



# 不同耕作方式结合秸秆还田对玉米内生细菌多样性的影响

刘雨静<sup>1#</sup>, 韩升才<sup>1,2#</sup>, 高聚林<sup>1,2\*</sup>, 于晓芳<sup>1,2\*</sup>, 青格尔<sup>1,2</sup>, 胡树平<sup>1,2,3</sup>,  
郭江岸<sup>1</sup>, 赵晓宇<sup>1</sup>

1 内蒙古自治区作物栽培与遗传改良重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010019

2 玉米秸秆原位还田微生物内蒙古自治区工程研究中心, 内蒙古 包头 014100

3 内蒙古农业大学职业技术学院, 内蒙古 包头 014100

刘雨静, 韩升才, 高聚林, 于晓芳, 青格尔, 胡树平, 郭江岸, 赵晓宇. 不同耕作方式结合秸秆还田对玉米内生细菌多样性的影响[J]. 微生物学报, 2024, 64(7): 2522-2538.

LIU Yujing, HAN Shengcai, GAO Julin, YU Xiaofang, QING Ge'er, HU Shuping, GUO Jiang'an, ZHAO Xiaoyu. Effects of different patterns of tillage combined with straw returning on endophytic bacterial diversity in maize[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(7): 2522-2538.

**摘要:** 【目的】研究土默川平原不同耕作方式与秸秆还田模式下玉米内生细菌群落组成及功能, 揭示不同耕作与秸秆还田方式促进玉米秸秆降解的内生菌资源, 并为其选择性分离培养及其功能验证奠定基础。【方法】以内蒙古自治区土默川平原灌区连作玉米茎秆为研究对象, 利用 Illumina MiSeq 高通量测序技术, 分析不同耕作及其秸秆还田方式连年定位试验条件下, 玉米成熟期内生微生物多样性及群落结构差异。【结果】综合分析表明, 免耕及深翻对玉米内生细菌群落多样性影响显著。不同耕作方式对玉米内生细菌群落组成结构的影响大于秸秆还田, 玉米内生细菌群落结构首先可分为 2 类, 第一类是免耕及其秸秆还田, 第二类是其他 7 种耕作方式。从属水平来看, 9 种耕作方式共有的优势菌群分别为假单胞菌属(*Pseudomonas*)、肠杆菌科未分类属(*unclassified\_f\_\_*

资助项目: 国家重点研发计划(2023YFD2301801); 国家自然科学基金(32060434, 31960381); 内蒙古自治区直属高校基本科研业务费项目(BR22-11-07); 内蒙古自治区科技计划(2023KYPT0023); 内蒙古自治区高等学校碳达峰碳中和研究专项(STZX202304)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2023YFD2301801), the National Natural Science Foundation of China (32060434, 31960381), the Basic Research Funds Program for University of Inner Mongolia Autonomous Region (BR22-11-07), the Inner Mongolia Autonomous Region Science and Technology Plan (2023KYPT0023), and the Inner Mongolia Autonomous Region Higher Education Carbon Peak and Carbon Neutrality Research Project (STZX202304).

<sup>#</sup>These authors contributed equally to this work.

\*Corresponding authors. E-mail: GAO Julin, nmgaojulin@imau.edu.cn; YU Xiaofang, nmyuxiaofang@imau.edu.cn

Received: 2024-01-03; Accepted: 2024-04-10; Published online: 2024-04-16

*Enterobacteriaceae*)、泛菌属(*Pantoea*)、拉乌尔菌属(*Raoultella*)、拉恩氏菌属(*Rahnella*)，秸秆还田可增加拉乌尔菌属及肠杆菌科未分类属的丰度。【结论】不同耕作方式改变了玉米内生细菌多样性、群落组成和结构；秸秆还田处理能够增加玉米茎秆中对秸秆降解有积极作用的拉乌尔菌属及乳球菌属(*Lactococcus*)的相对丰度。

关键词：耕作方式；内生菌；秸秆还田

## Effects of different patterns of tillage combined with straw returning on endophytic bacterial diversity in maize

LIU Yujing<sup>1#</sup>, HAN Shengcai<sup>1,2#</sup>, GAO Julin<sup>1,2\*</sup>, YU Xiaofang<sup>1,2\*</sup>, QING Ge'er<sup>1,2</sup>, HU Shuping<sup>1,2,3</sup>, GUO Jiang'an<sup>1</sup>, ZHAO Xiaoyu<sup>1</sup>

1 Inner Mongolia Autonomous Region Key Laboratory of Crop Cultivation and Genetic Improvement, Hohhot 010019, Inner Mongolia, China

2 Inner Mongolia Autonomous Region Engineering Research Center for *in situ* Returning Microorganisms of Corn Straw, Baotou 014100, Inner Mongolia, China

3 Vocational and Technical College of Inner Mongolia Agricultural University, Baotou 014100, Inner Mongolia, China

**Abstract:** [Objective] To reveal the composition and functions of endophytic bacterial communities in maize under different patterns of tillage combined with straw returning in the Tumochuan Plain, identify the endophytic bacterial resources that promote maize straw degradation under different patterns, and lay a foundation for the selective isolation, cultivation, and functional verification. [Methods] We employed Illumina MiSeq high-throughput sequencing to compare the diversity and community structure of endophytes during the mature stage of maize under different patterns of tillage combined with straw returning in the continuous positioning experiment in the irrigation area of Tumochuan Plain, Inner Mongolia Autonomous Region. [Results] No tillage and deep tillage demonstrated significant effects on the endophytic bacterial diversity of maize. Tillage methods exerted stronger effects on the composition and structure of endophytic bacterial community than straw returning. The structures of endophytic bacterial communities in maize can be classified into two categories: no tillage combined with straw returning and the other seven patterns. The dominant endophytic bacterial genera shared by the nine patterns of tillage combined with straw returning were *Pseudomonas*, unclassified\_f\_Enterobacteriaceae, *Pantoea*, *Raoultella*, and *Rahnella*. Straw returning increased the abundance of *Raoultella* and unclassified\_f\_Enterobacteriaceae. [Conclusion] Different tillage practices alter the diversity, composition, and structure of endophytic bacterial community in maize. Straw returning can increase the relative abundance of *Raoultella* and *Lactococcus*, which have positive effects on the degradation of maize straw.

**Keywords:** tillage practices; endophyte; straw returning

作物内生菌是指生存在作物内, 不对作物产生病害症状的微生物类群<sup>[1]</sup>。作物光合作用合成的营养物质供内生菌繁殖发育, 而内生菌的代谢产物又能够促进作物生长发育, 提高作物的逆境胁迫应答能力<sup>[2-3]</sup>。研究发现, 接种内生固氮菌施氏假单胞菌能显著促进水稻幼苗生长, 促生效果优于单纯施用化肥<sup>[4]</sup>。Waqas 等<sup>[5]</sup>发现内生真菌与植株形成共生关系, 在盐胁迫下可显著增强植株对钾、钙、镁等元素的吸收, 增强植株的抗逆能力。Bressan 等<sup>[6]</sup>研究发现, 从玉米植株分离的内生枯草芽孢杆菌能与玉米病原真菌串珠镰孢菌在玉米体内同一位点竞争生长, 有效降低病原菌生长速度及其毒素的积累<sup>[7]</sup>。因此, 内生菌对作物的生长发育具有重要的作用。

内生菌识别宿主植物并定殖于植物体内的过程受土壤理化性质的影响, 通常情况下内生菌在高孔隙度土壤中植物体内的定殖效率更高<sup>[8]</sup>; 内生菌在高有机质含量土壤中植物体内的多样性更高, 同种土壤类型中不同植物体内具有相似的内生菌群<sup>[9]</sup>。近年来, 人们逐渐意识到耕地基础地力对作物生长发育、产量和品质的重要性, 研发了诸多农田保护性耕作措施以促进作物生长、提升作物产量。邬小春等<sup>[10]</sup>研究认为, 深松(subsoiling, SS)、条带旋耕显著降低土壤容重、土壤紧实度和土壤田间持水量, 进而提高穗粒数、百粒重和玉米产量。鲁悦等<sup>[11]</sup>的研究发现免耕结合秸秆覆盖还田(no-tillage with straw mulching, NTR)可以显著提高玉米净光合速率、叶绿素含量、行粒数和籽粒产量。战秀梅等<sup>[12]</sup>研究发现深翻及其秸秆还田(deep ploughing with straw returning, DPR)改善了土壤理化性质, 尤其增加了土壤有机质、氮磷钾含量, 从而促进春玉米产量提高。

本课题组前期研究表明, 条深旋(strip cultivations, SC)、深松(subsoiling, SS)、深翻

(deep ploughing, DP)、免耕(no-tillage, NT)、条深旋+秸秆还田(strip cultivation with straw returning, SCR)、深松+混拌秸秆还田(subsoiling with straw returning, SSR)、深翻+粉碎秸秆还田(deep ploughing with straw returning, DPR)、免耕+秸秆覆盖还田(NTR)等相对农户浅旋(farm shallow rotary tillage, FR), 有效改善了土壤理化性质并提高了玉米产量, 其中深翻+粉碎秸秆还田处理降低土壤容重 9.73%与紧实度 38.83%、增加孔隙度 14.86%、提高各层土壤含水量 16.35%、降低  $R$  值 46.02%、增产 8.93%<sup>[13]</sup>; 并且能提高土壤营养成分<sup>[14]</sup>。研究表明, 不同的耕作措施及其秸秆还田会影响土壤的营养成分<sup>[15-16]</sup>及土壤微生物多样性<sup>[17]</sup>。因此, 对“耕作方式与秸秆还田对玉米内生菌有何影响”这一问题, 本研究以内蒙古自治区包头市土默特右旗连作玉米秸秆为研究对象, 利用 Illumina MiSeq 高通量测序技术, 分析不同耕作方式连年定位试验条件下, 玉米成熟期内生细菌多样性及群落结构差异, 以期为促进玉米产量提高内生菌的筛选及功能验证指明方向。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

试验于 2021 年在内蒙古农业大学玉米中心秸秆还田耕作措施定位试验田(内蒙古土默特右旗沟门镇北只图村, 40°32'N, 110°28'E)进行。该地区属半干旱中温带大陆性季风气候, 年均气温 6–8 °C, 年平均降水为 398.8 mm, 无霜期 145 d, 海拔 1 015 m, 年日照时间 2 810 h, 年活动积温为 3 000–3 500 °C。试验田为砂壤土, 试验前茬为春玉米, 未采取耕作措施前土壤基础肥力为有机质含量 12.78 g/kg、碱解氮 57.82 mg/kg、速效磷 3.57 mg/kg、速效钾 84.97 mg/kg。试验开始时耕层土壤容重 1.57 g/cm<sup>3</sup>, 紧实度

3 846.92 kPa, 含水量 15.71%, 孔隙度 40.77%, 有机质含量 16.74 g/kg, 碱解氮含量 46.82 mg/kg, 有效磷含量 2.18 mg/kg, 速效钾含量 77.42 mg/kg。试验期间的气象因子如图 1 所示, 2021 年属平水年。

## 1.2 试验设计

试验地自 2018 年起连年耕作。本研究采用大区设计, 共设 9 个处理: 对照农户浅旋(FR)、条深旋(SC)、深松(SS)、深翻(DP)、免耕(NT)、条深旋+秸秆还田(SCR)、深松+混拌秸秆还田(SSR)、深翻+粉碎秸秆还田(DPR)、免耕+秸秆覆盖还田(NTR)。各秸秆还田处理均为玉米秸秆全量还田(145 000 kg/hm<sup>2</sup>), 每个处理 0.08 hm<sup>2</sup>, 重复 3 次, 自 2018 年开始, 实施还田处理的田地每年均执行秸秆还田操作; 而对于未进行秸秆还田处理的田地, 则始终保持秸秆离田的状态。对照农户浅旋(FR)始终未进行秸秆还田。供试玉米品种为先玉 696, 种植密度为 8.25 万株/hm<sup>2</sup>。各处理自 2018 年开始每年

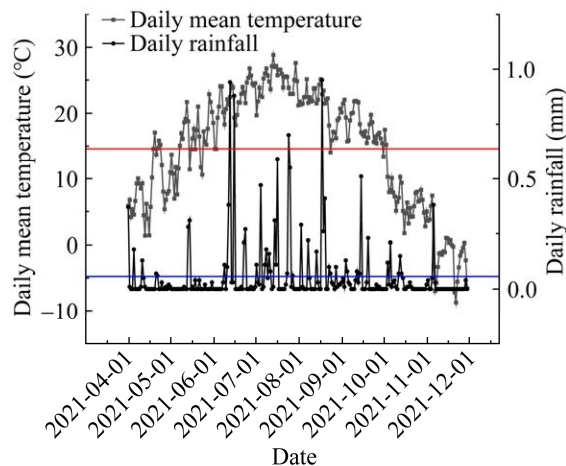


图 1 试验地气象因子变化 图中红线为日平均气温, 蓝线为日平均降水量

Figure 1 Changes of meteorological factors in the experimental site. The red line in the figure represents the daily average temperature, while the blue line represents the daily average precipitation.

均施用尿素(N 46%) 300.0 kg N/hm<sup>2</sup>, 过磷酸钙(P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 16%) 210.0 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>/hm<sup>2</sup>, 硫酸钾(K<sub>2</sub>O 50%) 202.5 kg K<sub>2</sub>O/hm<sup>2</sup>。其中, N 按 3:7 比例分别于玉米拔节期、大口期追施, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 和 K<sub>2</sub>O 作为基肥一次性施入, 其他管理同当地大田。

## 1.3 样品采集

采用“S”形取样法, 采集 9 个不同处理下的玉米地上部第二茎节。对植物组织表面进行无菌化处理: 用无菌水洗涤样本 30 s, 然后在 70%的乙醇中浸泡 2 min, 再用 2.5% NaClO (含 0.1%吐温 80)浸泡 5 min 后转移至 70%乙醇浸泡 30 s, 最后使用无菌水洗涤植物组织 3 次, 冲洗后的无菌水进行涂布检测。保存于-80 °C冰箱备用。

## 1.4 微生物细菌群落特征鉴定

利用 PCR 扩增单菌落的 16S rRNA 基因序列, 引物对为 799F (5'-AACMGGATTAGATACCCCK G-3')和 1193R (5'-ACGTCATCCCCACCTTCC-3')。PCR 反应体系: 5×TransStart *FastPfu* 缓冲液 4 μL, dNTPs (2.5 mmol/L) 2 μL, 上、下游引物 (5 μmol/L) 各 0.8 μL, TransStart *FastPfu* DNA 聚合酶 0.4 μL, 模板 DNA 10 ng, ddH<sub>2</sub>O 补足至 20 μL。PCR 反应条件: 95 °C 预变性 3 min; 95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 45 s, 13 个循环; 72 °C 终延伸 10 min。每个样本 3 个重复。使用 NEXTflex™ Rapid DNA-Seq Kit (Bioo Scientific 公司) 进行建库, 利用 Illumina 公司的 MiSeq PE300 平台进行测序(上海美吉生物医药科技有限公司)。原始数据 NMDC40050693–NMDC40050719 存储在微生物科学数据中心(national microbiology data center, NMDC, <https://nmdc.cn>)。

## 1.5 统计分析

采用 Mothur<sup>[18]</sup>软件(<http://www.mothur.org/wiki/Calculators>)计算 α 多样性, 并采用 SPSS Statistics 25.0 进行 α 多样性的组间差异分析;

使用基于 Bray-Curtis 距离算法的主坐标分析 (principal co-ordinates analysis, PCoA) 检验样本间微生物群落结构的相似性, 并结合置换多因素方差分析 (permutational MANOVA, Adonis) 和相似性分析 (analysis of similarities, ANOSIM) 检测样本组间微生物群落结构差异是否显著; 用 Origin 2023b 和 Gephi-0.10.1 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同耕作措施与玉米秸秆还田对玉米内生细菌 $\alpha$ 多样性指数的影响

不同耕作措施和秸秆还田处理下玉米内生细菌  $\alpha$  多样性指数如表 1 所示, 各处理之间的玉米内生细菌多样性指数、均匀度指数与丰富度指数存在较大差异。其中, Nt 和 DP 处理下 Shannon 指数皆显著大于 FR 处理, 分别增加 2.30 倍和 1.95 倍, 而且彼此之间 Shannon 多样性未见差异。Chao1 指数中 NT、NTR、SS、

表 1 不同耕作措施对玉米内生细菌多样性、丰富度、均匀度的影响

Table 1 Effects of different cultivation measures on the diversity, abundance, and uniformity of endophytic bacteria in maize

Tillage treatments	Shannon index	Chao1 index	Pielou index
DP	3.89±0.51ab	398.71±30.76a	0.57±0.02ab
DPR	2.73±0.95abc	346.28±31.89a	0.33±0.11bc
NT	4.34±0.07a	420.61±58.95a	0.73±0.02a
NTR	2.71±1.16abc	452.57±11.50a	0.45±0.19bc
SC	1.79±0.13c	305.26±34.11ab	0.32±0.01bc
SCR	1.52±0.01c	272.77±65.57ab	0.33±0.04bc
SS	1.80±0.69c	384.14±78.88a	0.32±0.12c
SSR	2.34±0.78bc	409.60±109.48a	0.35±0.05bc
FR	1.32±0.19c	192.88±21.07b	0.27±0.03c

Data in the table are means±SE values. Different lowercase letters mean significant differences between treatments ( $P<0.05$ ). DP: Deep ploughing; DPR: Deep ploughing with straw returning; NT: No-tillage; NTR: No-tillage with straw mulching; SC: Strip cultivations; SCR: Strip cultivation with straw returning; SS: Subsoiling; SSR: Subsoiling with straw returning; FR: Farm shallow rotary tillage.

SSR、DP、DPR 分别较 FR 增加 1.18、1.35、0.99、1.12、1.07、0.80 倍。Pielou 指数也表现为 NT、DP 显著大于 FR 处理, 分别增加了 1.66 倍和 1.08 倍。说明 NT、NTR、SS、SSR、DP、DPR 处理均可提高玉米内生细菌丰富度, 而且 NT、DP 处理可提高玉米内生细菌多样性与均匀度。

### 2.2 不同耕作措施及其秸秆还田对玉米内生细菌群落组成的影响

对不同耕作方式下玉米内生细菌进行基于 Bray-Curtis 距离算法的 PCoA、Adonis 和 ANOSIM 结果如图 2A 所示, 其中第 1 主坐标解释 77.93% 的群落差异, 第 2 主坐标解释 16.92% 的群落差异, 累计解释变量达到 94.85%。如图 2B 所示, 在 PC1 上 NT、NTR 均与 FR 的细菌群落之间存在明显的分离。Adonis 分析结果表明不同耕作方式对玉米内生细菌群落组成有极显著影响 ( $P<0.01$ )。在 NT、NTR 处理下的玉米内生细菌群落与其他耕作方式的细菌群落之间存在明显的分离, 说明免耕、免耕秸秆覆盖还田处理对玉米内生细菌群落组成有显著影响。

### 2.3 不同耕作方式及其秸秆还田对玉米内生细菌物种组成的影响

如图 3 所示, 9 种耕作方式的内生细菌群落多样性有很大差异, 根据聚类结果可知较秸秆还田而言, 耕作方式对其影响较大。不同耕作方式下玉米内生细菌群落属水平相对丰度层级聚类首先分为免耕和非免耕两大类, 其次又将深翻及深翻秸秆还田较其他处理区分开, 这与主坐标分析的结果相验证。进一步分析不同处理下玉米内生细菌属的相对丰度可得, 9 种耕作方式下, 玉米内生细菌主要群落结构组成为假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、肠杆菌科未分类属 (unclassified\_f\_Enterobacteriaceae)、泛菌属 (*Pantoea*)、拉乌尔菌属 (*Raoultella*)、拉恩氏菌属 (*Rahnella*)、乳球菌属 (*Lactococcus*)、棒状杆菌

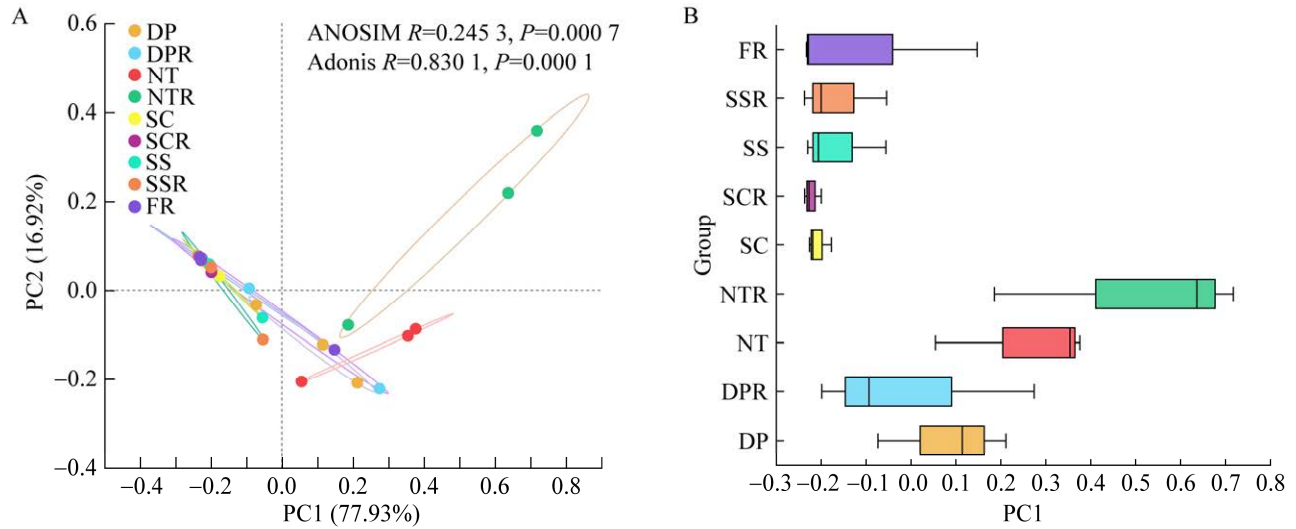


图 2 不同耕作方式及其秸秆还田水平玉米内生细菌 PCoA 图 A: 各处理在主成分 1 (PC1)和主成分 2 (PC2)的共同作用下所呈现的分布格局. B: 各处理仅受主成分 1 (PC1)单一因素影响下的分布情况  
 Figure 2 Community structure of endophytic bacteria at the phylum level under different tillage methods. A: The distribution pattern of each treatment under the joint action of principal component 1 (PC1) and principal component 2 (PC2). B: The distribution of each treatment is only affected by a single factor of principal component 1 (PC1).

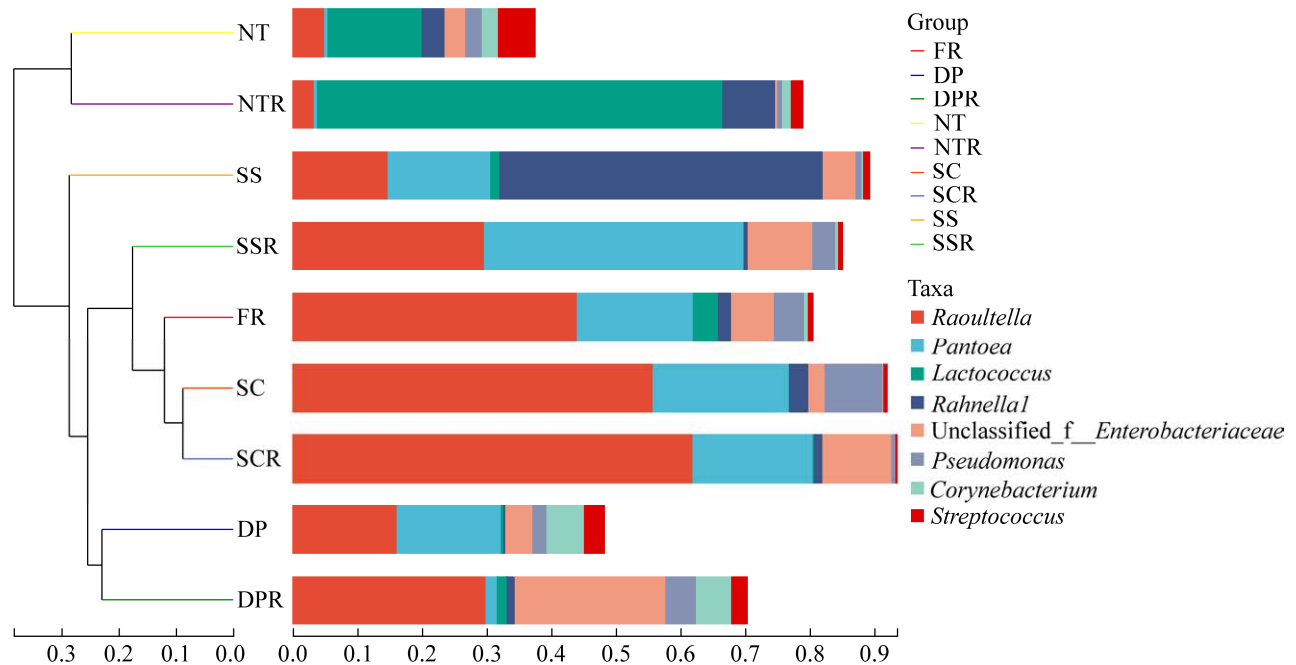


图 3 不同耕作方式下玉米内生细菌群落属水平相对丰度层级聚类图  
 Figure 3 Hierarchical cluster diagram of relative abundance of maize endophytic bacterial community under different tillage methods.

属(*Corynebacterium*)、链球菌属(*Streptococcus*)。各菌属在各处理中相对丰度存在差异, DP 处理中主要菌属为拉乌尔菌属(*Raoultella*)和泛菌属(*Pantoea*), 相对丰度分别为 16.15%和 16.12%; DPR 处理的主要菌属为拉乌尔菌属(*Raoultella*)和肠杆菌科未分类属(*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*), 相对丰度分别为 29.91%和 23.30%; 在 NT 和 NTR 处理中主要菌属均为乳球菌属(*Lactococcus*), 其丰度占比分别为 14.58%和 62.75%; 在 SC 和 SCR 处理中拉乌尔菌属(*Raoultella*)拥有最大的相对丰度, 分别为 55.78%和 61.93%; SS 处理的主要菌属拉恩氏菌属(*Rahnella1*), 相对丰度为 50.05%, SSR 处理中泛菌属(*Pantoea*)相对丰度为 40.17%。

#### 2.4 不同耕作措施及其秸秆还田对优势菌群的影响

其中 9 种耕作方式属分类水平共有的玉米内生细菌共 91 个, 占总菌属的 10.90%; NT 处理独有的内生菌种类最多, 有 50 种, 占总菌属的 5.99%; NTR、DP、DPR、SS、SSR 和 SC 处理独有的内生菌属均比 FR 多, 分别为 30、41、34、23、16 和 19 种, SCR 和 FR 处理最少, 仅均为 8 种, 各占总菌属的 0.96%。各处理

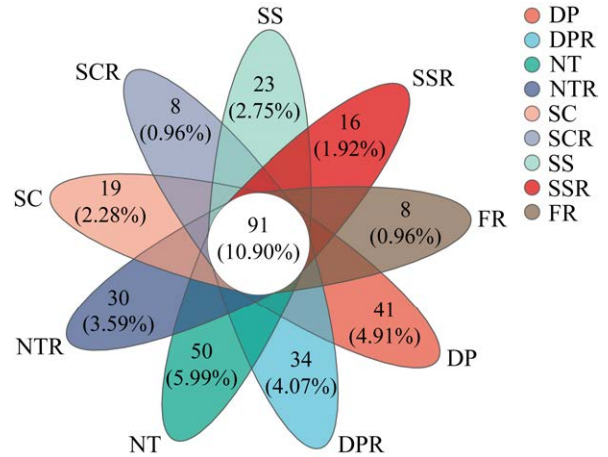


图 4 不同耕作方式及其秸秆还田玉米内生细菌属水平下 Venn 图

Figure 4 Venn diagram of endophytic bacteria in maize under different tillage methods.

独有菌属具体表现为 NT>DP>DPR>NTR>SS>SC>SSR>SCR>FR (图 4)。这也基本与各处理下的玉米内生细菌多样性指数一致。在不同耕作方式及其秸秆还田共有的 91 个属中, 丰度排名前五的分别为拉乌尔菌属(*Raoultella*)、泛菌属(*Pantoea*)、乳球菌属(*Lactococcus*)、肠杆菌科未分类属(*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*)和拉恩氏菌属(*Rahnella1*), 占比分别为 31.31%、13.91%、10.38%、8.38%和 8.36% (图 5)。

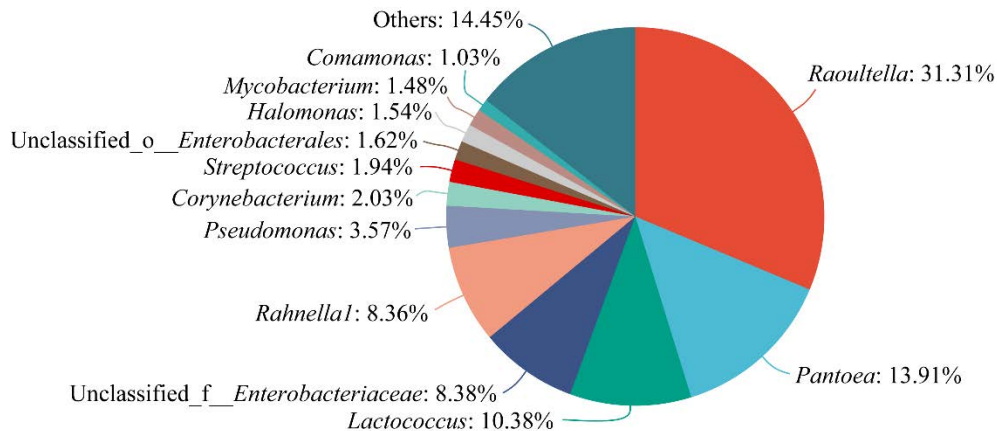
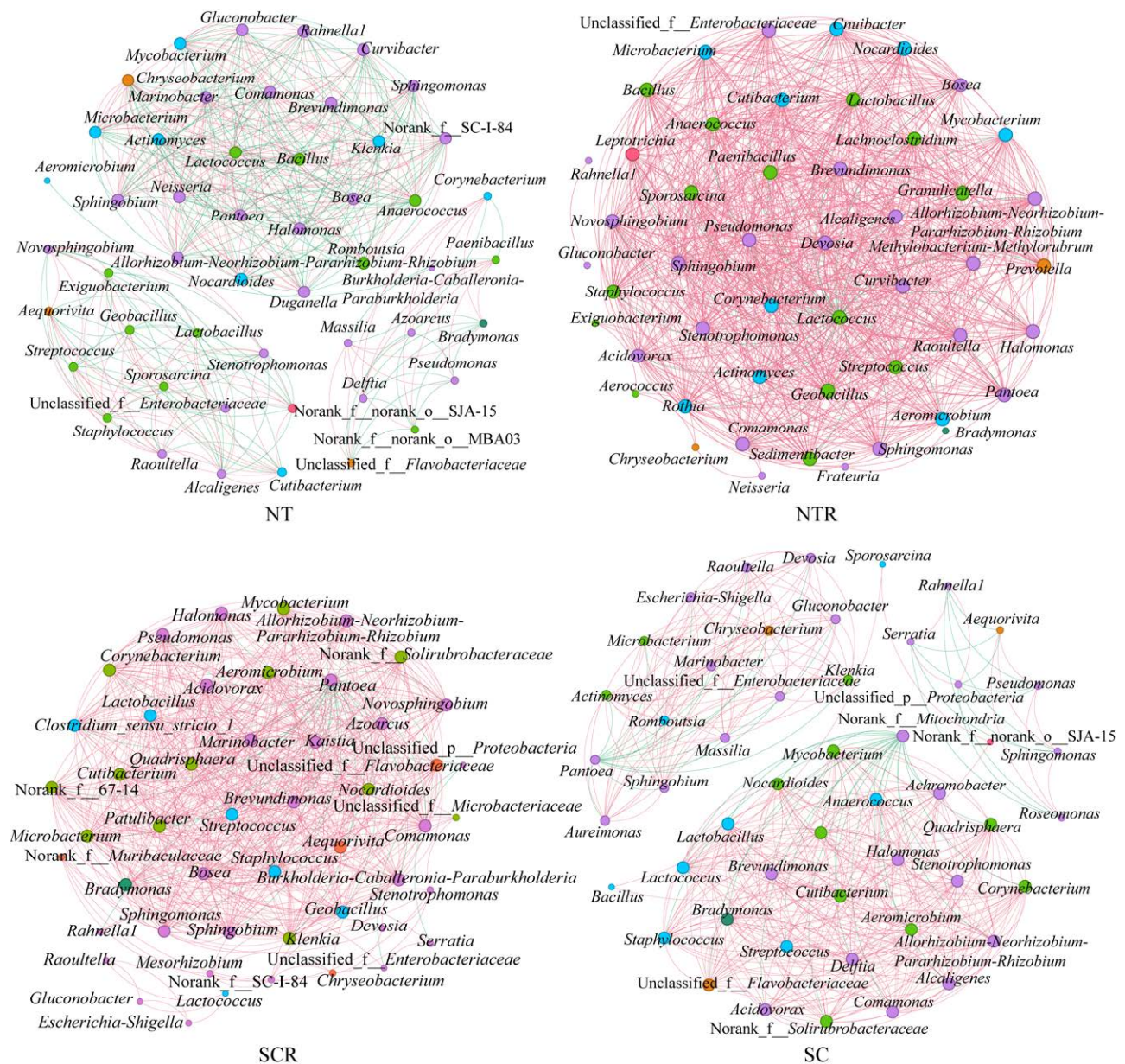


图 5 不同耕作方式及其秸秆还田共有玉米内生细菌属水平群落饼图

Figure 5 Microbial community analysis pie plot on genus level of endophytic bacteria in maize under different tillage methods and their straw return to the field.

从各处理的关键菌属来看, DP、DPR 处理的第 1 关键菌属均为拉乌尔菌属 (*Raoultella*), 第 2 关键菌属分别为肠杆菌科未分类属 (*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*) 和棒状杆菌属 (*Corynebacterium*); SC 的第 1 关键菌属为土芽孢杆菌属 (*Geobacillus*), SCR 处理的第 1、2 关键菌属分别为泛菌属 (*Pantoea*) 和土芽孢杆菌属 (*Geobacillus*); NT 和 NTR 处理

的关键菌属均为泛菌属 (*Pantoea*) 和乳球菌属 (*Lactococcus*); SS 处理的关键菌属分别为嗜盐单胞菌属 (*Halomonas*), SSR 处理的第 1、2 关键菌属分别为异根瘤菌属 (*Allorhizobium*) 和分枝杆菌属 (*Mycobacterium*); FR 处理的第 1、2 关键菌属分别为拉乌尔菌属 (*Raoultella*) 和泛菌属 (*Pantoea*) (图 6)。由此可知, 不同耕作方式的关键菌属有很大差异。





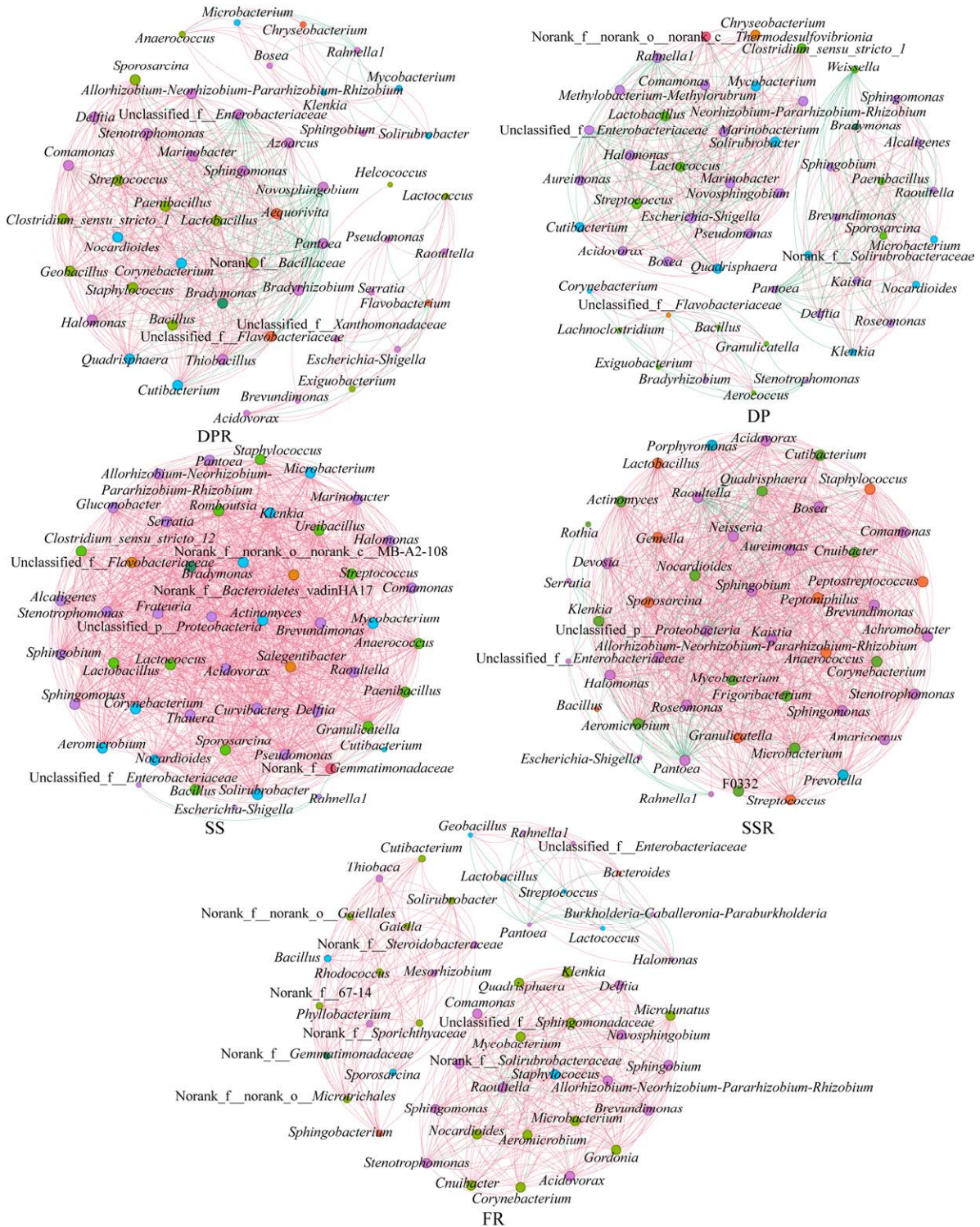


图 6 不同耕作方式下玉米内生细菌单因素相关性网络 连接表示显著正负相关(筛选条件: Spearman 的  $\rho > 0.8$ ,  $P < 0.001$ ); 节点按着色; 每个节点代表属, 大小与连接数(度)成正比

Figure 6 Symbiotic network of endophytic bacteria in maize under different cultivation methods. The connection represents a significant positive and negative correlation (screening criteria: Spearman's  $\rho > 0.8$ ,  $P < 0.001$ ).

## 2.5 不同耕作方式及其秸秆还田对玉米内生细菌群落差异的影响

如图 7 所示, 相对丰度排名前五的菌属为拉乌尔菌属(*Raoultella*)、泛菌属(*Pantoea*)、肠杆菌科未分类属(*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*)、乳球菌属(*Lactococcus*)和拉恩氏菌属(*Rahnella*), 在还田与不还田处理中均存在; 在秸秆还田处理中

其占比分别是 27.28%、16.10%、12.65%、16.49%和 2.97% (图 7A); 在秸秆不还田处理中其占比为 25.93%、15.12%、4.36%、4.29%、12.44% (图 7B)。与不还田处理相比较, 秸秆还田处理增加了拉乌尔菌属(*Raoultella*)、泛菌属(*Pantoea*)、肠杆菌科未分类属(*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*)和乳球菌属(*Lactococcus*)的

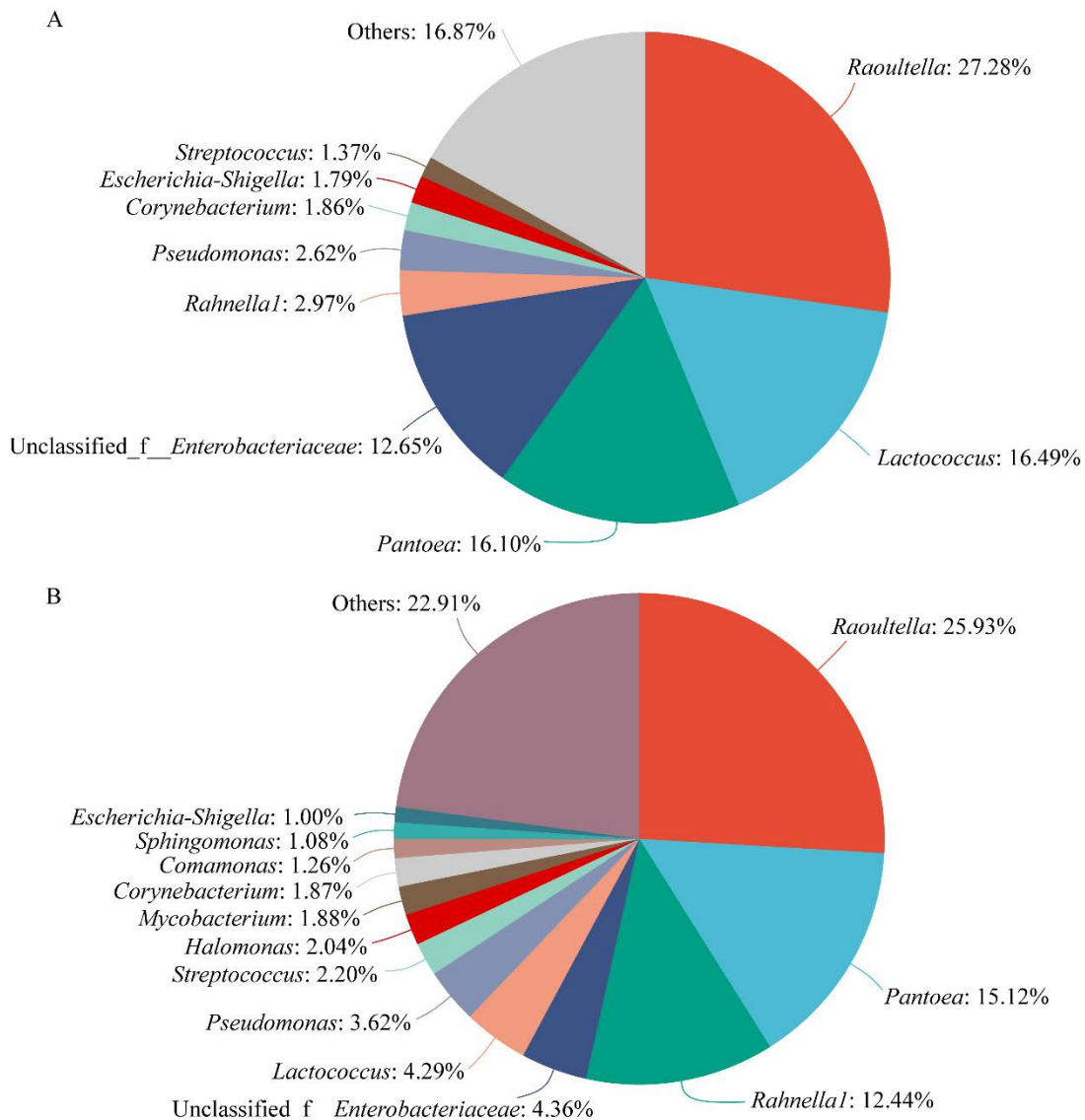


图 7 还田处理与不还田处理下玉米内生细菌属水平群落饼图 A: 秸秆还田处理. B: 秸秆不还田处理

Figure 7 Community analysis pie plot on genus level of endophytic bacteria in maize under returning and no returning treatments. A: Straw returning treatment. B: Straw leaving treatment.

相对丰度, 分别增加 1.35%、1.37%、3.66%和 8.36%。对其进一步分析发现, 拉乌尔菌属(*Raoultella*)、肠杆菌科未分类属(*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*)的丰度在 DP、SS、SC 模式下秸秆还田均能提高其相对丰度, 分别提高 6.3%、6.9%、2.8%, 32.2%、8.3%、13.7%; 乳球菌属(*Lactococcus*)主要分布在 NT 和 NTR 处理下, NTR 比 NT 提高了 59.5% (图 8)。通过线性判别分析(linear discriminant analysis effect size, LEfSe) (LDA 阈值为 2)发现, 芽孢杆菌属(*Bacillus*)、气球菌属(*Aerococcus*)、类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)和产碱菌属(*Alcaligenes*)在 DP 处理显著富集, 黄单藻科未分类菌属(*unclassified\_f\_Xanthomonadaceae*)在 DPR 处理显著富集, 未分类菌属 SC-I-84 (*unclassified\_f\_SC-I-84*)、金黄杆菌属(*Chryseobacterium*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)、代尔夫特菌属(*Delftia*)、梭状芽孢杆菌(*Clostridium\_sensu stricto\_1*)、乳酸杆菌属(*Lactobacillus*)和黄杆菌

科未分类菌属(*unclassified\_f\_Flavobacteriaceae*) 在 NT 处理显著富集, 乳球菌属(*Lactococcus*) 在 NTR 处理显著富集, 变形菌门未分类菌属(*unclassified\_p\_Proteobacteria*)在 SC 处理显著富集, 拉乌尔菌属(*Raoultella*)在 SCR 处理显著富集, 泛菌属(*Pantoea*)在 SSR 处理显著富集, 变形菌纲未分类菌属(*unclassified\_c\_Gammaproteobacteria*)和鞘氨醇杆菌属(*Sphingobacterium*)在 FR 处理显著富集(图 9)。

## 2.6 玉米内生细菌 KEGG 注释结果分析

如图 10 所示, 在第一层次的通路中, 注释到新陈代谢(metabolism)通路的数量最多, 其中 NTR 处理最少, 有 136 497 277.4 条, NT 处理最多, 有 409 314 007.52 条; 其次是环境信息处理(environmental information processing)、遗传信息处理(genetic information processing)、细胞过程(cellular processes)、人类疾病(human diseases)、有机系统(organismal systems) (图 10A)。在新陈代谢通路中的第二层水平中,

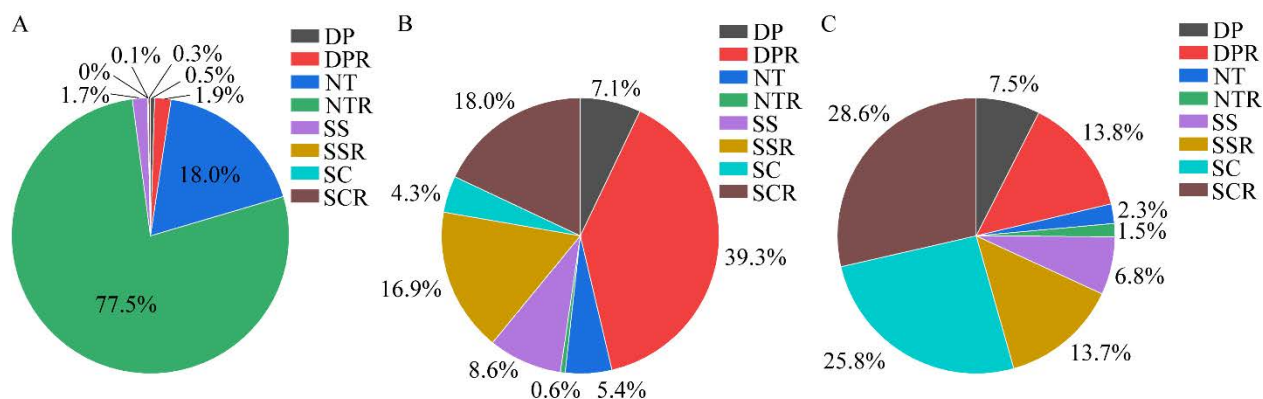


图 8 不同耕作方式及其秸秆还田处理下玉米内生细菌属水平群落饼图 A: 乳球菌属(*Lactococcus*)在各处理中相对丰度占比. B: *unclassified\_f\_Enterobacteriaceae* 在各处理中相对丰度占比. C: 拉乌尔菌属(*Raoultella*)在各处理中相对丰度占比

Figure 8 Community analysis pie plot on genus level of endophytic bacteria in maize under different cultivation methods and straw return treatments. A: The relative abundance proportion of *Lactococcus* in each treatment. B: The relative abundance proportion of *unclassified\_f\_Enterobacteriaceae* in each treatment. C: The relative abundance proportion of *Raoultella* in each treatment.

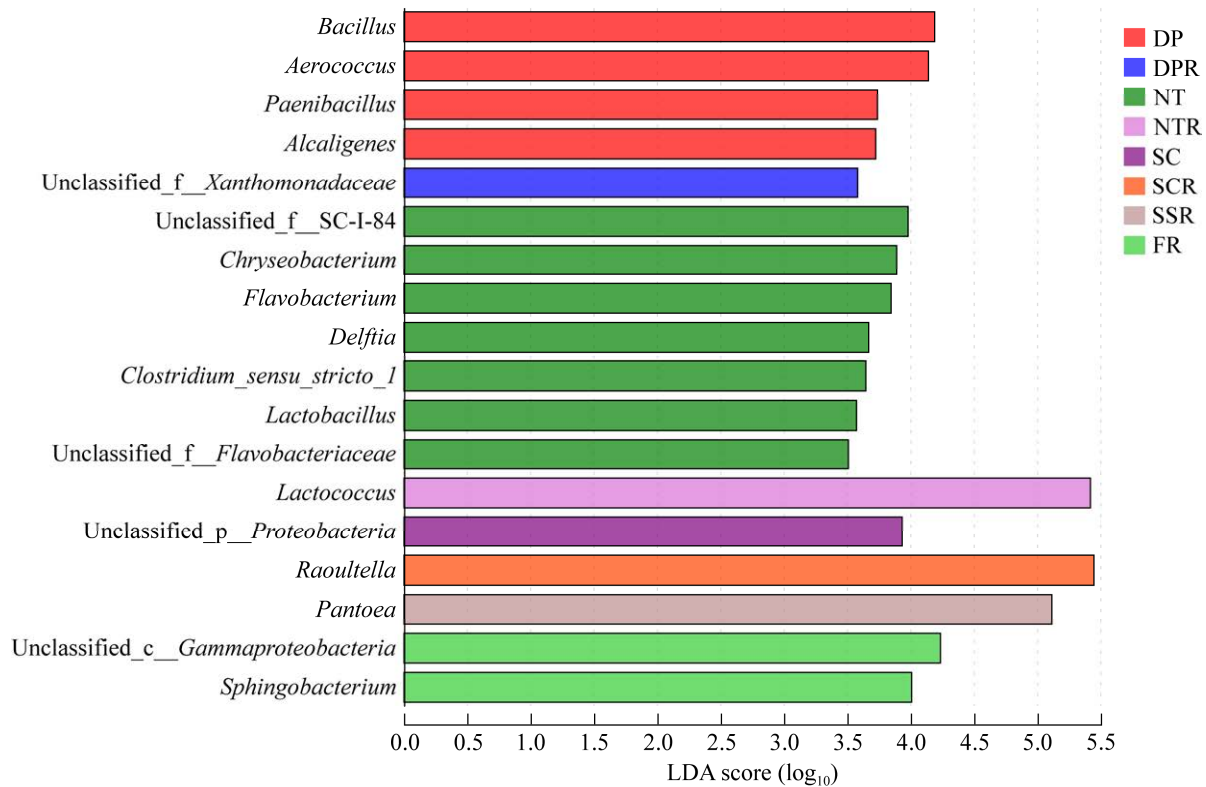


图 9 不同耕作方式及其秸秆还田处理下玉米内生细菌属水平 LEfSe 多级物种差异判别分析条形图  
Figure 9 Bar chart of LEfSe multi-level species discrimination analysis for endophytic bacterial genera in maize under different cultivation methods and straw returning treatments.

全局和总览图(global and overview maps)、碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)、氨基酸代谢(amino acid metabolism)是被注释最多的途径(图 10B)。在全局和总览图通路中的第三层水平中, 代谢途径(metabolism pathways)、次生代谢产物的生物合成(biosynthesis of secondary metabolites)、不同环境中的微生物代谢(microbial metabolism in diverse environments), 是被注释最多的途径(图 10C)。KEGG 数据库的注释发现, 玉米内生细菌可能通过氨基酸和碳水化合物代谢途径影响玉米的生长发育。

### 3 讨论

不同耕作措施及其秸秆还田对玉米茎秆内生细菌多样性影响不同。与其他耕作措施相

比, 免耕及深翻处理显著提高了玉米内生菌的多样性, 这与前人研究的免耕和深翻会影响土壤微生物多样性的结论相印证<sup>[19-22]</sup>。Gadhavre 等<sup>[23]</sup>研究发现, 土壤中不同的微生物会对植株内生菌的多样性和均匀度产生不同的影响。与对照相比, 免耕不扰动土层不破坏微生物的种群结构, 为微生物提供了更稳定的栖息环境<sup>[24]</sup>。与常规耕作相比, 深翻处理的微生物多样性也显著提高, 其原因可能是深翻打破了犁底层, 改善了土壤结构, 影响土壤养分积累, 为微生物的生长繁殖提供了更适宜的土壤环境<sup>[25-26]</sup>。

不同的耕作方式通过改变土壤结构, 对作物的生长发育和土壤微生物群落产生影响。同时, 这些耕作措施也必然会影响作物内部的微生物群落结构和多样性。本研究在 9 种不同耕

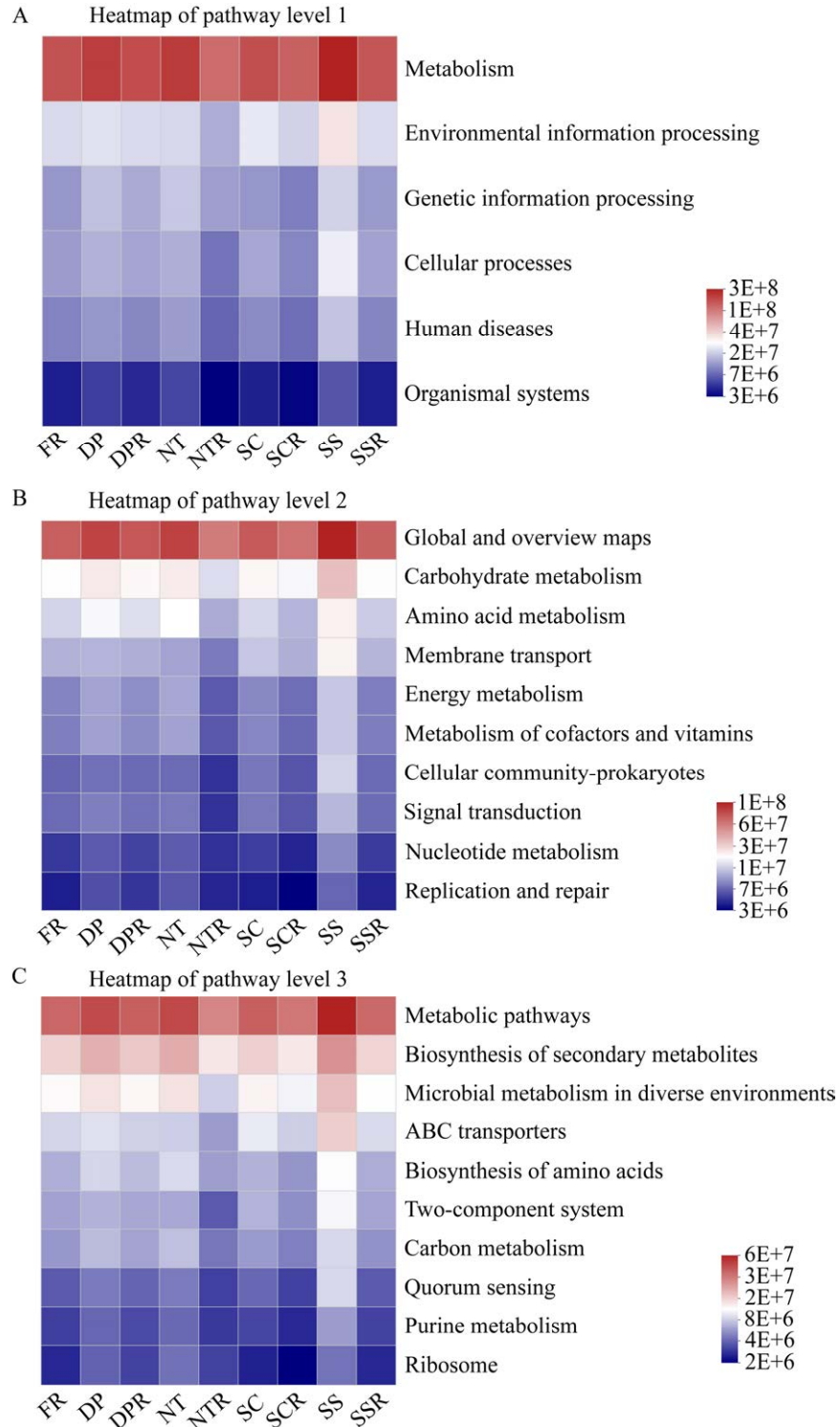


图 10 玉米内生细菌 KEGG 注释图 A: 第一层次通路注释热图. B: 第二层次通路注释热图. C: 第三层次通路注释热图

Figure 10 KEGG annotation diagram of endophytic bacteria in corn. A: Heatmap of pathway level 1. B: Heatmap of pathway level 2. C: Heatmap of pathway level 3.

作方式的样本中检测到的优势菌群为假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、肠杆菌科未分类属 (*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*)、泛菌属 (*Pantoea*)、拉乌尔菌属 (*Raoultella*)、拉恩氏菌属 (*Rahnella*)。与之前报道中玉米的内生优势菌群的结果相类似<sup>[27-32]</sup>。假单胞菌属 (*Pseudomonas*)通过促进磷酸盐和铁的溶解、固氮、产生植物激素的方法促进植物生长,增强非生物胁迫耐受性<sup>[33-35]</sup>。肠杆菌属 (*Enterobacter*)可以产生吲哚乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA)<sup>[36]</sup>,并且在缺磷水培条件下通过自身或溶解无机磷酸盐改善玉米的生长和磷获取<sup>[37]</sup>。泛菌属 (*Pantoea*)可以促进磷酸盐溶解并促进有机酸和 IAA 产生<sup>[38]</sup>。拉乌尔菌属 (*Raoultella*)可以促进根瘤菌生长<sup>[39]</sup>,溶解多种不溶性磷,并与磷循环的功能途径一起促进磷组分的转化和玉米的发育<sup>[40]</sup>。拉恩氏菌属 (*Rahnella*)能够分泌 IAA 直接促进玉米生长,并分泌植酸酶间接促进玉米生长<sup>[41]</sup>。

在 DP、SS、SC 模式下秸秆还田增加拉乌尔菌属 (*Raoultella*)、肠杆菌科未分类属 (*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*) 的相对丰度,这种现象可能是由于秸秆中含有丰富的碳源和其他营养物质<sup>[42]</sup>,为本就广泛存在于土壤中的拉乌尔菌属 (*Raoultella*)和肠杆菌科未分类属 (*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*) 提供了生长和繁殖的良好条件。拉乌尔菌属能够分泌多种酶,协同作用下降解复杂的有机物质,如纤维素、半纤维素和木质素<sup>[42]</sup>;肠杆菌科未分类属 (*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*) 可能与肠杆菌属一样生产大量漆酶<sup>[43]</sup>,对木质素有高效的降解作用,这些有机物均是秸秆中的主要成分。在 DP、NT 耕作模式下秸秆还田增加乳球菌属 (*Lactococcus*) 的相对丰度。乳球菌属中的一些菌种可以促进秸秆降解。例如,乳酸

乳球菌 (*Lactococcus lactis*) 可以通过产生纤维素酶来分解秸秆中的纤维素,降低环境中的 pH 值,从而促进秸秆的降解<sup>[44]</sup>。

玉米内微生物的序列在 KEGG 数据库中大多被注释到了新陈代谢的通路中,由此推断玉米内生微生物可能通过自身氨基酸和碳水化合物代谢途径影响玉米的新陈代谢,从而影响玉米的生长与发育。该结果与先前通过传统分离培养后进行功能验证所得的微生物促进植物生长的结果呈现出一致性<sup>[45]</sup>。在今后的深入研究中,将碳元素循环、氮元素循环在 KEGG 中第三、四层水平进行关键基因分析,并结合传统分离法筛选有效的菌株,将内生细菌进行单一接种与混合接种,对研究内生细菌的功能是必要的。

## 4 结论

采用减少土壤扰动、深度松动土壤的耕作方式,均能够显著增加玉米内生细菌的多样性和丰富度。不同耕作方式下的玉米内生细菌核心菌群是假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、肠杆菌科未分类属 (*unclassified\_f\_Enterobacteriaceae*)、泛菌属 (*Pantoea*)、拉乌尔菌属 (*Raoultella*) 和拉恩氏菌属 (*Rahnella*)。连年秸秆还田影响玉米内生细菌组成,深翻秸秆还田增加拉乌尔菌属 (*Raoultella*) 的相对丰度,免耕秸秆还田增加乳球菌属 (*Lactococcus*) 的相对丰度。

## 参考文献

- [1] OMOMOWO OI, BABALOLA OO. Bacterial and fungal endophytes: tiny giants with immense beneficial potential for plant growth and sustainable agricultural productivity[J]. *Microorganisms*, 2019, 7(11): 481.
- [2] 白建飞, 韩升才, 高聚林, 于晓芳, 青格尔, 胡树平, 张赛楠, 郭江岸. 内生菌莫拉维假单胞菌 GF-55 促进玉米生长和提高抗倒伏功能分析[J]. *微生物学通报*, 2022, 49(7): 2625-2637.

- BAI JF, HAN SC, GAO JL, YU XF, QING GE, HU SP, ZHANG SN, GUO JA. Endophytic bacterial strain GF-55 improves the growth and lodging resistance of maize[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(7): 2625-2637 (in Chinese).
- [3] 张文英, 蒿若超, 汪媛媛, 杨婷, Oelmüller Ralf. 内生真菌印度梨形孢诱导提高玉米苗期抗旱性研究初探[J]. *玉米科学*, 2013, 21(5): 127-130
- ZHANG WY, HAO RC, WANG AA, YANG T, OELMÜLLER R. Conferring drought tolerance in maize seeding by endophytic fungus *Piriformospora indica*[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2013, 21(5): 127-130 (in Chinese).
- [4] PHAM VTK, REDIERS H, GHEQUIRE MGK, NGUYEN HH, de MOT R, VANDERLEYDEN J, SPAEPEN S. The plant growth-promoting effect of the nitrogen-fixing endophyte *Pseudomonas stutzeri* A15[J]. *Archives of Microbiology*, 2017, 199(3): 513-517.
- [5] WAQAS M, KHAN AL, KAMRAN M, HAMAYUN M, KANG SM, KIM YH, LEE IJ. Endophytic fungi produce gibberellins and indoleacetic acid and promotes host-plant growth during stress[J]. *Molecules*, 2012, 17(9): 10754-10773.
- [6] BRESSAN W, FIGUEIREDO JEF. Chitinolytic *Bacillus* spp. isolates antagonistic to *Fusarium moniliforme* in maize[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2010, 92: 343-347.
- [7] LI Y, HAN LR, ZHANG YY, FU XC, CHEN XY, ZHANG LX, MEI RH, WANG Q. Biological control of apple ring rot on fruit by *Bacillus amyloliquefaciens* 9001[J]. *The Plant Pathology Journal*, 2013, 29(2): 168-173.
- [8] JECHALKE S, SCHIERSTAEDT J, BECKER M, FLEMER B, GROSCH R, SMALLA K, SCHIKORA A. *Salmonella* establishment in agricultural soil and colonization of crop plants depend on soil type and plant species[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 967.
- [9] BOKATI D, HERRERA J, POUDEL R. Soil influences colonization of root-associated fungal endophyte communities of maize, wheat, and their progenitors[J]. *Journal of Mycology*, 2016, 2016: 8062073.
- [10] 邬小春, 马向峰, 杨晓军, 张继轩, 张洁, 李霞. 不同耕作方式对西北地区春玉米土壤物理性状及产量的影响[J]. *玉米科学*, 2020, 28(3): 127-134.
- WU XC, MA XF, YANG XJ, ZHANG JX, ZHANG J, LI X. Effects of different tillage methods on soil physical properties and yield of spring maize in Northwest China[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2020, 28(3): 127-134 (in Chinese).
- [11] 鲁悦, 鲍雪莲, 霍海南, 杨雅丽, 赵月, 解宏图, 梁超, 何红波. 免耕条件下不同量秸秆覆盖还田提高东北黑土区玉米光合性能和产量的效应[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(5): 840-847.
- LU Y, BAO XL, HUO HN, YANG YL, ZHAO Y, XIE HT, LIANG C, HE HB. Effects of different amounts of stover mulching on improving photosynthetic characteristics and yield of maize in Mollisol of Northeast China under long-term no-tillage[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2023, 29(5): 840-847 (in Chinese).
- [12] 战秀梅, 彭靖, 李秀龙, 李亭亭, 韩晓日, 宋涛, 潘全良. 耕作及秸秆还田方式对春玉米产量及土壤理化性状的影响[J]. *华北农学报*, 2014, 29(3): 204-209.
- ZHAN XM, PENG J, LI XL, LI TT, HAN XR, SONG T, PAN QL. Effects of tillage and crop residues incorporation on spring maize yield and physical and chemical properties of soil[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2014, 29(3): 204-209 (in Chinese).
- [13] 陈昭旭. 不同耕作措施和秸秆还田连续实施对土壤肥力的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士学位论文, 2022.
- CHEN ZX. Effects of different tillage measures and continuous implementation of straw returning on soil fertility[D]. Hohhot: Master's Thesis of Inner Mongolia Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [14] 崔文芳, 于晓芳, 王志刚, 高聚林, 张石, 胡树平, 许鹏, 雷娟玮. 秸秆还田与耕作方式对内蒙古平原灌区玉米田土壤质量的影响[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(2): 217-224.
- CUI WF, YU XF, WANG ZG, GAO JL, ZHANG S, HU SP, XU P, LEI JW. Effects of straw returning and tillage methods on soil quality of maize field in Inner Mongolia Plain irrigated area[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(2): 217-224 (in Chinese).
- [15] 康轩, 黄景, 吕巨智, 银秋玲, 梁和, 雷振甜, 李仍云. 保护性耕作对土壤养分及有机碳库的影响[J]. *生态环境学报*, 2009, 18(6): 2339-2343.
- KANG X, HUANG J, LV JZ, YIN QL, LIANG H, LEI ZT, LI RY. Effects of conservation tillage on soil nutrient and organic carbon pool[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(6): 2339-2343 (in Chinese).
- [16] 王小彬, 蔡典雄, 张镜清, 高绪科. 旱地玉米秸秆还

- 田对土壤肥力的影响[J]. 中国农业科学, 2000, 33(4): 54-61.
- WANG XB, CAI DX, ZHANG JQ, GAO XK. Effects of corn stover incorporated in dry farmland on soil fertility[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2000, 33(4): 54-61 (in Chinese).
- [17] 贾梦圆, 黄兰媚, 李琦聪, 赵建宁, 张艳军, 杨殿林, 王慧. 耕作方式对农田土壤理化性质、微生物学特性及小麦营养品质的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(11): 1964-1976.
- JIA MY, HUANG LM, LI QC, ZHAO JN, ZHANG YJ, YANG DL, WANG H. Effects of tillage methods on physico-chemical and microbial characteristics of farmland soil and nutritional quality of wheat[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2022, 28(11): 1964-1976 (in Chinese).
- [18] SCHLOSS PD, WESTCOTT SL, RYABIN T, HALL JR, HARTMANN M, HOLLISTER EB, LESNIEWSKI RA, OAKLEY BB, PARKS DH, ROBINSON CJ, SAHL JW, STRES B, THALLINGER GG, van HORN DJ, WEBER CF. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(23): 7537-7541.
- [19] GABBARINI LA, FIGUEROLA E, FRENE JP, ROBLEDO NB, IBARBALZ FM, BABIN D, SMALLA K, ERIJMAN L, WALL LG. Impacts of switching tillage to no-tillage and vice versa on soil structure, enzyme activities and prokaryotic community profiles in Argentinean semi-arid soils[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2021, 97(4): fiab025.
- [20] WANG Y, LI CY, TU C, HOYT GD, DeFOREST JL, HU SJ. Long-term no-tillage and organic input management enhanced the diversity and stability of soil microbial community[J]. The Science of the Total Environment, 2017, 609: 341-347.
- [21] HELGASON BL, WALLEY FL, GERMIDA JJ. Fungal and bacterial abundance in long-term no-till and intensive-till soils of the Northern Great Plains[J]. Soil Science Society of America Journal, 2009, 73(1): 120-127.
- [22] 贾凤梅, 张淑花, 魏雅冬. 不同耕作方式下玉米农田土壤养分及土壤微生物活性变化[J]. 水土保持研究, 2018, 25(5): 112-117.
- JIA FM, ZHANG SH, WEI YD. Variation of soil nutrients and soil microbial activities of different tillage systems in farmland[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2018, 25(5): 112-117 (in Chinese).
- [23] GADHAVE KR, DEVLIN PF, EBERTZ A, ROSS A, GANGE AC. Soil inoculation with *Bacillus* spp. modifies root endophytic bacterial diversity, evenness, and community composition in a context-specific manner[J]. Microbial Ecology, 2018, 76(3): 741-750.
- [24] 叶德练, 齐瑞娟, 管大海, 李建民, 张明才, 李召虎. 免耕冬小麦田土壤微生物特征和土壤酶活性对水分调控的响应[J]. 作物学报, 2015, 41(8): 1212-1219.
- YE DL, QI RJ, GUAN DH, LI JM, ZHANG MC, LI ZH. Response of soil microbial characteristics and soil enzyme activity to irrigation method in no-till winter wheat field[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(8): 1212-1219 (in Chinese).
- [25] TIAN P, LIAN HL, WANG ZY, JIANG Y, LI CF, SUI PX, QI H. Effects of deep and shallow tillage with straw incorporation on soil organic carbon, total nitrogen and enzyme activities in Northeast China[J]. Sustainability, 2020, 12(20): 8679.
- [26] LAMPURLANÉS J, CANTERO-MARTÍNEZ C. Soil bulk density and penetration resistance under different tillage and crop management systems and their relationship with barley root growth[J]. Agronomy Journal, 2003, 95(3): 526.
- [27] 喻江. 玉米和大豆根内生细菌多样性及促生细菌鉴定评价[D]. 哈尔滨: 东北农业大学博士学位论文, 2016.
- YU J. Diversity of root endophytic bacteria and identification of promoting growth bacteria in corn and soybean[D]. Harbin: Doctoral Dissertation of Northeast Agricultural University, 2016 (in Chinese).
- [28] 毛晓洁. 松辽地区不同品种玉米内生固氮菌多样性比较及其促生特性研究[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文, 2018.
- MAO XJ. Diversity of endophytic diazotrophs from different varieties of maize in Songliao area and their growth-promoting characteristics[D]. Beijing: Master's Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018 (in Chinese).
- [29] PISARSKA K, PIETR SJ. Biodiversity of dominant cultivable endophytic bacteria inhabiting tissues of six different cultivars of maize (*Zea mays* L. ssp. *mays*) cropped under field conditions[J]. Polish Journal of Microbiology, 2015, 64(2): 163-170.
- [30] 李南南, 刘洋, 赵燃, 王荣焕, 肖明, 赵久然, 程池. 北京优质杂交玉米种子内生细菌种类多样性[J]. 食品科学技术学报, 2016, 34(5): 55-63.



- LI NN, LIU Y, ZHAO R, WANG RH, XIAO M, ZHAO JR, CHENG C. Diversity of endophytic bacteria in Beijing high-quality hybrid maize (*Zea mays* L.) seed[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2016, 34(5): 55-63 (in Chinese).
- [31] HU ZF, CHANG J, YU JH, LI SG, NIU HX. Diversity of bacterial community during ensiling and subsequent exposure to air in whole-plant maize silage[J]. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 2018, 31(9): 1464-1473.
- [32] 刘洋, 左山, 邹媛媛, 王建华, 宋未. 杂交玉米农大108及其亲本种子内生细菌群落的多样性[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(23): 4763-4771.  
LIU Y, ZUO S, ZOU YY, WANG JH, SONG W. Diversity of endophytic bacterial communities in seeds of hybrid maize (*Zea mays* L., Nongda108) and their parental lines[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(23): 4763-4771 (in Chinese).
- [33] SON SH, KHAN Z, KIM SG, KIM YH. Plant growth-promoting rhizobacteria, *Paenibacillus polymyxa* and *Paenibacillus lentimorbus* suppress disease complex caused by root-knot nematode and *Fusarium* wilt fungus[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2009, 107(2): 524-532.
- [34] ROBIN A, VANSUYT G, HINSINGER P, MEYER JM, BRIAT JF, LEMANCEAU P. Chapter 4 iron dynamics in the rhizosphere[M]//*Advances in Agronomy*. Amsterdam: Elsevier, 2008: 183-225.
- [35] RICHARDSON AE, BAREA JM, McNEILL AM, PRIGENT-COMBARET C. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms[J]. *Plant and Soil*, 2009, 321(1): 305-339.
- [36] CHI QS, TANG WZ, LIU L, MENG J, DONG XL, CHEN WF, LI XZ. Isolation and properties of *Enterobacter* sp. LX3 capable of producing indoleacetic acid[J]. *Applied Sciences*, 2018, 8(11): 2108.
- [37] ALZATE ZULUAGA MY, MARTINEZ de OLIVEIRA AL, VALENTINUZZI F, TIZIANI R, PII Y, MIMMO T, CESCO S. Can inoculation with the bacterial biostimulant *Enterobacter* sp. strain 15S be an approach for the smarter P fertilization of maize and cucumber plants?[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 719873.
- [38] TAHIR M, NAEEM MA, SHAHID M, KHALID U, FAROOQ ABU, AHMAD N, AHMAD I, ARSHAD M, WAQAR A. Inoculation of *pqqE* gene inhabiting *Pantoea* and *Pseudomonas* strains improves the growth and grain yield of wheat with a reduced amount of chemical fertilizer[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2020, 129(3): 575-589.
- [39] IKHWAN A, SEPTIA ED, NOVITA BA. Molecular identification of potential rhizobacteria isolated from maize (*Zea mays* L.)[J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2022, 985(1): 012010.
- [40] LI N, SHENG KY, ZHENG QY, HU DN, ZHANG L, WANG JW, ZHANG WY. Inoculation with phosphate-solubilizing bacteria alters microbial community and activates soil phosphorus supply to promote maize growth[J]. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(3): 777-788.
- [41] LI GE, KONG WL, WU XQ, MA SB. Phytase-producing *Rahnella aquatilis* JZ-GX1 promotes seed germination and growth in corn (*Zea mays* L.)[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(8): 1647.
- [42] 鲍文英, 江经纬, 周云, 吴玉峰, 梁志清. 一株木质纤维素降解菌的筛选及其全基因组分析[J]. *微生物学报*, 2016, 56(5): 765-777.  
BAO WY, JIANG JW, ZHOU Y, WU YF, LIANG ZQ. Screening and genomic analysis of a lignocellulose degrading bacterium[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2016, 56(5): 765-777 (in Chinese).
- [43] EDOAMODU CE, NWODO UU. *Enterobacter* sp. A11 produced a thermo-acidic-tolerant laccase with a high potential for textile dyes degradation[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2021, 38: 102206.
- [44] 张志清. 乳酸乳球菌异源表达漆酶及在玉米秸秆青贮应用[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学硕士学位论文, 2020.  
ZHANG ZQ. Construction of recombinant *Lactococcus lactis* with laccase secreting ability and its application in silage of corn stalk[D]. Hohhot: Master's Thesis of Inner Mongolia University, 2020 (in Chinese).
- [45] HEMANT S, KUMAR AR, DIVAKAR D, RAJEN C, POONAM SN. Exploring endophytes for *in vitro* synthesis of bioactive compounds similar to metabolites produced *in vivo* by host plants[J]. *Aims microbiology*, 2021, 7(2): 175-199.