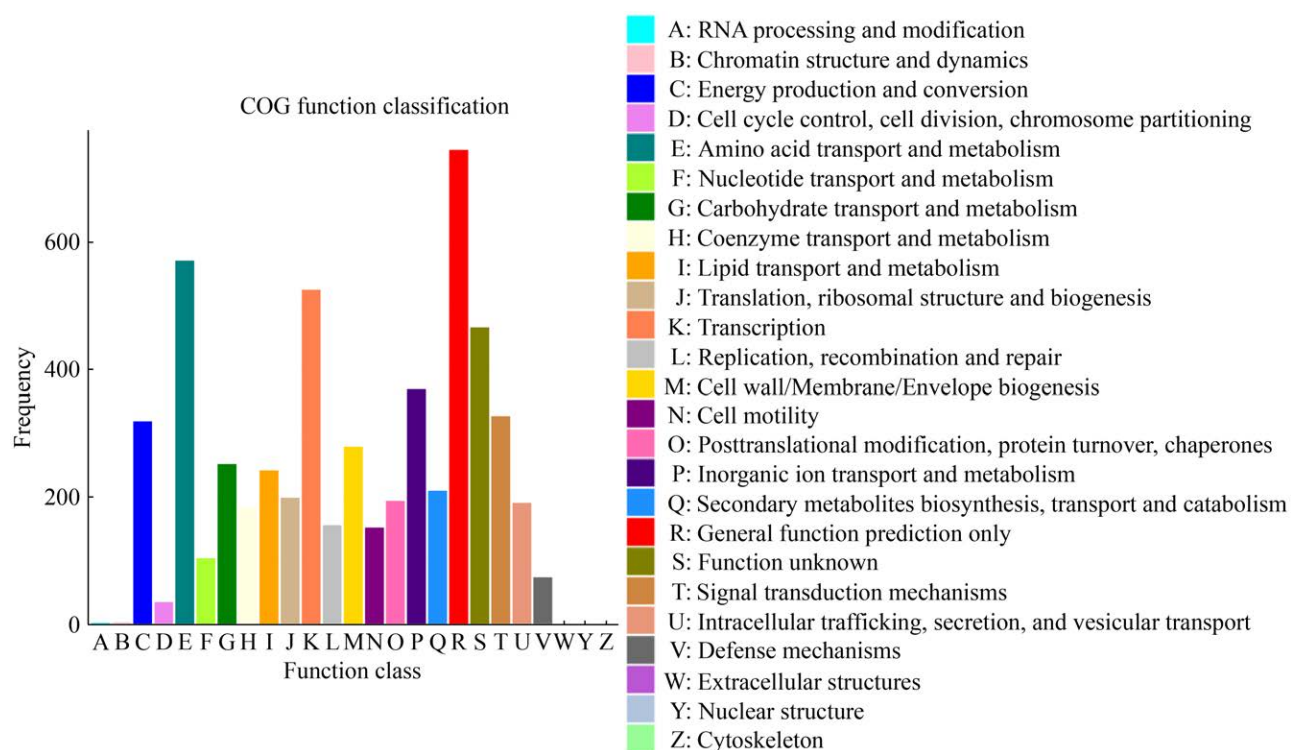


图 6 菌株 B-6 基因组 COG 数据库注释分类统计图

Figure 6 Annotated classification statistics of strain B-6 genome COG database.

运输与代谢(373个)、次级代谢产物生物合成(216个)、基因一般功能预测(753个)、功能未知(468个)、信息转导机制(337个)、分泌与囊泡运输(191个)、防御机制(78个),值得注意的是,细胞外结构、细胞核结构、细胞骨架三类功能途径中未发现基因富集,而注释为功能未知的基因仍需进一步研究。

#### 2.6.4 菌株 B-6 基因的 GO 数据库注释结果

利用 GO 数据库对菌株 B-6 的氨基酸序列进行功能注释与统计分析,得到拮抗菌株 B-6 基因功能分类的分布情况,其 GO 注释结果涵盖:细胞学组件、分子功能、生物学途径这三大类别。其中,细胞学组件功能分支有 14 个,共有 9 505 个基因被注释;分子功能分支有 9 个,共有 6 842 个基因被注释;生物学途径功能分支为 20 个,共有 9 427 个基因被注释(图 7)。细胞学组件功能中细胞与细胞部分各有 3 258 个和 3 247 个基因被注释,表现出较高的相关性;

在分子功能层面,菌株 B-6 注释基因数量最多的功能类别是催化活性(3 057 个基因)和结合(2 827 个基因);在生物学途径层面,代谢过程(3 286 个基因)和细胞内过程(3 247 个基因)则有最多的注释基因。

#### 2.7 菌株 B-6 代谢产物基因簇预测

菌株 B-6 基因组中经预测共存在 16 个次级代谢产物合成基因簇(表 7),其类型包括 4 个非核糖体多肽(nonribosomal peptide synthetase, NRPS)型(1 个 NRPS-like)、2 个核糖体合成和翻译后修饰肽(RiPP-like)、2 个聚酮(polyketide synthase, PKS)型、2 个杂合型、2 个 hserlactone,其余 NAGGN、redox-cofactor、thiopeptide、phenazine 各有 1 个。

从筛选出来的 16 个基因片段中,有 8 个可匹配到同源基因簇。从基因簇的相似度来看,有 3 个基因簇与数据库中已知的基因簇相似度为 100%, Cluster 8 为聚酮类,与 *Pseudomonas*

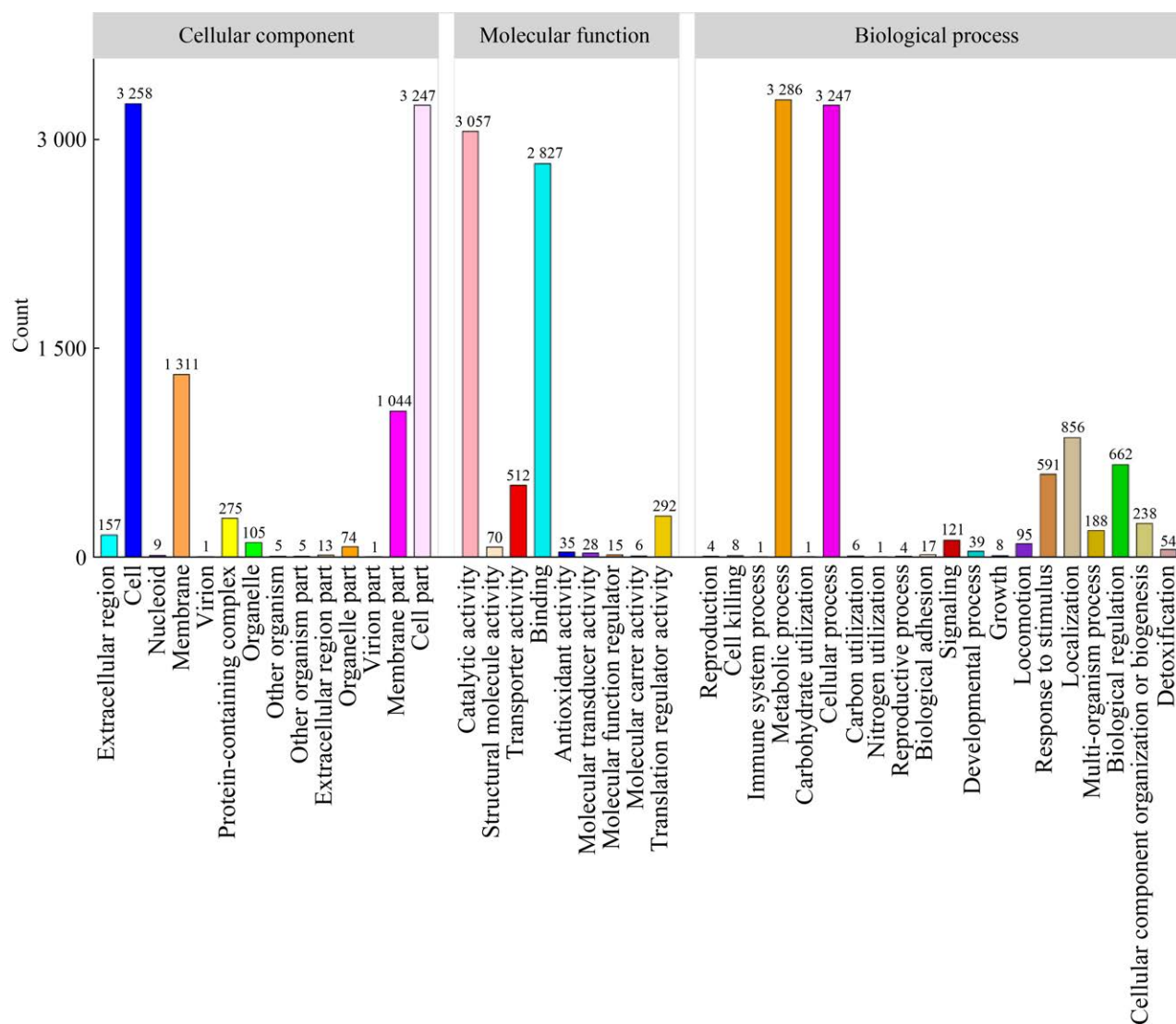


图7 菌株 B-6 基因组 GO 数据库注释功能分类图

Figure 7 Annotation function classification diagram of strain B-6 genome GO database.

sp. M18 的藤黄绿菌素(pyoluteorin, Plt)合成基因簇相似; Cluster 10 为 NRPS 类, 与 *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 的 L-2-氨基-4-甲氧基-反式-3-丁烯酸(L-2-amino-4-methoxy-*trans*-3-butenic acid, AMB)合成基因簇相似; Cluster 13 为吩嗪类, 与 *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 的绿脓菌素(pyocyanine, PCN)合成基因簇相似。菌株 B-6 具有产生这些代谢物的能力。

有 5 个基因簇的相似度在 2%–30%之间, Cluster 1 为 NRPS 和 phenazine 杂合型, 与链霉

菌(*Streptomyces* sp.) CNQ-509 的 marinophenazine A/phenaziterpene A 合成基因簇相似度为 30%; Cluster 9 为 NRPS 型, 与保护假单胞菌(*Pseudomonas protegens*) Pf-5 的嗜铁素(pyoverdine, PVD)合成基因簇相似度为 24%; Cluster 11 为 redox-cofactor, 与娄彻链霉菌(*Streptomyces rochei*)的兰卡杀菌素(lankacidin C)合成基因簇相似度为 13%; Cluster 12 为硫肽类(thiopeptide), 与白色链霉菌(*Streptomyces albus*)的 oxalomyacin B 合成基因簇相似度为 6%; Cluster 15 为 NRPS-like 和 betalactone

表 7 菌株 B-6 基因组中预测的生物合成基因簇

Table 7 Predicted biosynthetic gene clusters in the genome of strain B-6

Cluster	Gene cluster type	Start	End	Most similar known cluster	Similarity (%)
1	NRPS, phenazine	736 072	792 817	Marinophenazine A/Phenaziterpene A	30
2	RiPP-like	901 731	912 421	–	–
3	NRPS-like	918 770	961 124	–	–
4	Hserlactone	1 592 677	1 612 622	–	–
5	NAGGN	1 616 124	1 630 884	–	–
6	NRPS	1 732 705	1 779 501	–	–
7	RiPP-like	1 808 500	1 819 354	–	–
8	T3PKS, T1PKS	2 615 329	2 673 653	Pyoluteorin	100
9	NRPS	2 852 966	2 963 597	Pyoverdine	24
10	NRPS	3 036 992	3 089 272	L-2-amino-4-methoxy- <i>trans</i> -3-butenoic acid	100
11	Redox-cofactor	3 402 275	3 424 419	Lankacidin C	13
12	Thiopeptide	3 472 124	3 505 127	Oxalomycin B	6
13	Phenazine	3 506 942	3 527 954	Pyocyanine	100
14	Hserlactone	4 018 139	4 038 744	–	–
15	NRPS-like, betalactone	4 244 614	4 286 434	Pyoverdine	2
16	T3PKS	4 553 936	4 594 982	–	–

–: 未检测到。

–: Indicates no detection.

杂合型, 与 *P. protegens* Pf-5 的 PVD 合成基因簇相似度为 2%。表明菌株 B-6 有产生这 5 种已知结构的代谢物或其结构类似物的潜力。其余 8 个基因簇无法在数据库中匹配到已知基因簇, Cluster 2 和 Cluster 7 为 RiPP-like; Cluster 3 和 Cluster 6 分别为 NRPS-like 和 NRPS; Cluster 4 和 Cluster 14 为 hserlactone; Cluster 5 为 NAGGN; Cluster 16 为 PKS。这 8 个基因簇为潜在的新颖次级代谢产物基因簇, 可产生一些尚未进行功能预测的代谢产物或新代谢产物。

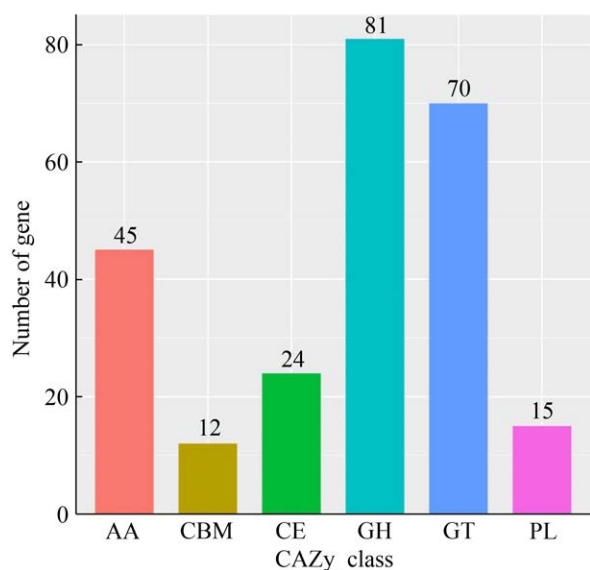
## 2.8 菌株 B-6 的碳水化合物 CAZy 注释

CAZy 数据库比对分析表明, 菌株 B-6 基因组中有 247 个基因编码的蛋白质结构域归属于碳水化合物活性酶(CAZyme)家族, 具体包括碳水化合物结合模块(carbohydrate-binding modules, CBM)、辅助氧化还原酶类(auxiliary activities, AA)、碳水化合物酯酶(carbohydrate esterases, CE)、糖类水解酶(glycoside hydrolases, GH)、糖基转移酶(glycosyl transferases, GT)及多糖裂解

酶(polysaccharide lyases, PL) (图 8)。另外, 该基因组含有编码内切葡聚糖酶(endo-glucanase, EC3.2.1.4)、 $\beta$ - 葡萄糖苷酶(beta-glucosidase, EC3.2.1.21)、 $\alpha$ -淀粉酶(alpha-amylase, EC3.2.1.1)、溶菌酶(lysozyme, EC3.2.1.17)等关键水解酶的基因。由于土壤环境中植物病残体成分以蛋白质和糖类为主, 并且是病原菌的重要载体, 菌株 B-6 的丰富 CAZyme 谱(特别是上述水解酶)为其降解植物残体并抑制病原菌提供了重要的分子基础。

## 3 讨论

通过室内与田间试验评估了菌株 B-6 培养液对番茄青枯病的防治效果。盆栽试验中, 50 倍稀释液的预防效果达 70.39%, 显著优于化学药剂 2%春雷霉素水剂(67.36%); 田间试验中, 50 倍稀释液的防效为 60.27%, 虽略低于春雷霉素(66.97%), 但二者差异不显著, 并且田间防效优于已报道的 *P. aeruginosa* NG61 的田间防效



**图 8 菌株 B-6 CAZy 数据库注释结果** CBM: 碳水化合物结合模块; AA: 辅助氧化还原酶类; CE: 碳水化合物酯酶; GH: 糖类水解酶; GT: 糖基转移酶; PL: 多糖裂解酶。

Figure 8 Annotation results of strain B-6 CAZy database. The abscissa is the CAZy classification, and the ordinate is the number of genes annotated to the corresponding classification. CBM: Carbohydrate-binding modules; AA: Auxiliary activities; CE: Carbohydrate esterases; GH: Glycoside hydrolases; GT: Glycosyl transferases; PL: Polysaccharide lyases.

(约 55%)<sup>[21]</sup>, 表明菌株 B-6 在复杂田间环境中仍能保持稳定的防控能力。番茄种子经菌株 B-6 培养液浸渍处理后, 胚芽及胚根的生长活性显著增强, 未接种菌株 B-6 的营养液对番茄种子发芽的促生效果有限, 而菌株 B-6 处理组的胚芽和胚根长度显著高于营养液对照组, 表明其促生作用主要依赖于菌株代谢产物的分泌(如植物激素、挥发性有机物等), 而非培养基本身的营养供给, 这一结果也验证了根际促生菌通过分泌 IAA 促进植物生长<sup>[10]</sup>。上述结果不仅验证了菌株 B-6 的实际应用潜力, 也为其替代化学农药提供了科学依据。

随着全基因组测序技术的不断完善, 可以精准获取多种微生物完整基因组序列, 解析每

个基因的全部遗传信息, 准确率达 99.99%<sup>[22]</sup>。铜绿假单胞菌作为一种生防菌株, 可产生大量代谢产物对植物病原菌产生拮抗作用<sup>[23]</sup>。Rikame 等<sup>[21]</sup>从向日葵根际土壤分离出根际促生菌 *Pseudomonas aeruginosa* NG61, 全基因组测序显示, 基因组大小为 6 537 180 bp (G+C 含量 66.18%), 含 6 186 个蛋白质编码基因、66 个 RNA, 系统发育树表明它与铜绿假单胞菌 DSM 50071 亲缘近, 兼具促生及生防活性。对菌株 B-6 全基因组进行基因功能注释, 有助于对其生防功能进行研究<sup>[24]</sup>。王雨婷<sup>[25]</sup>以脂肽合成基因保守序列设计引物筛选菌株, 发现 *Pseudomonas aeruginosa* S-1 具有吩嗪合成潜力, 其拮抗物质提取物能抑制禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*), 主要成分是绿脓素、吩嗪-1-酰胺; 经基因分析, 菌株 S-1 含 16 个次级代谢产物合成基因簇, 有 2 个可合成吩嗪类物质, 具备生防潜能。

本研究通过二代与三代测序技术完成铜绿假单胞菌 B-6 的全基因组测序分析, 其基因组大小为 6 456 367 bp (G+C 含量为 66.37%), 含 5 994 个基因, 其中 247 个为碳水化合物活性酶(CAZyme)基因, 包括内切葡聚糖酶(GH5、GH9)、几丁质酶(GH18)和溶菌酶(GH23)。内切葡聚糖酶与 *Pseudomonas fluorescens* CHA0 的酶活性相似, 可破坏病原菌细胞壁结构并释放抑菌代谢物<sup>[22]</sup>。菌株 B-6 的 Plt、AMB 和 PCN 合成基因簇(Cluster 8、10、13)与其田间防效(60.27%)显著相关。Plt 作为一种广谱抗菌聚酮, 可通过破坏病原菌细胞膜完整性直接抑制青枯病菌的生长<sup>[26]</sup>; AMB 则通过竞争性抑制病原菌的氨基酸代谢关键酶(如谷氨酸合成酶), 干扰其能量供应<sup>[27]</sup>。此外, PCN 作为吩嗪类化合物, 通过产生活性氧诱导青枯病菌氧化应激, 导致 DNA 损伤和细胞凋亡<sup>[28]</sup>。菌株 B-6 通过碳水化合物活性酶(CAZyme)靶向降解病原菌细胞壁(如纤维素与肽聚糖), 并依赖 Plt 破坏其细胞膜完整性, 两类机制协同作用, 形成物理屏障瓦解与化学损伤的双重拮抗模式, 显著提升对番

茄青枯病的田间防效。虽然铜绿假单胞菌理论上具有作为生防菌的潜力,但在实际应用中面临着巨大的争议和严格限制,根据世界卫生组织发布的《重点病原体清单》,铜绿假单胞菌已被列为“关键优先级”耐药病原体<sup>[29]</sup>,威胁人类健康,包括对烧伤患者、免疫缺陷者可引起肺炎、败血症等严重感染<sup>[30]</sup>;携带多重耐药基因(如  $\beta$ -内酰胺酶、碳青霉烯酶),可能通过农产品或环境传递至人类病原<sup>[29]</sup>。

## 4 结论

对菌株 B-6 的全基因组序列分析,明确了其基因组特征与防治潜力,本研究不仅为生防功能基因的靶向筛选奠定理论基石,更通过次生代谢产物基因簇的系统挖掘,揭示了抑菌活性物质的遗传基础;同时,建立的拮抗菌株效能评估模型为番茄青枯病的绿色防控策略创新提供了关键理论支撑。后续研究需进一步分离鉴定其活性代谢产物,解析抗菌分子机制;通过整合代谢组学、蛋白组学及分子生物学技术,可更系统地揭示菌株 B-6 的生防网络,同时优化发酵工艺以增强田间应用稳定性,为其开发成高效稳定的生物农药奠定基础。

## 作者贡献声明

赵晶媛:提出概念,方案设计,实验操作,软件程序,数据整合与管理,验证、数据分析,撰写文章,稿件润色修改,审阅;杨平鸽、王磊:实验操作,研究讨论;刘海霞:软件程序,实验操作,数据收集;卢晓虹:执行调研,实验操作,数据收集;王春伟、姚艳平:研究讨论,稿件润色修改;王美琴:数据监管,项目管理,提供资源,监督指导,稿件润色修改,获取基金、审阅。

## 作者利益冲突公开声明

作者声明绝无任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

## REFERENCES

[1] 吴思炫,高复云,张锐澎,苏浩,姚槐应,范雪莲,

- 李雅颖. 番茄青枯病生物防治的研究进展[J]. 应用生态学报, 2023, 34(9): 2585-2592.  
WU SX, GAO FY, ZHANG RP, SU H, YAO HY, FAN XL, LI YY. Research progress in biological control of tomato bacterial wilt[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(9): 2585-2592 (in Chinese).
- [2] JIANG GF, WEI Z, XU J, CHEN HL, ZHANG Y, SHE XM, MACHO AP, DING W, LIAO BS. Bacterial wilt in China: history, current status, and future perspectives[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1549.
- [3] RIVERA-ZULUAGA K, HILES R, BARUA P, CALDWELL D, IYER-PASCUZZI AS. Getting to the root of *Ralstonia* invasion[J]. Seminars in Cell & Developmental Biology, 2023, 148: 3-12.
- [4] 王赛. 土壤性质对番茄青枯病的影响及其机理研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2023.  
WANG S. Effect of soil properties on tomato bacterial wilt and its mechanism[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2023 (in Chinese).
- [5] 王文丽,金涵,从炳成,周蕾,韦中,王世梅. 复合微生物菌剂对番茄青枯病的生防效应[J]. 南京农业大学学报, 2022, 45(6): 1174-1182.  
WANG WL, JIN H, CONG BC, ZHOU L, WEI Z, WANG SM. Biocontrol effect of composite microbial agent on tomato bacterial wilt[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2022, 45(6): 1174-1182 (in Chinese).
- [6] 徐欣韵,王宁,丁佳,陈妍,田光明. 番茄青枯病拮抗菌的定向筛选及其抗病促生机制研究[J]. 微生物学报, 2021, 61(10): 3276-3290.  
XU XY, WANG N, DING J, CHEN Y, TIAN GM. Isolation and identification of antagonistic bacteria against tomato bacterial wilt and the mechanisms in disease prevention and plant growth promotion[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(10): 3276-3290 (in Chinese).
- [7] De CHAVES MA, REGINATTO P, Da COSTA BS, de PASCHOAL RI, TEIXEIRA ML, FUENTEFRIA AM. Fungicide resistance in *Fusarium graminearum* species complex[J]. Current Microbiology, 2022, 79(2): 62.
- [8] 陈志龙,陈杰,许建平,张永春. 番茄青枯病生物防治研究进展[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(8): 131-134.  
CHEN ZL, CHEN J, XU JP, ZHANG YC. Progress in biological control of tomato bacterial wilt[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2013, 41(8): 131-134 (in Chinese).
- [9] NIU B, WANG WX, YUAN ZB, SEDEROFF RR, SEDEROFF H, CHIANG VL, BORRIS R. Microbial interactions within multiple-strain biological control agents impact soil-borne plant disease[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 585404.
- [10] ALETI G, LEHNER S, BACHER M, COMPANT S, NIKOLIC B, PLESKO M, SCHUHMACHER R, SESSITSCH A, BRADER G. Surfactin variants mediate species-specific biofilm formation and root colonization in *Bacillus*[J]. Environmental Microbiology, 2016, 18(8): 2634-2645.
- [11] BEAUREGARD PB, CHAI YR, VLAMAKIS H, LOSICK R, KOLTER R. *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(17): E1621-E1630.

- [12] HO TH, CHUANG CY, ZHENG JL, CHEN HH, LIANG YS, HUANG TP, LIN YH. *Bacillus amyloliquefaciens* strain PMB05 intensifies plant immune responses to confer resistance against bacterial wilt of tomato[J]. *Phytopathology*, 2020, 110(12): 1877-1885.
- [13] 卢晓虹, 许敏, 李甜爽, 刘海霞, 王美琴. 番茄青枯病拮抗菌株的筛选、鉴定及发酵条件的优化[J]. *山西农业科学*, 2022, 50(5): 698-708.  
LU XH, XU M, LI TS, LIU HX, WANG MQ. Screening and identification of antagonistic strains of tomato bacterial wilt and optimization of fermentation conditions[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2022, 50(5): 698-708 (in Chinese).
- [14] 叶柳健, 贺愉岚, 王小虎, 韦圣博, 何双, 朱绮霞, 卢洁, 周礼芹. 解淀粉芽孢杆菌 YK3 对沃柑溃疡病的防效及叶际细菌群落相关性的影响[J]. *生物技术通报*, 2024, 40(11): 248-258.  
YE LJ, HE YL, WANG XH, WEI SB, HE S, ZHU QX, LU J, ZHOU LQ. Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* yk3 on the control of *Citrus reticulata* cv. Orah canker and its influence on the network of phyllosphere bacteria[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(11): 248-258 (in Chinese).
- [15] 王梦园, 杜延全, 蔡威威, 王子浩, 朱建强. 复合菌剂防治草莓根腐病的效果研究[J]. *中国农业科技导报*, 2020, 22(6): 100-110.  
WANG MY, DU YQ, CAI WW, WANG ZH, ZHU JQ. Effect of complex antagonistic bacteria on controlling strawberry root rot[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020, 22(6): 100-110 (in Chinese).
- [16] 王岩文. 油菜素内酯(BR)及配施外源钙对设施番茄生长与产量的影响[D]. 新乡: 河南科技学院, 2021.  
WANG YW. Effects of brassinolide (BR) and combined application of exogenous calcium on growth and yield of protected tomato[D]. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology, 2021 (in Chinese).
- [17] 中华人民共和国农业部. 农药田间药效试验准则 第 32 部分: 杀菌剂防治番茄青枯病: NY/T 1464.32—2010[S]. 北京: 中国农业出版社, 2010.  
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Pesticide guidelines for the field efficacy trials: Part 32: Fungicides against southern bacterial wilt of tomato: NY/T 1464.32—2010[S]. Beijing: China Agriculture Press, 2010 (in Chinese).
- [18] WICK RR, JUDD LM, GORRIE CL, HOLT KE. Unicycler: resolving bacterial genome assemblies from short and long sequencing reads[J]. *PLoS Computational Biology*, 2017, 13(6): e1005595.
- [19] TARAIOLO-GRAOVAC M, CHEN NS. Using RepeatMasker to identify repetitive elements in genomic sequences[J]. *Current Protocols in Bioinformatics*, 2009, Chapter 4: 4.10.1-4.10.4.10.14.
- [20] BLIN K, SHAW S, KLOOSTERMAN AM, CHARLOP-POWERS Z, van WEZEL GP, MEDEMA MH, WEBER T. antiSMASH 6.0: improving cluster detection and comparison capabilities[J]. *Nucleic Acids Research*, 2021, 49(W1): W29-W35.
- [21] RIKAME T, BORDE M. Whole genome, functional annotation and comparative genomics of plant growth-promoting bacteria *Pseudomonas aeruginosa* (NG61) with potential application in agro-industry[J]. *Current Microbiology*, 2022, 79(6): 169.
- [22] 唐蝶. 二倍体马铃薯泛基因组图谱[D]. 北京: 中国农业科学院, 2022.  
TANG D. The pan-genome of diploid potato[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2022 (in Chinese).
- [23] 郑汉维, 谢文松, 牛世霖, 张旭, 卓涛, 邱思鑫, 范晓静. 摩氏假单胞菌环脂肽合成基因簇 xtlABC 的功能研究[J]. *中国生物防治学报*, 2024, 40(3): 620-629.  
ZHENG HW, XIE WS, NIU SL, ZHANG X, ZHUO T, QIU SX, FAN XJ. Functional study of gene cluster xtlABC producing cyclic lipopeptide in *Pseudomonas mosselii* Pt A1[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2024, 40(3): 620-629 (in Chinese).
- [24] 郑丽. DBP 和 DEHP 降解菌的分离鉴定与全基因组分析[D]. 广州: 华南农业大学, 2018.  
ZHENG L. Isolation and identification of DBP and DEHP-degrading strain and complete genome sequence analysis[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [25] 王雨婷. 基于基因组信息的镰刀菌生防菌株挖掘与拮抗机制研究[D]. 连云港: 江苏海洋大学, 2022.  
WANG YT. Genome-based exploration of biocontrol strains against phytopathogen *Fusarium* and their antagonism mechanisms[D]. Lianyungang: Jiangsu Ocean University, 2022 (in Chinese).
- [26] BALTHAZAR C, ST-ONGE R, LÉGER G, LAMARRE SG, JOLY DL, FILION M. Pyoluteorin and 2,4-diacetylphloroglucinol are major contributors to *Pseudomonas protegens* Pf-5 biocontrol against *Botrytis cinerea* in *Cannabis*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 945498.
- [27] LEE XY, AZEVEDO MD, ARMSTRONG DJ, BANOWETZ GM, REIMMANN C. The *Pseudomonas aeruginosa* antimetabolite L-2-amino-4-methoxy-trans-3-butenic acid inhibits growth of *Erwinia amylovora* and acts as a seed germination-arrest factor[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2013, 5(1): 83-89.
- [28] 高亚强, 游江, 周蒲, 郭倩男, 徐志红. 申嗉霉素羟基苯甲酸衍生物的合成及生物活性[J]. *农药*, 2022, 61(1): 10-14.  
GAO YQ, YOU J, ZHOU P, GUO QN, XU ZH. Synthesis and biological activity of hydroxybenzoic acid derivatives of phenazine-1-carboxylic acid[J]. *Agrochemicals*, 2022, 61(1): 10-14 (in Chinese).
- [29] World Health Organization. WHO bacterial priority pathogens list, 2024: bacterial pathogens of public health importance to guide research, development and strategies to prevent and control antimicrobial resistance[R/OL]. Geneva: WHO, 2024. <https://www.who.int/publications/i/item/9789240093461>.
- [30] 吴雅萍, 杨曦澜, 刘冬梅. 多黏菌素 A1 介导耐药铜绿假单胞菌羟自由基致死的机理[J]. *微生物学通报*, 2025, 52(6): 2803-2815.  
WU YP, YANG XL, LIU DM. Mechanism of polymyxin A1-mediated hydroxyl radical lethality in drug-resistant *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Microbiology China*, 2025, 52(6): 2803-2815 (in Chinese).