

研究报告

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

白建飞^{#1}, 韩升才^{#2,3}, 高聚林^{*1,2}, 于晓芳^{*1,2}, 青格尔^{1,2}, 胡树平^{2,4}, 张赛楠¹, 郭江岸¹

1 内蒙古农业大学农学院, 内蒙古 呼和浩特 010019

2 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

3 内蒙古农业大学园艺与植保学院, 内蒙古 呼和浩特 010019

4 内蒙古农业大学职业技术学院, 内蒙古 包头 014100

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 Jianfei, Han Shengcai, Gao Julin, Yu Xiaofang, Qing Ge'er, Hu Shuping, Zhang Sainan, Guo Jiang'an. Endophytic bacterial strain GF-55 improves the growth and lodging resistance of maize[J]. Microbiology China, 2022, 49(7): 2625-2637

摘要:【背景】内生菌对作物生长发育和抗逆性有重要作用, 本团队分离筛选了一株显著促进玉米生长的莫拉维假单胞菌(*Pseudomonas moraviensis*) GF-55。【目的】揭示莫拉维假单胞菌 GF-55 的促生抗倒伏能力。【方法】开展了盆栽及温室种植试验, 并测定了玉米生长发育和抗倒伏相关指标。【结果】通过分析表明, GF-55 菌处理与对照相比, 玉米株高、苗干重和苗鲜重分别增加 43.47%、26.67%和 82.44%, 根干重、鲜重、长、体积、表面积和平均直径分别增加 231.25%、96.42%、141.68%、46.51%、37.07%和 52.38%。菌株 GF-55 分泌生长激素吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、嗜铁素相对含量和解磷量分别为 30.88 μg/mL、50.20%和 58.43 mg/L; 温室试验发现施菌处理可显著提高玉米吐丝期后茎秆的抗倒伏效果, 玉米茎秆穿刺、弯曲和压碎强度较对照分别增加 15.78%、55.83%和 33.71%。施菌处理的秸秆半纤维素、纤维素和木质素含量较对照分别增加 10.56%、2.91%和 48.01%。【结论】莫拉维假单胞菌 GF-55 具有促进玉米苗期生长并增强玉米吐丝期后抗倒伏的功能, 其在玉米促生和抗倒伏方面有重要的应用价值, 这为该菌种的开发利用提供了理论支持。

关键词: 玉米; 内生菌; 促生; 抗倒伏

基金项目: 国家自然科学基金地区科学基金(31960381, 32060434)

#对本文贡献相同

Supported by: Fund for Less Developed Regions of National Natural Science Foundation of China (31960381, 32060434)

#These authors equally contributed to this work

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

Received: 2021-11-09; Accepted: 2022-02-15; Published online: 2022-03-22

Endophytic bacterial strain GF-55 improves the growth and lodging resistance of maize

BAI Jianfei^{#1}, HAN Shengcai^{#2,3}, GAO Julin^{*1,2}, YU Xiaofang^{*1,2}, QING Ge'er^{1,2}, HU Shuping^{2,4}, ZHANG Sainan¹, GUO Jiang'an¹

1 College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, Inner Mongolia, China

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

3 College of Horticulture and Plant Protection, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, Inner Mongolia, China

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

Abstract: [Background] Endophytic bacteria play an important role in crop growth, development and stress tolerance. In this study, an endogenous bacterial strain *Pseudomonas moraviensis* GF-55 was isolated from maize. **[Objective]** To analyze the role of GF-55 in the growth and lodging resistance of maize. **[Methods]** Pot trial was conducted to analyze the role of GF-55 in the growth of maize seedlings and greenhouse trial to study the lodging resistance of maize after GF-55 inoculation. **[Results]** The pot trial results showed that GF-55 treatment increased the height, dry weight, and fresh weight of maize seedlings by 43.47%, 26.67%, and 82.44%, respectively, compared with the control. Furthermore, it increased the dry weight, fresh weight, length, volume, surface area, and mean diameter of maize root by 231.25%, 96.42%, 141.68%, 46.51%, 37.07%, and 52.38%, respectively. The strain had the indole-3-acetic acid (IAA) production, siderophore relative content, and phosphorus-solubilizing ability of 30.88 µg/mL, 50.20%, and 58.43 mg/L, respectively. The greenhouse trial demonstrated that GF-55 treatment significantly improved the stalk resistance of maize after the silking stage. Specifically, GF-55 treatment increased the stalk puncture, bending, and crushing strength of maize by 15.78%, 55.83%, and 33.71%, respectively, compared with the control. After GF-55 inoculation, the hemicellulose, cellulose, and lignin content in the stalk increased by 10.56%, 2.91%, and 48.01%, respectively. **[Conclusion]** *P. moraviensis* GF-55 promoted the growth of maize at the seedling stage and enhanced the lodging resistance after silking stage. It has important application value in maize growth promotion and lodging resistance and provides theoretical support for the development and utilization of this strain.

Keywords: maize; endophytic bacteria; growth promoting; lodging resistance

内蒙古是我国重要的玉米种植区,对保障国家粮食安全具有重要地位,但是该地区普遍存在玉米倒伏的情况^[1-2]。尤其高密度条件下玉米在吐丝后期易出现倒伏,造成玉米产量下降和品质降低,产量损失率在正常年份达到5%–25%^[3],严重的年份可达80%–90%^[4]。倒伏不利于采用机械收获,成为玉米产量提高的重要限制因素。为了提高玉米抗倒伏能力,前人

从玉米抗倒伏品种选育、深耕措施促根系下扎、构建合理群体结构、改善田间管理、喷施化学药剂等多角度开展了相关理论和技术研究^[5-9],使得玉米的抗倒伏能力有了较大的提高。然而,在增密成为玉米增产的重要途径及机械化玉米籽粒直收成为必然趋势的背景下,进一步探索提高玉米抗倒伏能力的途径已成为玉米栽培和育种上亟待解决的重要问题。

植物内生菌在促进植物生长发育和提高抗逆方面的功能已被普遍发现^[10-13]。内生菌对玉米的益生功能也屡见报道,例如:辜运富等筛选获得 2 株内生芽孢杆菌 BH 和 B98 对玉米植株具有促生作用^[14-15];陈腊等^[16]研究表明,玉米在减施 50%氮肥的条件下,接种鞘氨醇单胞菌、假单胞菌和根瘤菌与不接种对照相比可增产 19.9%–25.0%。张雨^[17]证明假单胞菌 QW11 处理后的玉米与对照相比在株高、叶面积、地上部和地下部干重方面促生作用显著;朱梦卓等^[18]研究发现菌株假单胞菌 YDX26 在盐胁迫和干旱胁迫下表现出较好的耐盐和抗旱能力。另外,内生菌能够促进玉米根系发育和根系干重的增加,而发达的根系下扎土层更深可以达到抗倒伏的效果^[6],根系干重的增加也能提高抗倒伏能力^[19]。

综上所述,我们推测内生菌对玉米苗期的生长发育特别是帮助形成发达根系可能对提高玉米的抗倒伏功能有重要作用,但是目前关于利用内生菌提高玉米抗倒伏的研究鲜有报道。为此,我们开展了具有增强玉米抗倒伏和促生功能内生菌的筛选工作。在获得功能菌株 GF-55 的基础上,为了明确其促生和抗倒伏功能的作用机理开展了一系列试验,测定分析菌株 GF-55 对玉米的促生和抗倒伏的相关指标,以期为内生菌 GF-55 在促进玉米生长发育和提高抗倒伏能力方面的广泛应用提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株

供试的内生菌(编号为 GF-47–GF-66)由本团队于内蒙古包头市土默特右旗玉米中心试验田种植的玉米品种先玉 696 的秸秆上分离获得,菌种保存于内蒙古农业大学玉米中心实验室。

1.1.2 培养基和仪器

LB 琼脂培养基,广东环凯微生物科技有限公司;博讯洁净工作台,上海博讯实业有限公司;高速冷冻台式离心机,安徽中科中佳公司;茎秆强度测定仪,石家庄世亚科技有限公司;紫外可见分光光度计,泰斯特公司;根系扫描仪,爱普生公司。

1.2 菌种鉴定

菌株 GF-55 在 28 °C、180 r/min 培养 12 h 后,4 000 r/min 离心 10 min 收集菌体,SDS-CTAB 法提取总基因组 DNA,采用 16S rRNA 基因通用引物 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') 和 1492R (5'-GGTTACCTTGTTACGACTT-3') 进行 16S rRNA 基因的 PCR 扩增。PCR 反应体系和反应条件参考文献[20]。PCR 产物经琼脂糖凝胶电泳回收、纯化后,送美吉生物技术有限公司测序。根据获得的 16S rRNA 基因序列,在 GenBank 中 BLAST 搜索同源序列,通过 MEGA 5.0 软件构建系统发育树^[21-22]。

1.3 内生菌促玉米生长盆栽试验设计

1.3.1 种子处理

挑选均匀一致的玉米品种先玉 696 的种子 300 粒,参照文献[23-24]用次氯酸钠和抗生素(青霉素和链霉素)消毒处理,用滤纸法将种子在 25 °C 催芽 2 d,待长出芽和根,选取发芽较好、长势一致的玉米种芽用菌悬液浸泡种子 2 h。菌悬液的制备:配制 LB 培养基接种 GF-55 号菌发酵到菌液 OD_{600} 值为 0.8 时,4 000 r/min 离心 10 min,去掉上清液,之后用灭菌的蒸馏水将菌体悬浮获得菌悬液。

1.3.2 试验处理设计

发芽的玉米种子移栽入高 8 cm、直径 7 cm 的装有 150 g 灭菌石英砂的盆钵中,每盆一株,设置菌处理和对照处理,菌处理为接种菌株(编号为 GF-47–GF-66),对照处理为与菌液等量的

无菌水, 每个处理 3 次重复, 同上方法将促生功能较优的菌株进行第 2 次盆栽试验。

1.3.3 测定指标及方法

盆栽放置在温室中培养 14 d (玉米三叶期)。玉米的株高、苗鲜重、根鲜重、根干重和盆栽植株各指标的测定方法参考《土壤农化分析》(第 3 版)^[25], 根系的根长、根表面积、根体积、根平均直径等使用根系扫描仪扫描根系图像测定。

1.4 内生菌促玉米抗倒伏试验设计

1.4.1 试验地概况

试验地设在内蒙古包头市土默特右旗内蒙古农业大学职业技术学院蒙西综合试验站温室中, 土壤基本理化性质为: 速效氮 65.09 mg/kg, 速效磷 4.42 mg/kg, 速效钾 79.8 mg/kg, 有机质 19.74 g/kg, 阳离子交换量 14.80 mol/kg, pH 7.55。

1.4.2 试验设计

试验于 2021 年进行, 设置了菌株 GF-55 处理和不施任何菌剂处理为对照(CK)处理, 每个处理 3 次重复, 每个小区 50 株玉米, 每小区长 5 m、宽 2 m。供试玉米品种为先玉 335, 接菌方式为在玉米播种后喷施 OD_{600} 值为 0.8 的菌株 GF-55 菌液, 播种密度为 82 500 株/hm², 将发酵好的菌液施到播种玉米的位置, 管理措施 2 个处理均不施除菌剂外的其他肥料, 其他管理同大田。

1.4.3 试验指标的测定与方法

在玉米吐丝期每个处理选择 3 株代表性植株剥去叶和鞘, 用茎秆强度测定仪分别测定玉米茎秆第 1–7 节的穿刺强度^[26]、弯曲强度^[27]和压碎强度^[28], 3 次重复, 取平均值。

用 Van Soest 洗涤法将茎秆烘干粉碎后过 1 mm 筛, 用纤维素分析仪测定木质素、纤维素和半纤维素的含量^[28]。

1.5 菌株产 IAA、解磷和嗜铁素含量的测定方法

产 IAA 能力的定性测验和定量检测根据 Salkowski 比色原理进行, 具体方法参照李培根^[29]的方法。解磷能力的定性测验和有效磷的定量检测参照文献^[29]中的钼锑抗比色法。产嗜铁素菌株的初筛参照 Schwyn 和 Neilands 的实验方法^[30], 嗜铁素含量的检测通过采用 CAS 检测方法, 在可见光分光光度计上可以对嗜铁素定量。

1.6 数据处理及统计分析

采用 Excel 2019、Sigmaplot 12.5 和 SPSS Statistics 25.0 进行数据处理、作图和统计分析。

2 结果与分析

2.1 菌株 GF-55 基于 16S rRNA 基因测序与系统发育分析的分子鉴定

利用 BLAST 对该菌株进行 16S rRNA 基因序列与 16 个近源种的序列进行同源性比较, 采用 neighbour-joining 法建树, bootstrap 值采用 1 000 次运算, 序列矩阵分析采用 ClustalX 和 MEGA 5.0 软件构建菌株 GF-55 基于 16S rRNA 基因序列的系统发育树, 如图 1 所示。结果发现菌株 GF-55 与莫拉维假单胞菌聚为一类, 而且与 *Pseudomonas moraviensis* TPD3001 的相似性为 99%, 因此将菌株 GF-55 分类命名为莫拉维假单胞菌(*P. moraviensis*)。

2.2 促生微生物的筛选效果

通过对分别施用菌株 GF-47–GF-66 号等 20 株菌后的玉米苗期根系各指标的分析表明, 经菌株 GF-55 (*P. moraviensis*)处理的玉米苗期根系各指标显著高于其他内生菌, 其中对总根长的促进作用最明显, 比 CK 的根长增加了 142% (表 1)。通过对处理和 CK 的根鲜重和根干重分析表明, 菌株 GF-55 增加了 96% 的鲜重和 231% 的干重(表 2), 经第一批盆栽试验筛选后挑

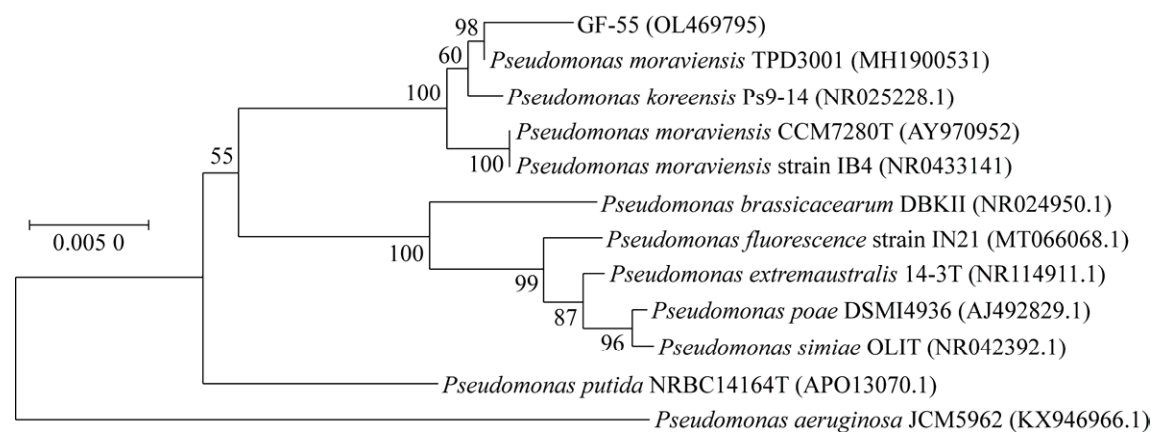


图 1 菌株 GF-55 基于 16S rRNA 基因序列构建的系统发育树 括号里的序号表示菌的 16S rRNA 基因序列登录号；分支上的数字表示分支结构的可靠程度；分支点上的数字表示置信程度，标尺和刻度代表进化树分支的长度

Figure 1 Phylogenetic tree of strain GF-55 constructed based on 16S rRNA gene sequence. The serial number in parentheses indicates the 16S rRNA gene number of the bacterium; The number on the branch indicates the reliability of the branch structure; The scale and scale represent the length of the branch in the evolutionary tree.

表 1 GF-47–GF-66 号菌对玉米苗期根系各指标的影响

Table 1 The effect of GF-47–GF-66 strains on the root system indicators of maize seedlings

菌株编号	总长	平均直径	体积	表面积
Strain No.	Total root length (cm/plant)	Average diameter of root (mm)	Root volume (cm ³ /plant)	Root surface area (cm ² /plant)
GF-47	144.71±3.20f	1.08±0.08fg	1.48±0.07bcde	51.58±3.93defg
GF-48	168.71±0.57d	1.21±0.08cde	1.51±0.15bcde	59.25±2.34bcd
GF-49	165.16±1.90d	1.08±0.01fg	1.56±0.02bcde	55.77±3.19bcde
GF-50	103.91±1.80j	1.29±0.08c	1.76±0.27bcd	50.51±4.02efg
GF-51	126.74±1.25h	1.26±0.10cd	1.56±0.23bcde	53.10±1.33cdefg
GF-52	137.14±1.89g	1.15±0.07defg	1.53±0.03bcde	49.89±5.85efg
GF-53	150.66±2.43e	1.17±0.09def	1.51±0.31bcde	51.33±1.25efg
GF-54	133.59±2.06g	1.15±0.03defg	1.76±0.05bcd	54.66±3.35bcdef
GF-55	201.92±1.37a	1.60±0.06b	2.52±0.16a	67.37±1.47a
GF-56	128.03±1.15h	1.05±0.03g	1.46±0.15bcde	51.70±4.62defg
GF-57	119.08±6.94i	1.78±0.01a	1.90±0.32b	57.17±1.43bcde
GF-58	142.44±2.11f	1.08±0.07fg	1.19±0.19e	46.99±2.14fg
GF-59	154.30±3.18e	1.15±0.04efg	1.45±0.30bcde	52.11±6.33defg
GF-60	193.71±4.83b	1.55±0.03b	2.67±0.20a	60.56±4.29bc
GF-61	151.73±1.49e	1.55±0.02b	1.35±0.26cde	54.92±5.36bcde
GF-62	143.26±2.54f	1.20±0cde	1.31±0.25de	55.75±1.39bcde
GF-63	143.1±2.43f	1.10±0.05efg	1.37±0.38cde	54.27±6.73bcdef
GF-64	133.29±2.01g	1.21±0.01cde	1.39±0.30cde	52.38±3.35defg
GF-65	164.55±0.70d	1.06±0.03g	1.47±0.41bcde	54.73±5.51bcde
GF-66	184.83±3.93c	1.75±0.07a	2.57±0.31a	61.59±3.28ab
GF-ZJ	116.15±2.01i	1.11±0.11efg	1.80±0.31bc	49.85±5.07efg
CK	83.55±3.73k	1.05±0.01g	1.72±0.01bcd	46.23±0.87g

注：不同小写字母表示不同菌液处理和对照间差异显著
Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different bacterial solution treatments and controls ($P<0.05$).

表 2 GF-47–GF-66 号菌对玉米苗期鲜重、株高和干重的影响

Table 2 The effects of GF-47–GF-66 strains on fresh weight, high strain and dry matter in the maize seedling period

菌株编号 Strain No.	根鲜重 Root fresh weight (g)	苗鲜重 Fresh seedling weight (g)	株高 Plant height (cm)	苗干重 Seedling dry weight (g)	根干重 The root dry weight (g)
GF-47	0.46±0.08cde	1.78±0.04gh	34.33±2.08fg	0.16±0.01bcde	0.02±0.01de
GF-48	0.48±0.06bcd	2.34±0.11b	45.06±1.70abc	0.13±0.02efg	0.04±0.01bc
GF-49	0.42±0.06defgh	2.16±0.06c	43.10±3.57abcde	0.12±0.02fg	0.03±0.01cde
GF-50	0.32±0.04ijkl	1.65±0.05h	34.86±2.53fg	0.13±0.02defg	0.02±0.01e
GF-51	0.25±0.04l	1.87±0.05fg	38.73±6.47def	0.15±0.03cdefg	0.03±0.01bcd
GF-52	0.39±0.02defghi	2.06±0.05cde	44.00±1.67abc	0.13±0.03defg	0.03±0.01cde
GF-53	0.36±0.06ghij	1.90±0.05fg	44.96±0.85abc	0.11±0.02g	0.03±0.01cde
GF-54	0.37±0.04fghi	1.93±0.04ef	39.66±7.15bcdef	0.12±0.01fg	0.03±0.01cde
GF-55	0.55±0.04ab	2.39±0.02ab	46.63±2.03b	0.19±0.02ab	0.05±0.01a
GF-56	0.32±0.02ijkl	2.05±0.04cde	37.66±1.04efg	0.15±0.03cdefg	0.02±0.01e
GF-57	0.29±0.04jkl	1.72±0.11h	39.46±5.50cdef	0.17±0.03bcd	0.02±0.01de
GF-58	0.42±0.04defgh	2.17±0.06c	42.26±1.81abcd	0.14±0.02cdefg	0.02±0.01e
GF-59	0.45±0.04cdef	2.07±0.08cde	41.66±0.31abcd	0.14±0.01defg	0.02±0.01de
GF-60	0.59±0.03a	2.49±0.08a	45.42±1.40ab	0.21±0.03a	0.04±0.01ab
GF-61	0.47±0.05bcd	2.17±0.03c	41.33±3.45abcde	0.16±0.02bcde	0.02±0.01e
GF-62	0.44±0.03cdefg	2.13±0.13cd	45.06±1.64abc	0.15±0.02bcdef	0.02±0.01de
GF-63	0.41±0.05defgh	2.07±0.17cde	42.86±2.03abcd	0.14±0.01cdefg	0.03±0.01bcd
GF-64	0.37±0.05efghi	1.89±0.10fg	38.60±0.66def	0.14±0.01cdefg	0.03±0.01bcd
GF-65	0.41±0.03defgh	2.15±0.09c	43.03±0.85abcd	0.14±0.03cdefg	0.03±0.01bcd
GF-66	0.52±0.03abc	2.39±0.05ab	47.03±1.32a	0.18±0.01abc	0.05±0.01a
GF-ZJ	0.34±0.03hijk	2.00±0.08def	41.88±1.40abcd	0.16±0.02bcde	0.03±0.01bcd
CK	0.28±0.04kl	1.31±0.08i	32.50±2.11g	0.15±0.02cdefg	0.02±0.01e

注：不同小写字母表示不同菌液处理和对照间差异显著

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different bacterial solution treatments and controls ($P<0.05$).

出 10 株促生最优的菌株进行了第二批盆栽试验(表 3 和表 4), 所得结果与第一批盆栽试验结果具有相同趋势, 这说明菌株 GF-55 不仅增加了根长、根表面积和体积, 而且根系中的干重显著增加。

2.3 GF-55 号菌温室促生效果

进一步在温室中对菌株 GF-55 的促生作用进行试验, 由表 5 和表 6 可知, 玉米在菌株 GF-55 处理下玉米吐丝期根长、根表面积、根平均直径和根体积分别较对照增加了 51.52%、

41.54%、36.86%和 32.08%; 根鲜重和植株鲜重分别增加了 47.33%和 19.59%; 根干重和植株干重分别增加了 47.33%和 24.53%; 株高增加 25.59%。这说明菌株 GF-55 在温室中同样具有很好的促生效果。

2.4 单株菌产 IAA、解磷和产嗜铁素的能力

通过定量分析发现, 菌株 GF-55 的解磷能力达到 58.43 mg/L, 而菌株 GF-57 的解磷能力为 12.08 mg/L (表 7), 所以菌株 GF-55 的解磷能力是菌株 GF-57 的 4.8 倍。无机磷与有机磷

表 3 10 菌株对玉米苗期鲜重、株高和干重的影响(第二批盆栽)

Table 3 Effects of 10 strains of bacteria on fresh weight, plant height and dry matter of maize at seedling stage (pot of the second batch)

菌株编号 Strain No.	苗干重 Seedling dry weight (g)	株高 Plant height (cm)	根干重 The root dry weight (g)	苗鲜重 Fresh seedling weight (g)	根鲜重 Root fresh weight (g)
GF-48	0.11±0f	40.27±0.92b	0.03±0d	2.20±0.08bc	0.40±0.01cd
GF-49	0.09±0g	39.27±0.98b	0.02±0e	2.10±0.06cd	0.40±0.02c
GF-50	0.12±0.01e	31.00±0.84e	0.02±0f	1.58±0.06f	0.29±0e
GF-55	0.20±0.01a	42.17±1.51a	0.05±0a	2.29±0.04ab	0.45±0a
GF-57	0.13±0d	36.17±0.56c	0.02±0f	1.66±0.03f	0.28±0e
GF-60	0.15±0c	40.50±0.91ab	0.03±0b	2.42±0.08a	0.45±0.01a
GF-61	0.13±0.01d	39.07±0.51b	0.02±0f	2.10±0.06cd	0.43±0.01b
GF-62	0.13±0d	40.47±0.92ab	0.03±0d	2.04±0.04de	0.39±0d
GF-ZJ	0.18±0.01b	39.57±0.03b	0.03±0c	1.92±0.06e	0.26±0.01f
CK	0.15±0c	33.1±1.64d	0.02±0g	1.21±0.05g	0.21±0g

注: 不同小写字母表示不同菌液处理和对照间差异显著

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different bacterial solution treatments and controls ($P<0.05$).

表 4 10 菌株对玉米苗期根系各指标的影响(第二批盆栽)

Table 4 Effects of 10 strains of bacteria on root indexes of maize at seedling stage (the second pot)

菌株编号 Strain No.	总长 Total root length (cm/plant)	根体积 Root volume (cm ³ /plant)	根表面积 Root surface area (cm ² /plant)	根平均直径 Average diameter of root (mm)
GF-48	166.78±0.58c	1.31±0.05f	57.72±2.28bc	1.14±0.06e
GF-49	163.13±1.93c	1.33±0.05f	54.11±2.28d	1.04±0.02f
GF-50	102.06±1.76g	1.53±0.01e	48.87±2.03e	1.21±0.05d
GF-55	200.13±1.34a	2.22±0.03b	65.46±2.12a	1.55±0.05b
GF-57	117.34±1.12f	1.77±0.02c	55.66±1.30cd	1.65±0.03a
GF-60	191.90±4.9b	2.50±0.11a	58.85±1.92b	1.49±0.02b
GF-61	149.85±1.53d	1.26±0.06fg	53.10±0.26d	1.51±0.05b
GF-62	141.50±2.57e	1.19±0.04g	54.85±1.02cd	1.40±0.05c
GF-ZJ	114.11±1.94f	1.66±0.05d	48.07±0.25e	1.07±0.03f
CK	81.59±3.70h	1.52±0.04e	44.03±1.31f	1.04±0.02f

注: 不同小写字母表示不同菌液处理和对照间差异显著

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different bacterial solution treatments and controls ($P<0.05$).

表 5 GF-55 号菌对温室玉米吐丝期根系各指标的影响

Table 5 The effect of the various indexes of the corn toast root system in the greenhouse of GF-55 strain

指标 Index	GF-55	CK
总根长 Total root length (cm)	2 074.98±47.07**	1 369.47±51.29
根平均直径 Average diameter of root (mm)	3.61±0.07**	2.64±0.02
根体积 Root volume (cm ³ /plant)	23.00±0.85**	17.41±0.04
根表面积 Root surface area (cm ² /plant)	745.96±30.68**	527.04±13.41

注: **: 菌液处理和对照间有极显著差异

Note: **: There is a significant difference between the treatment and control of bacterial fluid.

表 6 GF-55 号菌对温室玉米吐丝期鲜重、株高和干重的影响

Table 6 Effects of GF-55 strain on fresh weight, plant height and dry matter of corn during silking stage in greenhouse

指标 Index	GF-55	CK
根鲜重 Root fresh weight (g)	18.00±0.26**	12.22±0.27
植株鲜重 Plant fresh weight (g)	167.22±8.02**	139.83±6.35
株高 Plant height (cm)	142.33±2.51**	113.33±1.53
植株干重 Plant dry weight (g)	22.52±0.32**	18.08±0.11
根干重 The root dry weight (g)	3.12±0.10**	2.12±0.09

注: **: 处理和对照间有极显著差异

Note: **: There is a significant difference between the treatment and control of bacterial fluid.

表 7 GF-55 和 GF-57 号菌产 IAA、解磷和嗜铁素含量

Table 7 GF-55 and GF-57 strains produce IAA, phosphorus and ironophilic content

指标 Index	GF-55	GF-57
IAA 产量 IAA production (μg/mL)	30.88±0.63	38.60±0.52
解磷 Phosphate-solubilizing (mg/L)	58.43±2.65	12.08±0.21
嗜铁素相对含量 Relative ferritin content (%)	50.20±0.77	30.50±0.53

的解磷能力直径比越大,反映该菌解磷能力越强,菌株 GF-55 对无机磷与有机磷的解磷能力直径比分别为 3.4 和 5.0,而菌株 GF-57 对无机磷与有机磷的解磷能力直径比分别为 1.4 和 0 (表 8),所以菌株 GF-55 的有机磷解磷能力是菌株 GF-57 的 2.4 倍,这说明 GF-55 的解磷能力

显著优于菌株 GF-57。由此可见菌株 GF-55 益生功能广泛,同时具备解无机磷和解有机磷的能力,具有较强的解磷能力。

通过吸光度定量分析菌株 GF-55 和菌株 GF-57 产嗜铁素的相对含量,菌株 GF-55 产嗜铁素的相对含量为 50.20%,菌株 GF-57 为 30.50%,菌株 GF-55 产嗜铁素的相对含量为菌株 GF-57 的 1.64 倍。利用 Salkowski 比色法检测该菌利用色氨酸合成 IAA 的能力,根据反应液的定量检测证明菌株 GF-55 产生 IAA 的量为 30.88 μg/mL,菌株 GF-57 的为 38.60,菌株 GF-55 产生 IAA 的量略低于菌株 GF-57,但综合上述指标可见菌株 GF-55 的促生能力最强,所以选定菌株 GF-55 进行后续试验(表 7)。

2.5 GF-55 促进玉米抗倒伏能力分析

在玉米吐丝期后对照组的玉米植株茎折率为 90%,而菌株 GF-55 处理组未出现倒伏,而且植株结穗较对照组大。从地面第 1-7 节的茎秆力学指标(图 2A)结果来看,菌株 GF-55 处理组的第 1、2、3、6、7 节茎秆弯曲强度显著高于对照组,分别增加 55.83%、9.75%、15.82%、3.92%、37.63%,菌株 GF-55 处理组的第 1、2 节茎秆穿刺强度较对照组有显著差异,分别增加 15.78%、30.91% (图 2B)。菌株 GF-55 处理组的第 1、3、4、5、6 茎秆压碎强度显著高于对照组(图 2C),分别增加 33.71%、9.18%、7.70%、14.35%、17.18%。菌株 GF-55 对茎秆力学特性影响的顺序为:弯曲强度>压碎强度>穿刺强度。

表 8 GF-55 和 GF-57 号菌对无机磷和有机磷的解磷能力

Table 8 Phosphorus-solubilizing ability of GF-55 and GF-57 strains to inorganic phosphorus and organic phosphorus

菌株编号 Strain No.	磷种类 Phosphorus type	菌落直径 D (mm)	透明圈直径 d (mm)	菌落直径/透明圈直径 D/d
GF-55	Inorganic phosphorus	12.6	3.7	3.4
	Organic phosphorus	16.2	3.3	5.0
GF-57	Inorganic phosphorus	16.6	12.2	1.4
	Organic phosphorus	0.0	0.0	0.0

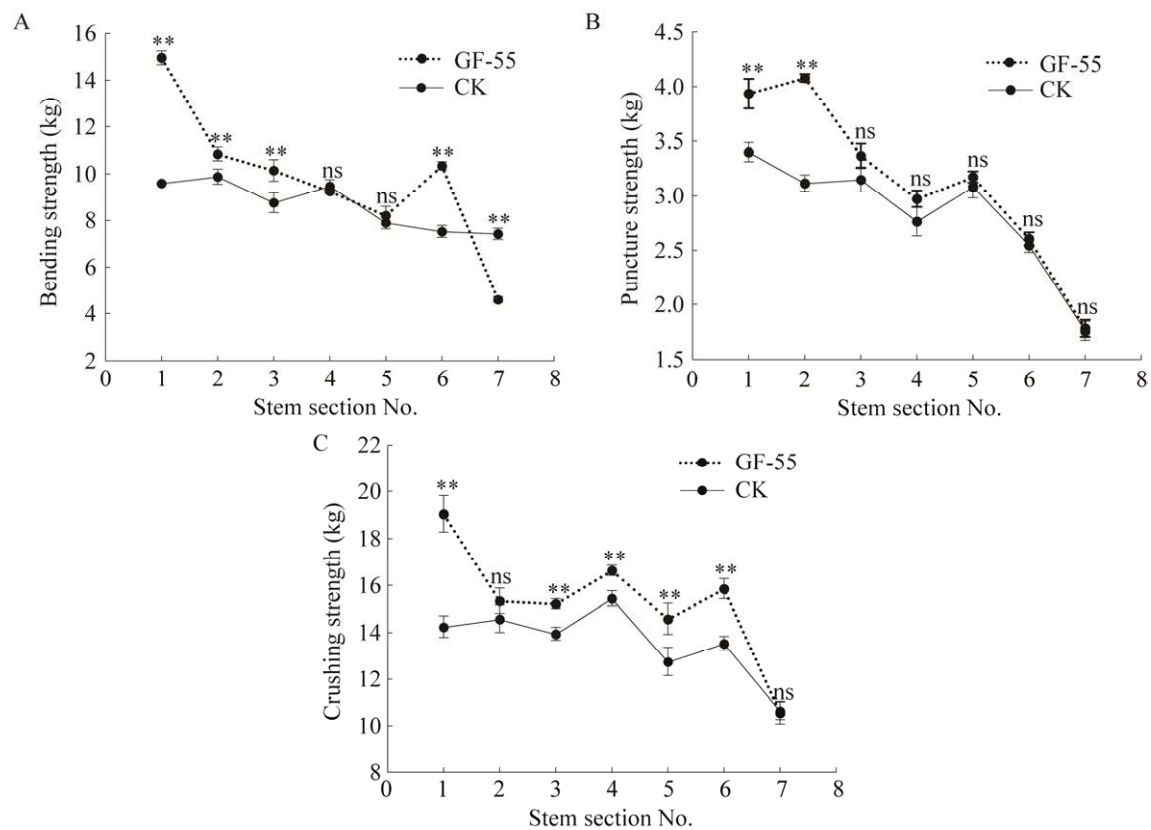


图 2 菌株 GF-55 对玉米第 1-7 节茎秆力学分析 A: 弯曲强度; B: 穿刺强度; C: 压碎强度。**: 有显著差异; ns: 无显著差异

Figure 2 Strain GF-55 analysis of the mechanics of corn 1-7 stalks. A: Bending strength; B: Puncture strength; C: Crushing strength. **: Significant difference; ns: No significant difference.

进一步对菌株 GF-55 处理和对照的茎秆中纤维素、半纤维素和木质素的定量分析发现, 菌株 GF-55 处理的玉米秸秆中木质素、半纤维素和纤维素的含量比对照分别增加了 48.01%、10.56%和 2.91% (表 9)。

表 9 菌株 GF-55 对温室玉米茎秆组分的影响
Table 9 The effect of strain GF-55 on greenhouse maize stalk components

指标 Index	GF-55	CK
半纤维素 Hemicellulose (%)	23.24±0.04**	21.02±0.05
纤维素 Cellulose (%)	31.77±0.04**	30.87±0.03
木质素 Lignin (%)	14.89±0.02**	10.06±0.02

注: **: 菌液处理和对照间有极显著差异
Note: **: There is a significant difference between the treatment and control of bacterial fluid.

3 讨论与结论

Nezarat 等^[31]发现固氮螺菌属和假单胞菌属菌株显著增加了玉米地上部、穗部和种子干重、百粒重和每穗种子数; Martins 等^[32]发现草螺菌和内生固氮菌等内生菌对玉米生长有促进作用并提高玉米的产量; 张爱民等^[33]分离的植物促生菌对玉米生长株高和叶面积增加的发现类似; Lally 等^[34]发现荧光假单胞菌 F113 和 10 个不同菌株组成的内生菌群在田间促进油菜的生长发育。本研究从 20 株玉米内生菌中筛选得到了一株促生效果较好的菌株 GF-55 (*P. moraviensis*), 其对玉米的株高、叶面积、地上部和地下部干重均有显著的提高, 其中玉米

的根干重较对照提高达 3.3 倍, 这些促生作用与前面的研究结果类似。由此可知, 内生菌的促生作用已有大量发现, 而且国内外研究者大量研究了假单胞菌对植物促生作用的相关机理, 发现这些菌株一方面通过分泌产生植物生长激素 IAA 而直接刺激植物的生长发育, 另一方面通过嗜铁素和解磷作用为植物提供更多可吸收的大量元素磷及微量元素铁。例如: 国外研究者 Jiménez-Gómez 等发现油菜假单胞菌的促生作用与其产生铁载体、溶磷、促进植物合成纤维素有关^[35]; Zarei 等研究发现荧光假单胞菌 P1、P8 提高植株的根系生长和产量构成与溶磷能力和铁载体产生有关^[36]。国内研究者通过定量分析了假单胞菌的促生指标, 例如: 朱梦卓等^[18]发现水稻促生假单胞菌的 IAA 合成量为 19.97 mg/L; 吴娟丽等发现假单胞菌产嗜铁素含量为 61.17%^[37]; 彭帅等发现假单胞菌解磷能力为 24.5 $\mu\text{g/mL}$ ^[38]。本研究通过对 GF-55 的研究发现, 其所产生的 IAA、解磷和嗜铁素定量分别为 30.88 $\mu\text{g/mL}$ 、58.43 mg/L 和 50.2%, 与上述研究结果相比, 发现 GF-55 具有更突出的解磷能力和较高的产 IAA 能力。

本研究通过温室促生试验发现 GF-55 施加的玉米在吐丝散粉后期无倒伏现象, 而未施加 GF-55 的玉米植株出现倒伏, 而且发生倒伏的玉米植株并未出雌穗, 但 GF-55 处理的玉米已有较长的雌穗。该现象表明 GF-55 不仅促进生长发育增加产量, 而且提高了玉米秸秆的抗倒伏能力。玉米的倒伏分两种类型: 一种是因为根系发育不良导致的根倒, 另一方面是因为茎秆弱导致的茎折。谷利敏等^[39]研究表明, 根倒率和茎折率与节间长度、株高、穗位高和穗位系数呈正相关, 与茎粗、茎粗系数和茎秆力学(茎秆的穿刺强度、折断强度和压碎强度)呈负相关。另外, 茎秆的结构性化合物如纤维素、半纤维素、木质素均影响茎秆强度和抗倒伏

性^[28,40-42]。纤维素百分含量与茎秆强度在抽雄至快速灌浆期均呈显著正相关, 木质素的百分含量或单位长度含量与茎秆强度(穿刺、弯折、压碎)呈显著正相关^[43]。Kamran 等^[44]发现木质素积累量与玉米倒伏率呈显著负相关。因此茎秆力学特征和木质素含量提高有助于增强玉米抗倒伏能力。菌株 GF-55 施加后可增加玉米茎基部的第 1–3 节力学指标, 而这些抗倒伏力学指标的增加有可能与木质素的含量较对照增加了 48.01% 有关。另外, 经菌株 GF-55 处理的玉米根长较对照增加了 51.52%, 这与赵明等指出发达的根系下扎土层更深使玉米不易倒伏进而达到抗倒伏增产的效果研究相一致^[6]。有研究通过调整合理的施氮时期或者展叶期喷施外源肥料来促进玉米茎秆基部节间发育, 显著降低节间长粗比值, 增强植株抗茎倒伏能力^[45-46]。据此, 我们推断菌株 GF-55 有可能促进根系活力的提升, 从而在苗期形成发达的根系, 加速养分的吸收, 进而促进地上部发育及茎部纤维素和木质素的合成, 加强地上部茎秆的抗倒伏能力。

综上所述, 本研究确定了一株从玉米上分离的菌株莫拉维假单胞菌(*P. moraviensis*) GF-55 具备促进玉米苗期生长发育和增强玉米吐丝期后的抗倒伏功能。吐丝期后的抗倒伏能力可能与菌株 GF-55 促进玉米在苗期形成发达根系和旺盛的根系活力, 进而促进玉米茎秆力学特性和木质纤维素含量有关。本研究所提出的在玉米栽培中使用促生菌的策略将有助于解决玉米增密高产模式下的倒伏问题, 便于机械化收获的开展, 进而提高玉米产量和生产效益。

REFERENCES

- [1] 李赛男. 内蒙古粮食生产在全国的地位分析[J]. 前沿, 2015(5): 70-72, 110
Li SN. Inner Mongolia in the national status analysis of grain production [J]. Forward Position, 2015(5): 70-72, 110 (in Chinese)

- [2] 邵启伟. 内蒙古包头市玉米种植存在的问题与品质提升措施[J]. 农业工程技术, 2020, 40(26): 39
Shao QW. Problems existing in the Inner Mongolia baotou corn and quality improvement measures[J]. Agricultural Engineering Technology, 2020, 40(26): 39 (in Chinese)
- [3] Katiyar V, Goel R. Solubilization of inorganic phosphate and plant growth promotion by cold tolerant mutants of *Pseudomonas fluorescens*[J]. Microbiological Research, 2003, 158(2): 163-168
- [4] Norberg OS, Mason SC, Lowry SR. Ethephon influence on harvestable yield, grain quality, and lodging of corn[J]. Agronomy Journal, 1988, 80(5): 768-772
- [5] 王雅楠, 鉴军帅, 贾凯, 白岚方, 王瑞, 张向前, 王玉芬. 不同玉米品种青贮收获期茎秆抗倒力学特性比较分析[J]. 玉米科学, 2020, 28(5): 77-85, 92
Wang YN, Jian JS, Jia K, Bai LF, Wang R, Zhang XQ, Wang YF. Comparative analysis of stalk lodging-resistance of different maize cultivars during silage harvest period[J]. Journal of Maize Sciences, 2020, 28(5): 77-85, 92 (in Chinese)
- [6] 赵明, 李从锋, 董志强. 玉米冠层耕层协调优化及其高产高效技术[J]. 作物杂志, 2015(3): 70-75
Zhao M, Li CF, Dong ZQ. The coordination optimization between canopy and topsoil and its technique of high yield and efficiency in maize[J]. Crops, 2015(3): 70-75 (in Chinese)
- [7] 伍舒悦, 李秋祝, 李文莹, 崔正果, 张玉斌, 王洪预, 崔金虎. 播种密度与氮肥施用量对玉米茎秆抗倒能力的影响[J]. 玉米科学, 2021, 29(2): 117-123, 130
Wu SY, Li QZ, Li WY, Cui ZG, Zhang YB, Wang HY, Cui JH. Effect of planting density and nitrogen application on the lodging resistance of maize stalk[J]. Journal of Maize Sciences, 2021, 29(2): 117-123, 130 (in Chinese)
- [8] 孙宁, 边少锋, 孟祥盟, 赵洪祥, 张丽华, 谭国波, 闫伟平, 于玮淇. 化学调控对高密条件下玉米抗倒性能的影响[J]. 分子植物育种, 2021, 19(13): 4449-4455
Sun N, Bian SF, Meng XM, Zhao HX, Zhang LH, Tan GB, Yan WP, Yu WQ. Effects of chemical regulation on lodging resistance of maize under high density condition[J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(13): 4449-4455 (in Chinese)
- [9] 刘东尧, 闫振华, 陈艺博, 杨琴, 贾绪存, 李鸿萍, 董朋飞, 王群. 增温对玉米茎秆生长发育、抗倒性和产量的影响[J]. 中国农业科学, 2021, 54(17): 3609-3622
Liu DY, Yan ZH, Chen YB, Yang Q, Jia XC, Li HP, Dong PF, Wang Q. Effects of elevated temperature on maize stem growth, lodging resistance characters and yield[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(17): 3609-3622 (in Chinese)
- [10] 傅晓方, 韩红江, 郝勇锋, 李维平. 玉米内生固氮菌的分离鉴定及对小麦幼苗的促生效应[J]. 西北农业学报, 2012, 21(1): 66-71
Fu XF, Han HJ, Hao YF, Li WP. Isolation and identification of endophytic diazotrophic bacteria from maize and their effect on wheat seedling growth[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2012, 21(1): 66-71 (in Chinese)
- [11] 杨华, 李江, 张维, 周正富, 燕永亮, 郭嘉, 刘相国, 郝东云, 林敏, 柯秀彬. 施氏假单胞菌在玉米根际的固氮效率和促生效果研究[J]. 中国农业科技导报, 2021, 23(4): 76-84
Yang H, Li J, Zhang W, Zhou ZF, Yan YL, Guo J, Liu XG, Hao DY, Lin M, Ke XB. Maize growth promotion and nitrogen-fixing rates by inoculation with wild-type and ammonium-excreting mutant of *Pseudomonas stutzeri*[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2021, 23(4): 76-84 (in Chinese)
- [12] Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. Trends in Plant Science, 2012, 17(8): 478-486
- [13] Pieterse CMJ, Van Der Does D, Zamioudis C, Leon-Reyes A, Van Wees SCM. Hormonal modulation of plant immunity[J]. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 2012, 28: 489-521
- [14] 辜运富, 张云飞, 张小平. 玉米苗期内生细菌的种群初探及有益内生细菌的筛选[J]. 微生物学通报, 2008, 35(7): 1028-1033
Gu YF, Zhang YF, Zhang XP. Preliminary research on the flora of endophytic bacteria and selection of useful endophytic bacteria in the seedling of maize[J]. Microbiology China, 2008, 35(7): 1028-1033 (in Chinese)
- [15] 辜运富, 张云飞, 张小平. 一株抗玉米纹枯病内生细菌的分离鉴定及其抗病促生作用[J]. 微生物学通报, 2008, 35(8): 1240-1245
Gu YF, Zhang YF, Zhang XP. Isolation and identification of one anti-rhizoctonia solani endophytic bacteria strain from corn and its antagonism and promoting research[J]. Microbiology China, 2008, 35(8): 1240-1245 (in Chinese)
- [16] 陈腊, 米国华, 李可可, 邵慧, 胡栋, 杨俊鹏, 隋新华, 陈文新. 多功能植物根际促生菌对东北黑土区玉米的促生效果[J]. 应用生态学报, 2020, 31(8): 2759-2766

- Chen L, Mi GH, Li KK, Shao H, Hu D, Yang JP, Sui XH, Chen WX. Effects of multifunctional plant rhizosphere promoting bacteria on maize growth in black soil areas in Northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(8): 2759-2766 (in Chinese)
- [17] 张雨. 生姜内生细菌分离鉴定及促生效果研究[D]. 雅安: 四川农业大学硕士学位论文, 2015
- Zhang Y. Isolation and identification of endophytic bacteria from ginger and their plant growth promotion potential[D]. Ya'an: Master's Thesis of Sichuan Agricultural University, 2015 (in Chinese)
- [18] 朱梦卓, 孙洋洋, 赵晓妍, 董芮萌, 朱淼, 汪雅楠, 王兰兰, 于翠梅, 马莲菊. 野大豆内生假单胞菌 YDX26 的鉴定及促生抗逆特性[J]. 微生物学通报, 2021, 48(11): 4100-4110
- Zhu MZ, Sun YY, Zhao XY, Dong RM, Zhu M, Wang YN, Wang LL, Yu CM, Ma LJ. Identification of endophytic *Pseudomonas* sp. YDX26 in *Glycine soja* and its growth-promoting and stress-resistant characteristics[J]. Microbiology China, 2021, 48(11): 4100-4110 (in Chinese)
- [19] 沈学善, 李金才, 屈会娟, 魏凤珍, 张一, 武文明. 砂姜黑土区小麦玉米秸秆全量还田对玉米抗倒性能的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(10): 2005-2012
- Shen XS, Li JC, Qu HJ, Wei FZ, Zhang Y, Wu WM. Effects of wheat and maize straw returned to the field on lodging resistance of maize in lime concretion black soil region[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(10): 2005-2012 (in Chinese)
- [20] 李永斌, 李云龙, 关国华, 陈三凤. 植物根际促生菌的筛选、鉴定及其对小麦的减肥增产效果[J]. 农业生物技术学报, 2020, 28(8): 1471-1476
- Li YB, Li YL, Guan GH, Chen SF. Screening, identification of plant growth promoting rhizobacteria and its effect on reducing fertilization while increasing efficiency in wheat (*Triticum aestivum*)[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2020, 28(8): 1471-1476 (in Chinese)
- [21] 夏北成. 分子生物学方法在微生物生态学中的应用[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1998, 37(2): 98-102
- Xia BC. Application of molecular methods in microbial ecology[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 1998, 37(2): 98-102 (in Chinese)
- [22] Hamzah I, Younan HQ, Al-Kazaz A, Abed ZA, Abed RT. Determining genetic distance by RAPD-PCR of maize inbred lines produced by reciprocal recurrent selection[J]. International Journal of Agricultural Technology, 2013, 9: 1799-1807
- [23] 刘彦策, 王会敏, 钱欣雨, 李慧颖, 申坤, 郝志敏, 董金皋. 玉米内生菌 L10 的分离、鉴定及拮抗活性[J]. 植物保护学报, 2021, 48(3): 630-637
- Liu YC, Wang HM, Qian XY, Li HY, Shen S, Hao ZM, Dong JG. Isolation, identification and antagonistic activity of maize endophyte L10[J]. Journal of Plant Protection, 2021, 48(3): 630-637 (in Chinese)
- [24] 宋海燕, 李丽莉, 卢增斌, 于毅, 张安盛, 庄乾营, 周仙红, 门兴元. 山东省不同地区棉花内生真菌的多样性和群落结构分析[J]. 棉花学报, 2018, 30(5): 363-374
- Song HY, Li LL, Lu ZB, Yu Y, Zhang AS, Zhuang QY, Zhou XH, Men XY. Analysis of community structure and diversity of endophytic fungi from cotton in different areas of Shandong province[J]. Cotton Science, 2018, 30(5): 363-374 (in Chinese)
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000
- Bao SD. Soil and Agricultural Chemistry Analysis[M]. 3rd ed. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000 (in Chinese)
- [26] Martin SA, Darrah LL, Hibbard BE. Divergent selection for rind penetrometer resistance and its effects on European corn borer damage and stalk traits in corn[J]. Crop Science, 2004, 44(3): 711-717
- [27] 王群瑛, 胡昌浩. 玉米茎秆抗倒特性的解剖研究[J]. 作物学报, 1991, 17(1): 70-75, 82
- Wang QY, Hu CH. Studies on the anatomical structures of the stalks of maize with different resistance to lodging[J]. Acta Agronomica Sinica, 1991, 17(1): 70-75, 82 (in Chinese)
- [28] 刘仲发. 群体光分布对玉米茎秆强度及抗倒伏能力的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2011
- Liu ZF. Effects of population light transmission on stalk strength and lodging-resistance of maize[D]. Yangling: Master's Thesis of Northwest A&F University, 2011 (in Chinese)
- [29] 李培根. 马铃薯、番茄根际促生细菌的筛选鉴定及促生效果研究[D]. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2020
- Li PG. Screening and identification of potato and tomato rhizosphere promoting bacteria and study on its promoting effect[D]. Tai'an: Master's Thesis of Shandong Agricultural University, 2020 (in Chinese)
- [30] Schwyn B, Neilands JB. Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores[J]. Analytical Biochemistry, 1987, 160(1): 47-56
- [31] Nezarat S, Gholami A. The effects of co-inoculation of *Azospirillum* and *Pseudomonas* rhizobacteria on nutrient uptake of maize (*Zea mays* L.)[J]. Būm/Shināsī-i Kishāvarzī, 2016. DOI: 10.22067/jag.v1i1.2651

- [32] Martins MR, Jantalia CP, Reis VM, Döwich I, Polidoro JC, Alves BJR, Boddey RM, Urquiaga S. Impact of plant growth-promoting bacteria on grain yield, protein content, and urea-15N recovery by maize in a Cerrado Oxisol[J]. *Plant and Soil*, 2018, 422(1/2): 239-250
- [33] 张爱民, 张双凤, 赵钢勇, 张瑞英. PGPR 芽孢杆菌 B-1 菌株的鉴定及其应用效果[J]. *河北大学学报(自然科学版)*, 2011, 31(3): 294-298
Zhang AM, Zhang SF, Zhao GY, Zhang RY. Applied effects and the identification of PGPR *Bacillus* B-1 strain[J]. *Journal of Hebei University: Natural Science Edition*, 2011, 31(3): 294-298 (in Chinese)
- [34] Lally RD, Galbally P, Moreira AS, Spink J, Ryan D, Germaine KJ, Dowling DN. Application of endophytic *Pseudomonas fluorescens* and a bacterial consortium to *Brassica napus* can increase plant height and biomass under greenhouse and field conditions[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2193
- [35] Jiménez-Gómez A, Saati-Santamaría Z, Kostovcik M, Rivas R, Velázquez E, Mateos PF, Menéndez E, García-Fraile P. Selection of the root endophyte *Pseudomonas brassicacearum* CDVBN10 as plant growth promoter for *Brassica napus* L. crops[J]. *Agronomy*, 2020, 10(11): 1788
- [36] Zarei T, Moradi A, Kazemeini SA, Farajee H, Yadavi A. Improving sweet corn (*Zea mays* L. var *saccharata*) growth and yield using *Pseudomonas fluorescens* inoculation under varied watering regimes[J]. *Agricultural Water Management*, 2019, 226: 105757
- [37] 吴娟丽, 薛林贵, 牛军波, Brown Emaneghem, 张璐, 武雯雯, 王韶梅. 两株嗜铁菌对土壤有效铁浓度及嗜铁素活性单位的影响[J]. *兰州交通大学学报*, 2020, 39(2): 125-131
Wu JL, Xue LG, Niu JB, Emaneghem B, Zhang L, Wu WW, Wang SM. Effects of two strains of siderophore-producing bacteria on the content of available iron and siderophore in soil[J]. *Journal of Lanzhou Jiaotong University*, 2020, 39(2): 125-131 (in Chinese)
- [38] 彭帅, 韩晓日, 马晓颖, 韩梅. 产葡萄糖酸荧光假单胞菌的分离鉴定及解磷作用[J]. *生物技术通报*, 2011(5): 137-141
Peng S, Han XR, Ma XY, Han M. Isolation and identification of gluconic-acid producing *Pseudomonas fluorescens* and phosphate dissolution[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2011(5): 137-141 (in Chinese)
- [39] 谷利敏, 乔江方, 张美微, 朱卫红, 黄璐, 代书桃, 董树亭, 刘京宝. 种植密度对不同耐密夏玉米品种茎秆性状与抗倒伏能力的影响[J]. *玉米科学*, 2017, 25(5): 91-97
Gu LM, Qiao JF, Zhang MW, Zhu WH, Huang L, Dai ST, Dong ST, Liu JB. Effect of planting density on stalk characteristics and lodging-resistant capacity of different density-resistant summer maize varieties[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2017, 25(5): 91-97 (in Chinese)
- [40] Xue J, Gou L, Shi ZG, Zhao YS, Zhang WF. Effect of leaf removal on photosynthetically active radiation distribution in maize canopy and stalk strength[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(1): 85-96
- [41] Sun Q, Liu XG, Yang J, Liu WW, Du QG, Wang HQ, Fu CX, Li WX. microRNA528 affects lodging resistance of maize by regulating lignin biosynthesis under nitrogen-luxury conditions[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(6): 806-814
- [42] Xue J, Zhao YS, Gou L, Shi ZG, Yao MN, Zhang WF. How high plant density of maize affects basal internode development and strength formation[J]. *Crop Science*, 2016, 56(6): 3295-3306
- [43] 王庭杰, 张亮, 韩琼, 郑凤霞, 王天琪, 冯娜娜, 王太霞. 玉米茎秆细胞壁和组织构建对抗压强度的影响[J]. *植物科学学报*, 2015, 33(1): 109-115
Wang TJ, Zhang L, Han Q, Zheng FX, Wang TQ, Feng NN, Wang TX. Effects of stalk cell wall and tissue on the compressive strength of maize[J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(1): 109-115 (in Chinese)
- [44] Kamran M, Ahmad I, Wang HQ, Wu XR, Xu J, Liu TN, Ding RX, Han QF. Mepiquat chloride application increases lodging resistance of maize by enhancing stem physical strength and lignin biosynthesis[J]. *Field Crops Research*, 2018, 224: 148-159
- [45] 刘文彬, 冯乃杰, 张盼盼, 李东, 张洪鹏, 何天明, 赵晶晶, 徐延辉, 王畅. 乙烯利和激动素对玉米茎秆抗倒伏和产量的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2017, 25(9): 1326-1334
Liu WB, Feng NJ, Zhang PP, Li D, Zhang HP, He TM, Zhao JJ, Xu YH, Wang C. Effects of ethephon and kinetin on lodging-resistance and yield of maize[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(9): 1326-1334 (in Chinese)
- [46] 边大红, 刘梦星, 牛海峰, 魏钟博, 杜雄, 崔彦宏. 施氮时期对黄淮海平原夏玉米茎秆发育及倒伏的影响[J]. *中国农业科学*, 2017, 50(12): 2294-2304
Bian DH, Liu MX, Niu HF, Wei ZB, Du X, Cui YH. Effects of nitrogen application times on stem traits and lodging of summer maize (*Zea mays* L.) in the Huang-Huai-Hai plain[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(12): 2294-2304 (in Chinese)