

# 内生真菌哈茨木霉对干旱胁迫下米槁幼苗生长和生理特性的影响

王倩<sup>1#</sup>, 陈敬忠<sup>2#</sup>, 廖小锋<sup>3\*</sup>, 谢元贵<sup>4</sup>, 张兰<sup>5</sup>, 张曼华<sup>1</sup>, 彭天慧<sup>1</sup>

1 贵州大学 林学院, 贵州 贵阳

2 贵州中医药大学 药学院, 贵州 贵阳

3 贵州省植物园, 贵州 贵阳

4 贵州省山地资源研究所, 贵州 贵阳

5 贵州省林业科学研究院, 贵州 贵阳

王倩, 陈敬忠, 廖小锋, 谢元贵, 张兰, 张曼华, 彭天慧. 内生真菌哈茨木霉对干旱胁迫下米槁幼苗生长和生理特性的影响[J]. 微生物学报, 2025, 65(12): 5540-5558.

WANG Qian, CHEN Jingzhong, LIAO Xiaofeng, XIE Yuanguai, ZHANG Lan, ZHANG Manhua, PENG Tianhui. The endophytic fungus *Trichoderma harzianum* affects the growth and physiological characteristics of *Camphora migao* seedlings under drought stress[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(12): 5540-5558.

**摘要:** 【目的】探究内生真菌哈茨木霉(*Trichoderma harzianum* Rifai)对珍稀药用植物米槁[*Camphora migao* (H. W. Li) Y. Yang, Bing Liu & Zhi Yang]幼苗抵御干旱胁迫的作用机制。【方法】对米槁幼苗进行根际注菌, 接种哈茨木霉后采用盆栽称重法模拟不同干旱胁迫进行处理, 探究植株生长及生理生化指标的响应情况。【结果】在不同干旱条件下, 与未接种菌的对照组相比, 接种哈茨木霉显著提高了米槁幼苗的生物量、株高和根系生长等各项生长指标; 显著提高了幼苗叶片抗氧化酶活性和渗透调节物质含量, 降低了叶片丙二醛含量, 提升了光合色素含量, 有效缓解了水分亏缺对幼苗生长发育的胁迫效应。【结论】哈茨木霉通过提高米槁幼苗调节渗透平衡、保持抗氧化系统稳定等应对干旱胁迫的生理能力, 进而协助米槁幼苗有效应对干旱逆境。

**关键词:** 哈茨木霉; 米槁; 干旱胁迫; 生长发育; 生理代谢

资助项目: 贵州省科技支撑计划(黔科合支撑[2023]一般049); 贵州省教育厅自然科学研究项目(青年科技人才成长项目)(黔教技[2024]121号); 贵州省基础研究计划(黔科合基础-ZK[2025]面上176); 贵州省林业局科技计划(黔林科合[2025]03号)

This work was supported by the Guizhou Provincial Science and Technology Support Program (QKHZC[2023]YB049), the Natural Science Research Project of the Education Department of Guizhou Province (Young Science and Technology Talent Development Program) (QJJ[2024]121), the General Project of Guizhou Provincial Basic Research Program (QKHJC-ZK[2025]MS176), and the Science and Technology Project of Guizhou Provincial Forestry Bureau (QLKH[2025]03).

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

\*Corresponding author. E-mail: lxfsnd@163.com

Received: 2025-06-02; Accepted: 2025-07-17; Published online: 2025-08-06

# The endophytic fungus *Trichoderma harzianum* affects the growth and physiological characteristics of *Camphora migao* seedlings under drought stress

WANG Qian<sup>1#</sup>, CHEN Jingzhong<sup>2#</sup>, LIAO Xiaofeng<sup>3\*</sup>, XIE Yuangui<sup>4</sup>, ZHANG Lan<sup>5</sup>, ZHANG Manhua<sup>1</sup>, PENG Tianhui<sup>1</sup>

1 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang, Guizhou, China

2 College of Pharmacy, Guizhou University of Traditional Chinese Medicine, Guiyang, Guizhou, China

3 Guizhou Botanical Garden, Guiyang, Guizhou, China

4 Guizhou Institute of Mountain Resources, Guiyang, Guizhou, China

5 Guizhou Academy of Forestry, Guiyang, Guizhou, China

**Abstract: [Objective]** To investigate the mechanism by which the endophytic fungus *Trichoderma harzianum* Rifai help the seedlings of the rare medicinal plant *Camphora migao* (H. W. Li) Y. Yang, Bing Liu & Zhi Yang to defend against drought stress. **[Methods]** We simulated different drought stress gradients using the potted weighing method after inoculation of *C. migao* seedlings with *T. harzianum* via rhizosphere injection and investigated the plant growth, physiological, and biochemical indexes. **[Results]** Under different drought conditions, inoculation with *T. harzianum* significantly increased the growth indexes such as biomass, plant height, and root growth of *C. migao* seedlings, compared with the uninoculated control group. Furthermore, *T. harzianum* significantly increased the activities of antioxidant enzymes and the content of osmotically regulation substances, reduced the malondialdehyde content, and elevated the content of photosynthetic pigments in the seedling leaves, which effectively mitigated the drought stress effects on the growth and development of *C. migao* seedlings. **[Conclusion]** *T. harzianum* improved the physiological responses of *C. migao* seedlings to drought stress by regulating osmotic balance and maintaining the stability of antioxidant system.

**Keywords:** *Trichoderma harzianum*; *Camphora migao*; drought stress; growth and development; physiological metabolism

全球气候变化所带来的影响是不可忽视的, 联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)指出, 目前全球升温比工业化前水平高出约 1 °C, 面对全球升温 1.5 °C 的可能, 该委员会提出了加强和实施全球响应的具体措施<sup>[1]</sup>。在全球气候变化背景下, 我国各地干旱呈增加趋势, 南方地区尤为明显, 且西北和西南流域的干旱持续时间最长<sup>[2]</sup>。到 20 世纪末, 温室气体浓度上升将导致亚热带地

区普遍干燥, 这将增加森林生态系统的干旱压力, 加剧全球水资源短缺, 威胁可持续森林的自然再生<sup>[3-4]</sup>。如何寻找有效方式帮助植物提高抗旱能力、度过干旱环境, 提升植物利用有限水分的能力, 是当前和未来时期的一个重要命题<sup>[5-6]</sup>。

植物与部分真菌之间的共生关系可增强植物的抗旱能力。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizae fungi, AMF)能与植物根系形成稳定

的共生关系,其延伸的菌丝可提高植物的水分利用效率。同时,这种关系可调节植物代谢(如抗氧化酶和过氧化物相关代谢),减轻干旱对植物的损害,从而提高植物对干旱胁迫的耐受性。研究表明木霉属(*Trichoderma*)真菌能够与植物形成良好、稳定的机会型无毒共生体,促进植物根系生长发育、吸收养分,并提高植物对非生物胁迫的抗性等<sup>[7]</sup>。此外,木霉属在生物防治方面也发挥着重要作用<sup>[8-9]</sup>。

米槁 [*Camphora migao* (H. W. Li) Y. Yang, Bing Liu & Zhi Yang] 是樟科 (Lauraceae) 樟属 (*Camphora* Fabr.) 常绿乔木,其果实挥发油含有多种活性成分<sup>[10-11]</sup>,在治疗胃肠道疾病和心脑血管疾病方面疗效确切<sup>[12-13]</sup>。米槁仅分布于我国西南三省交界的干热河谷区域,初春 3-4 月常经历较长时间的干旱。然而 3-4 月正是育苗的关键时期,且西南地区该时期处于中度干旱状态,根据预测未来该地区的干旱情况还将持续加剧<sup>[14]</sup>。米槁作为木本植物,受本身生境影响自然条件下发芽率极低,野生种群更新状况极为不良<sup>[15]</sup>。课题组前期已从米槁根内分离得到 10 余种木霉真菌,将其中哈茨木霉 (*Trichoderma harzianum* Rifai) 回接至米槁幼苗后发现其在促进米槁生长发育方面表现突出。哈茨木霉是肉座菌科 (*Hypocreaceae*) 木霉属 (*Trichoderma*) 真菌,研究表明接种哈茨木霉对促进植物逆境生存适应效果显著,可促进植物的生长和生理响应,但目前对于哈茨木霉在抵御干旱逆境中能否通过协同调控生长与生理指标以提升植株抗旱性尚不清楚<sup>[16-17]</sup>。在干旱胁迫下,米槁幼苗早期生存会受到严重威胁,而接种哈茨木霉是否能够调节幼苗生长和生理特性,提高其抗旱能力,进而提升米槁幼苗在不同程度干旱胁迫下的适应性,是一个值得探讨的问题。

本研究对米槁幼苗回接哈茨木霉后,验证其在干旱胁迫下的生长及生理响应过程,探究干旱胁迫下接种哈茨木霉后米槁幼苗的应对机

制,以期为培育抗旱性米槁幼苗提供理论基础与技术支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

选择粒径大小一致的米槁种子,使用 0.2% 高锰酸钾 ( $\text{KMnO}_4$ ) 浸泡消毒 30 min,随后用蒸馏水冲洗。将米槁种子置于混合了河沙和木屑(经 105 °C 灭菌 2 h) 的育苗盘中,再把育苗盘放入 25 °C 的恒温箱进行萌发培育,静待米槁种子发芽。种子发芽 20 d 后将其移出恒温箱进行种植。哈茨木霉菌分离自米槁根际与根内。试验的栽培基质为森林土,经晒干处理后过 10 目筛,再将森林土和有机质按照 4:1 的比例混合均匀,最后在 265-266 nm 波长处进行辐射灭菌。栽培容器选用上盆口外径 20.5 cm、底部外径 14.5 cm、高 17 cm 的塑料花盆,用 0.1% 高锰酸钾 ( $\text{KMnO}_4$ ) 浸泡消毒 30 min,再用蒸馏水冲洗干净后晾干。

### 1.2 米槁幼苗干旱胁迫与哈茨木霉接种的双因素试验设计

在米槁幼苗接种哈茨木霉并稳定生长 90 d 后进行干旱胁迫处理。该试验为双因素试验(接种状态×干旱胁迫程度),共设置 8 个处理(2×4)。接种方式采用根际注菌,用 10 mL 移液枪吸取哈茨木霉菌液进行接种处理,每周接种 1 次,每次 15 mL,共接种 3 次,累计接种量 45 mL。通过染色镜检法观察菌株的侵染情况,在 10×10 倍显微镜下观察发现,此时哈茨木霉的侵染率达到 74.6% (图 1)。对未接种哈茨木霉 (no microorganisms, NM) 和接种哈茨木霉的米槁幼苗采用人工控水模拟干旱胁迫,分别设置土壤含水量为轻度干旱胁迫 (light drought stress, LD)、中度干旱胁迫 (moderate drought stress, MD)、重度干旱胁迫 (severe drought stress, SD)。以无干旱胁迫的土壤含水量作为对照组 (CK)。干旱胁迫试验前采用环刀法测定土壤最大田间

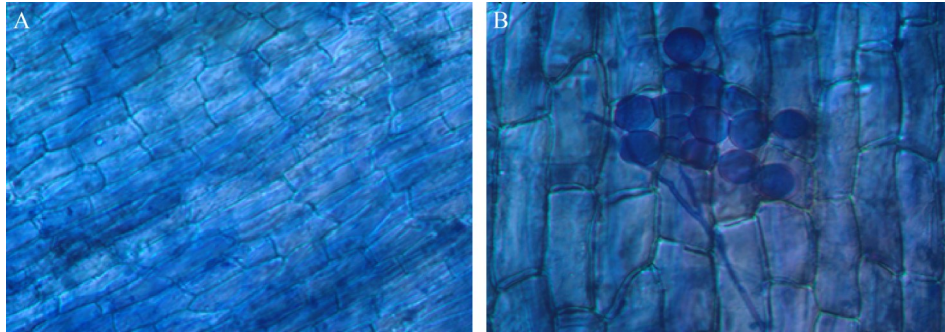


图1 哈茨木霉在米槁幼苗根部的定殖情况。A: 未接种哈茨木霉; B: 接种哈茨木霉。

Figure 1 Colonization of *Trichoderma harzianum* on the roots of *Camphora migao* seedlings. A: Not inoculated with *T. harzianum*; B: Inoculated with *T. harzianum*.

持水量, 结果为 21.7%。干旱胁迫处理期间每天 18:00 通过盆栽称重法控制土壤含水量。基于田间持水量(21.7%)设置各处理土壤含水量百分比, 对照组(CK)土壤含水量保持在最大田间持水量的(80±5)%, 轻度干旱胁迫(LD)为(60±5)%, 中度干旱胁迫(MD)为(45±5)%, 重度干旱胁迫(SD)为(25±5)%。每个处理选取 5 株幼苗, 并设置 3 个重复, 干旱胁迫处理时间持续约 30 d。

### 1.3 指标测定方法

#### 1.3.1 米槁幼苗生长指标测定

干旱胁迫处理约 30 d 后, 从每个处理中随机选取 5 株幼苗, 记录枝数、叶片数, 用卷尺(精度 0.01 cm)测量米槁幼苗的株高、冠幅和枝长, 用游标卡尺(精度 0.02 mm)测量地径。将米槁幼苗从盆中取出, 测量主根长, 用根系扫描仪测得根平均直径。此外, 将米槁幼苗完整地分离为根、茎和叶, 然后在 60 °C 下烘干至恒重, 分别测量得到根、茎和叶的生物量。光合色素含量测定时, 使用 80% 丙酮和无水乙醇按 1:1.5 的比例混合溶液提取色素, 通过分光光度计测量吸光度, 并分别计算得到叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素的含量。

#### 1.3.2 米槁幼苗生理指标测定

脯氨酸(proline, Pro)、过氧化氢酶(catalase, CAT)与过氧化物酶(peroxidase, POD)活性均使用可见分光光度法测定。超氧化物歧化酶

(superoxide dismutase, SOD) 活性和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量分别使用黄嘌呤氧化酶法、硫代巴比妥酸法(thiobarbital acid, TVA)测定。此外, 可溶性糖(soluble sugar, SS)和可溶性蛋白质(soluble protein, SP)含量的测定使用蒽酮比色法和考马斯亮蓝 G-250 染色法<sup>[18-19]</sup>。

叶片相对含水量(relative water content, RWC)的计算如公式(1)所示。

$$RWC = (FW - DW) / (SFW - DW) \times 100\% \quad (1)$$

式中: FW 为鲜重, DW 为干重, SFW 为叶片饱和鲜重。

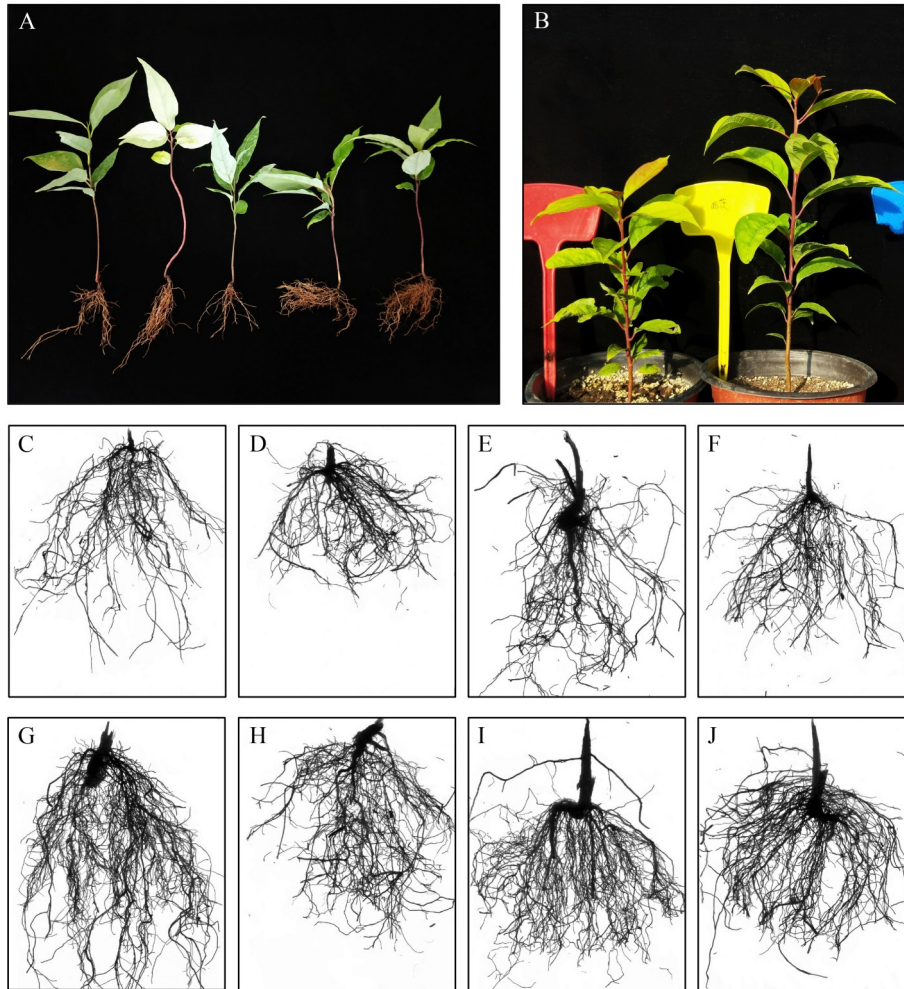
### 1.4 数据分析

使用 SPSS (v.27.0)对不同指标进行组间差异检验、Z-score 标准化和 Spearman 相关性分析<sup>[20]</sup>。所有数据可视化均使用 Origin 软件。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫下米槁幼苗的生长特征

未接种菌的米槁幼苗生长状况一致, 接种哈茨木霉的米槁幼苗相较于未接种菌的生长状况更为良好, 其叶片数目增多、叶面积增大, 根的直径增粗、根系更发达(图 2)。此外, 接种哈茨木霉的米槁幼苗株高、地径和冠幅分别显著提高了 46.6%、9.4% 和 17.3% ( $P < 0.05$ ), 根、茎和叶的生物量分别显著提高了 70.6%、41.3% 和 17.9% ( $P < 0.05$ )。对米槁幼苗进行处理后发



**图2** 接种哈茨木霉后米槁幼苗生长和根系的变化。A: 未接种哈茨木霉的米槁幼苗整体; B: 左边为未接种哈茨木霉的米槁幼苗, 右边为接种了哈茨木霉的米槁幼苗; C-F: 依次为CK、LD、MD以及SD条件下未接种菌的米槁幼苗根系扫描图; G-J: 依次为CK、LD、MD以及SD条件下接种哈茨木霉的米槁幼苗根系扫描图。CK: 无干旱胁迫(对照组); LD: 轻度干旱胁迫; MD: 中度干旱胁迫; SD: 重度干旱胁迫。

Figure 2 Changes in growth and root system of *Camphora migao* seedlings inoculated with *Trichoderma harzianum*. A: *C. migao* seedlings not inoculated with *T. harzianum*; B: *C. migao* seedling not inoculated with *T. harzianum* on the left, *C. migao* seedling inoculated with *T. harzianum* on the right; C-F: Scans of the root systems of *C. migao* seedlings not inoculated with fungi under CK, LD, MD, and SD conditions, respectively; G-J: Scans of the root systems of *C. migao* seedlings inoculated with *T. harzianum* under CK, LD, MD, and SD conditions, respectively. CK: No drought stress (control group); LD: Light drought stress; MD: Moderate drought stress; SD: Severe drought stress.

现, 随着干旱胁迫程度的增强未接种和接种哈茨木霉的米槁幼苗株高、地径和冠幅均呈现先升高后降低的趋势, 不同处理之间指标差异显著( $P < 0.05$ )。除中度干旱胁迫条件下的冠幅外,

接种哈茨木霉的米槁幼苗株高和地径都显著高于未接种组( $P < 0.05$ )。轻度干旱胁迫条件下接种哈茨木霉的米槁幼苗株高、地径和冠幅生长最佳; 值得注意的是, 未接种菌的米槁幼苗在轻

度干旱条件下生长也得到促进; 在重度干旱胁迫条件下无论接种或未接种菌的米槁幼苗这 3 项指标相较于对照组均受到显著抑制( $P<0.05$ ), 但接种哈茨木霉使重度干旱胁迫下的米槁幼苗株高显著高于未接种菌的对照组( $P<0.05$ ) (图 3)。

## 2.2 干旱胁迫下对米槁幼苗构件的影响

不同干旱胁迫程度下接种哈茨木霉对米槁幼苗的枝、叶和根特征产生了影响。米槁幼苗的枝数在接种哈茨木霉后显著增多( $P<0.05$ ), 不同干旱胁迫条件下对米槁幼苗枝数的影响不显著, 而在重度干旱胁迫时米槁幼苗的枝数受到显著抑制( $P<0.05$ )。米槁幼苗的枝长、叶片数和叶面积随着干旱胁迫程度的增加先升高后降低, 在轻度干旱胁迫时达到最大值。接种哈茨木霉的米槁幼苗枝长和叶片数分别显著提高了 12.2% 和 25.0% ( $P<0.05$ ), 叶面积变化不显著。除中度干旱胁迫外, 接种哈茨木霉对米槁幼苗根平均直径的生长具有显著的促进作用( $P<0.05$ )。干旱胁迫

程度不同, 米槁幼苗的主根长先升高后降低, 在中度和重度干旱胁迫时接种哈茨木霉的米槁幼苗主根长显著高于未接种菌的米槁幼苗( $P<0.05$ ) (表 1)。

## 2.3 干旱胁迫下米槁幼苗的生物量及其分配

不同环境条件会影响米槁幼苗的生物量及生物量的分配情况。在不同干旱胁迫条件下米槁幼苗的生物量先升高后降低。在轻度干旱胁迫时米槁幼苗生物量均达到最大值, 且接种哈茨木霉的米槁幼苗生物量均显著高于未接种菌的米槁幼苗( $P<0.05$ )。在重度干旱胁迫时, 米槁幼苗生物量相较于对照组受到显著抑制( $P<0.05$ ) (图 4)。叶生物量比先升高后降低, 在中度干旱胁迫时占比最大, 在重度干旱胁迫时受抑制最显著( $P<0.05$ )。未接种菌的米槁幼苗茎生物量比总体差异不显著; 接种哈茨木霉的米槁幼苗除重度干旱胁迫时外, 其茎生物量比均显著大于

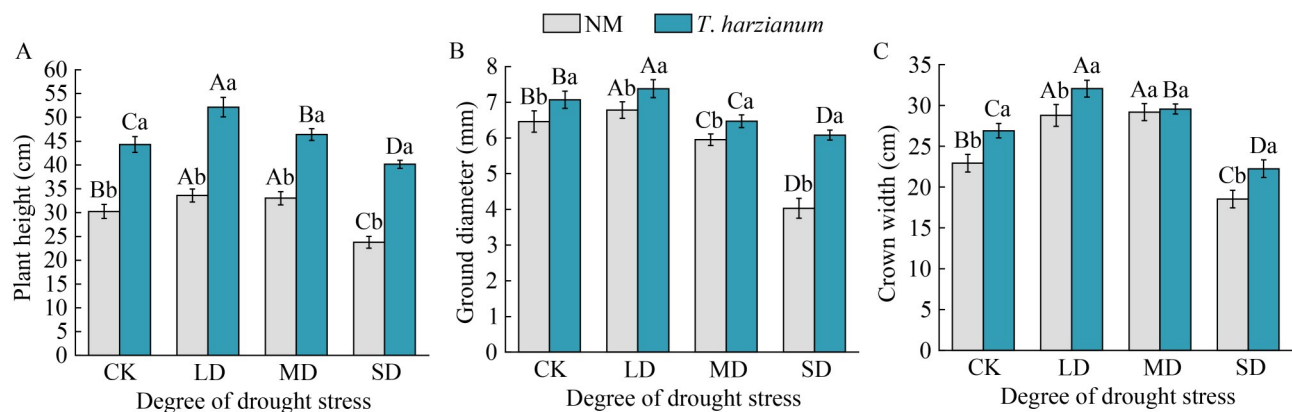


图3 干旱胁迫下接种哈茨木霉后米槁幼苗的生长特征。A: 株高; B: 地径; C: 冠幅。CK: 无干旱胁迫(对照组); LD: 轻度干旱胁迫; MD: 中度干旱胁迫; SD: 重度干旱胁迫。不同小写字母表示同一干旱胁迫条件下不同接菌状态之间差异显著( $P<0.05$ ), 不同大写字母表示同一接菌状态下不同干旱胁迫条件之间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

Figure 3 Growth characteristics of *Camphora migao* seedlings after inoculation with *Trichoderma harzianum* under drought stress. A: Plant height; B: Ground diameter; C: Crown width. CK: No drought stress (control group); LD: Light drought stress; MD: Moderate drought stress; SD: Severe drought stress. Different lowercase letters indicate significant differences between different inoculation conditions under the same drought stress condition ( $P<0.05$ ), while different uppercase letters indicate significant differences between different drought stress conditions under the same inoculation condition ( $P<0.05$ ). The same below.

表1 干旱胁迫下接种哈茨木霉对米槁幼苗枝、叶和根特征的影响

Table 1 Effect of inoculation with *Trichoderma harzianum* on branch, leaf, and root characteristics of *Camphora migao* seedlings under drought stress

Treatment	Degree of drought stress	Branch		Leaf		Root	
		Branch number	Branch length (cm)	Leaf number	Leaf area (cm <sup>2</sup> )	Average root diameter (mm)	Main root length (cm)
NM	CK	3.60±1.14Ab	9.92±2.36Bb	23.60±1.14Cb	33.87±1.68Bb	1.60±0.05Bb	38.62±1.31Ba
	LD	5.00±1.00Aa	14.72±1.41Ab	30.40±1.14Ab	39.65±1.52Aa	1.83±0.07Ab	45.14±1.64Aa
	MD	4.00±1.00Aa	10.92±1.20Bb	27.20±0.84Bb	32.92±1.29Bb	1.87±0.09Aa	39.40±2.72Bb
	SD	2.20±0.84Bb	8.62±1.58Bb	21.00±1.00Db	17.60±1.86Cb	1.63±0.06Bb	32.88±1.94Cb
<i>T. harzianum</i>	CK	5.60±1.14ABa	13.72±0.55Ca	33.20±1.30Da	38.36±1.60Ba	1.96±0.12Aa	33.26±1.31Cb
	LD	6.40±1.82Aa	16.52±0.76Aa	38.00±1.58Aa	40.75±2.08Aa	1.97±0.10Aa	39.64±2.19Bb
	MD	5.00±1.00ABa	14.74±0.67Ba	35.40±1.14Ba	38.92±1.09ABa	1.67±0.07Bb	42.92±1.19Aa
	SD	4.20±0.84Ba	11.16±0.72Da	31.20±1.48Ca	23.85±1.58Ca	1.99±0.14Aa	38.30±1.45Ba

CK: 无干旱胁迫(对照组); LD: 轻度干旱胁迫; MD: 中度干旱胁迫; SD: 重度干旱胁迫。不同小写字母表示同一干旱胁迫条件下不同接种状态之间差异显著( $P<0.05$ ), 不同大写字母表示同一接种状态下不同干旱胁迫条件之间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

CK: No drought stress (control group); LD: Light drought stress; MD: Moderate drought stress; SD: Severe drought stress. Different lowercase letters indicate significant differences between different inoculation conditions under the same drought stress condition ( $P<0.05$ ), while different uppercase letters indicate significant differences between different drought stress conditions under the same inoculation condition ( $P<0.05$ ). The same below.

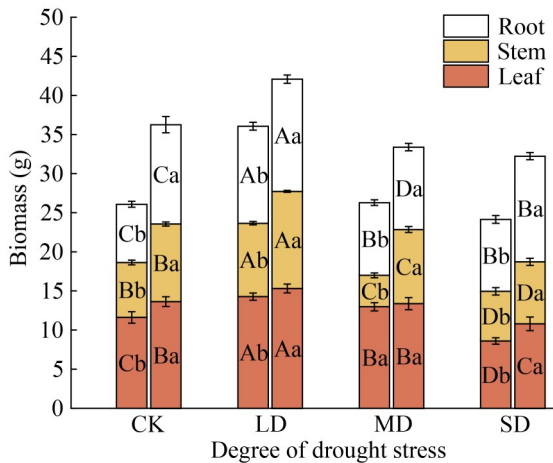


图4 干旱胁迫下接种哈茨木霉对米槁幼苗生物量的影响。同一干旱处理下, 左边为未接种哈茨木霉, 右边为接种哈茨木霉。

Figure 4 Effect of inoculation with *Trichoderma harzianum* on the biomass of *Camphora migao* seedlings under drought stress. Same drought treatment, left side not inoculated with *T. harzianum*; right side inoculated with *T. harzianum*.

未接种菌的( $P<0.05$ )。随着干旱胁迫程度的变化, 根生物量比、茎叶比和根冠比总体均呈现上升趋势。除接种哈茨木霉的米槁幼苗的茎叶比外, 其余指标均在重度干旱胁迫时达到最大值, 且接种哈茨木霉时这3项指标显著大于未接种菌的幼苗( $P<0.05$ ) (表2)。

## 2.4 干旱胁迫下米槁幼苗的光合色素含量变化

随着干旱胁迫程度的增强, 未接种菌的米槁幼苗的叶绿素 a 和叶绿素 b 含量均呈现显著下降趋势( $P<0.05$ )。此外, 虽然接种哈茨木霉的米槁幼苗叶绿素含量总体呈降低趋势, 但接种哈茨木霉的米槁幼苗叶绿素含量显著高于未接种菌的米槁幼苗( $P<0.05$ ), 且在不同干旱胁迫处理下分别提升 34.1%、79.8%、106.2%、139.2%。米槁幼苗的类胡萝卜素含量先升高后降低, 在中度干旱胁迫时未接种和接种哈茨木霉的米槁幼苗的类胡萝卜素含量均达到最大值, 此时未

表2 干旱胁迫下接种哈茨木霉对米槁幼苗生物量分配的影响

Table 2 Effect of inoculation with *Trichoderma harzianum* on biomass allocation of *Camphora migao* seedlings under drought stress

Treatment	Degree of drought stress	Whole plant (g)	Leaf biomass proportion (%)	Stem biomass proportion (%)	Root biomass proportion (%)	Stem/leaf ratio (%)	Root/shoot ratio (%)
NM	CK	26.07±0.99Bb	44.47±1.48Ba	26.98±1.66Aa	28.54±0.43Cb	60.82±5.58Bb	39.95±0.84Cb
	LD	36.05±0.96Ab	39.60±0.81Ca	26.02±0.58Ab	34.38±0.54Ba	65.76±2.60Bb	52.40±1.26Ba
	MD	26.29±0.84Bb	49.36±1.25Aa	15.25±0.72Bb	35.39±1.43Ba	30.92±1.67Cb	54.84±3.45Ba
	SD	24.14±1.16Cb	35.64±0.65Da	26.25±1.29Aa	38.11±1.19Ab	73.69±4.33Aa	61.63±3.09Ab
<i>T. harzianum</i>	CK	36.30±1.18Ba	37.69±1.67Bb	27.37±1.06Ba	34.94±2.00Ba	72.73±4.22Ba	53.82±4.65Ba
	LD	42.12±0.50Aa	36.45±1.10Bb	29.47±0.46Aa	34.08±1.23Ba	80.90±2.61Aa	51.75±2.84Ba
	MD	33.43±1.38Ca	40.11±0.85Ab	28.35±0.80Aa	31.54±1.07Cb	70.70±2.63Ba	46.10±2.30Cb
	SD	32.27±0.70Ca	33.54±2.28Cb	24.60±1.34Cb	41.86±1.67Aa	73.77±8.68Ba	72.11±4.85Aa

接种菌的米槁幼苗类胡萝卜素含量显著大于接种哈茨木霉的米槁幼苗( $P<0.05$ )。米槁幼苗的叶绿素 a/b 受干旱胁迫影响总体差异性不大,但接种哈茨木霉会使对照组以及中度干旱胁迫条件下的叶绿素 a/b 值变大(图 5)。

## 2.5 干旱胁迫下米槁幼苗的渗透调节物质含量变化

干旱胁迫条件下接种哈茨木霉会对米槁幼苗中可溶性糖(soluble sugar, SS)、可溶性蛋白质(soluble protein, SP)、脯氨酸(proline, Pro)和相对含水量(relative water content, RWC)产生影响。随着干旱胁迫程度的加剧,米槁幼苗中各项指标的含量先上升后降低。其中,SS、SP 和 Pro 含量均在中度干旱胁迫时达到最大值,而幼苗中的 RWC 在轻度干旱胁迫时最高。接种哈茨木霉的米槁幼苗在轻度和中度胁迫时 3 种渗透调节物质的含量均显著高于未接种菌的米槁幼苗( $P<0.05$ ),且在中度干旱胁迫时接种哈茨木霉使 SS、SP 和 Pro 含量分别提高了 49.3%、132.5% 和 80.7% (图 6)。米槁幼苗在面对干旱胁迫时渗透调节物质的变化也是其生理应对环境改变、提高对干旱胁迫环境适应能力的重要反应指标。

## 2.6 干旱胁迫下米槁幼苗的抗氧化酶系统特征和 MDA 含量变化

无论接种或未接种哈茨木霉,米槁幼苗中各种抗氧化酶的活性总体呈现先升高后降低的趋势,且在中度干旱胁迫时达到最大值。相较于未接种菌的米槁幼苗,接种哈茨木霉使幼苗的过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)的活性分别提高了 91.5%、94.9% 和 21.6% ( $P<0.05$ )。米槁幼苗中的丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量会随着干旱胁迫程度的加剧而上升,接种哈茨木霉会使米槁幼苗中的 MDA 含量显著降低( $P<0.05$ ),不同干旱胁迫条件下分别降低 30.8%、44.9%、27.7% 和 20.4% (图 7)。接种哈茨木霉后米槁幼苗中抗氧化酶活性在不同干旱胁迫条件下均得到提升,缓解了活性氧引发的膜脂过氧化,从而降低了 MDA 的含量。

## 2.7 米槁幼苗生长、生理指标与环境变量的冗余分析

对米槁幼苗的生长、生理指标进行 Z-score 标准化预处理,然后加入环境变量(即接种状态和干旱胁迫程度)后进行冗余分析(redundancy

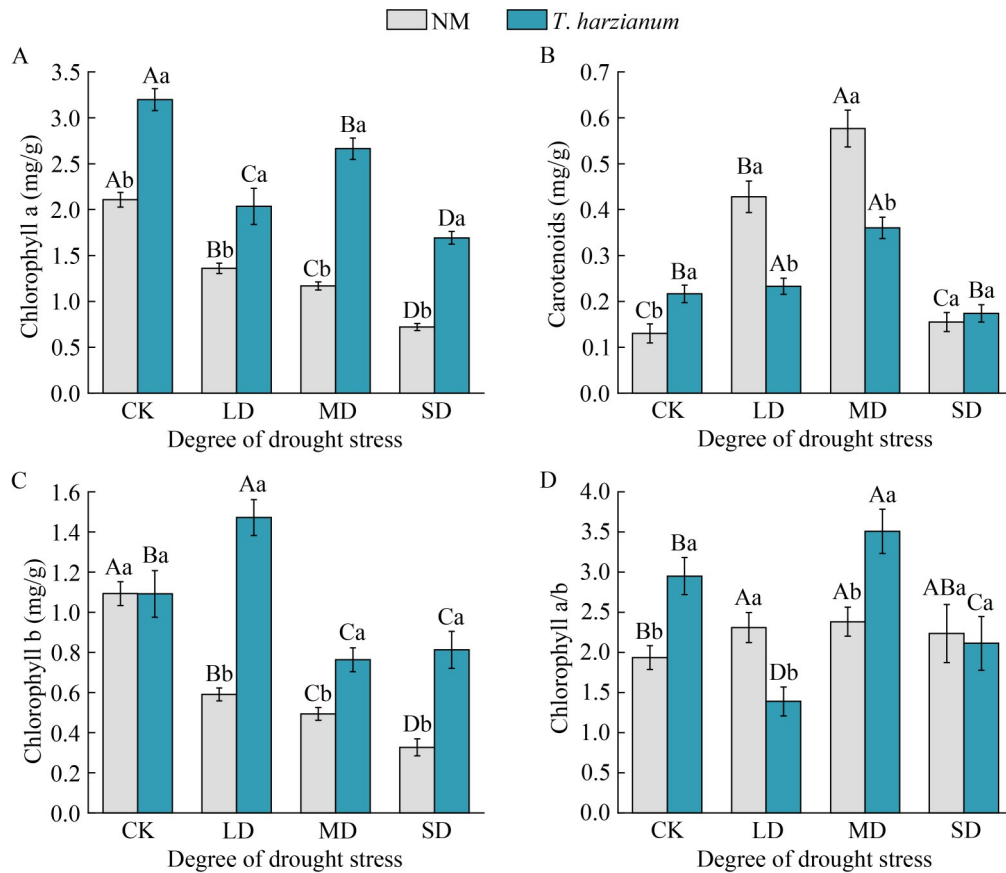


图5 干旱胁迫下接种哈茨木霉对米槁幼苗光合色素含量的影响。A: 叶绿素a; B: 类胡萝卜素; C: 叶绿素b; D: 叶绿素a/b。

Figure 5 Effect of inoculation with *Trichoderma harzianum* on photosynthetic pigment content of *Camphora migao* seedlings under drought stress. A: Chlorophyll a; B: Carotenoids; C: Chlorophyll b; D: Chlorophyll a/b.

analysis, RDA)处理以探究生长、生理指标分别与这2个环境变量的相互关系。通过RDA分析米槁幼苗7项生长指标与干旱胁迫程度、接种状态的关系显示,横轴为第1序轴(贡献率92.14%),纵轴为第2序轴(贡献率7.86%)。其中,米槁幼苗的RWC、地径、叶绿素、冠幅、生物量、株高均与干旱胁迫程度、接种状态呈不同程度的正相关,且RWC与干旱胁迫程度、株高与接种状态的正相关性较强( $P < 0.05$ );仅类胡萝卜素与两者呈负相关( $P < 0.05$ ) (图8A)。对7项生理指标的RDA分析显示,横轴为第1序轴(贡献率77.98%),纵轴为第2序轴(贡献率22.02%)。MDA、Pro、SS、SOD、CAT、SP、

POD与干旱胁迫程度呈负相关,其中MDA的负相关性较强( $P < 0.05$ )。Pro、SS、SOD、CAT、SP、POD与接种状态呈正相关,以POD的正相关性最强;MDA与接种状态则呈较弱负相关( $P < 0.05$ ) (图8B)。总的来说,干旱胁迫程度和接种状态对米槁幼苗的生长和生理特性的影响强度相近。

## 2.8 干旱胁迫下米槁幼苗各项指标的相关关系

使用Spearman相关分析来分析米槁幼苗各项生长、生理指标之间的相关关系。米槁幼苗的生长指标,如株高、地径、冠幅、生物量和RWC指标之间显著正相关( $P < 0.05$ )。株高、冠

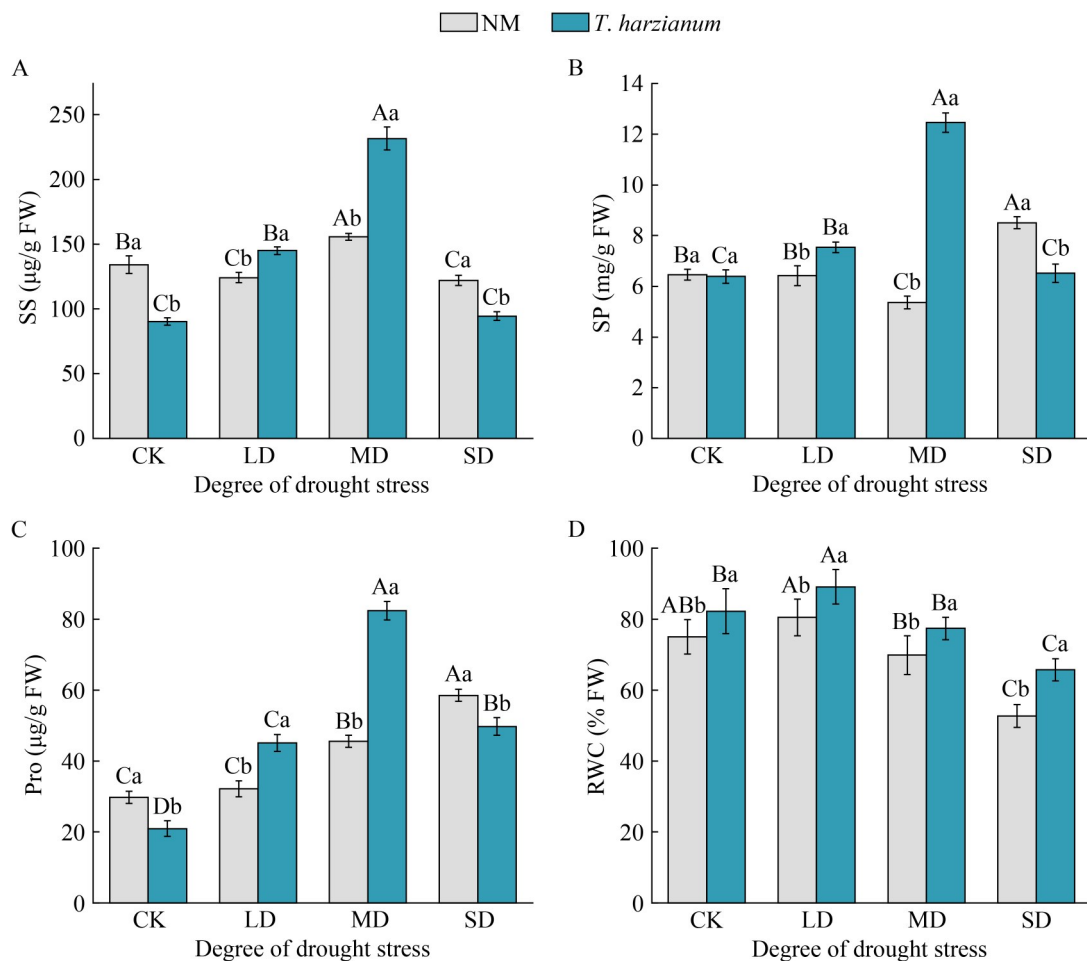


图6 干旱胁迫下接种哈茨木霉后米槁幼苗渗透调节物质含量变化。A: 可溶性糖; B: 可溶性蛋白质; C: 脯氨酸; D: 相对含水量。

Figure 6 Changes in osmoregulatory substance content of *Camphora migao* seedlings after inoculation with *Trichoderma harzianum* under drought stress. A: Soluble sugars (SS); B: Soluble proteins (SP); C: Proline (Pro); D: Relative water content (RWC).

幅、生物量与 SP 显著负相关( $P < 0.05$ ), 并且生物量还与 MDA、Pro 显著负相关( $P < 0.05$ ), 但是株高、冠幅与类胡萝卜素、CAT 显著正相关( $P < 0.05$ )。米槁幼苗生理相关的指标, 如 MDA、POD、SOD 和 Pro 指标之间显著正相关( $P < 0.05$ ), MDA、POD、Pro 与 RWC 显著负相关( $P < 0.05$ )。此外, 其他生理指标之间的相关关系为: CAT 与 SOD 显著正相关( $P < 0.05$ ), CAT、SS 与 SP 显著负相关( $P < 0.05$ ) (图 9A)。米槁幼苗接种哈茨木霉对各项指标间的相关关系产生了一定影

响, 此时地径与 SS、SP 显著正相关( $P < 0.05$ ), 而与 CAT 的关系则从正相关转为显著负相关( $P < 0.05$ )。冠幅与 SP 的相关关系由显著负相关转变为显著正相关( $P < 0.05$ )。生物量与 MDA、CAT、POD、SOD、Pro 均呈负相关( $P < 0.05$ ), 而它与 SS 的负相关性减弱。此外, 类胡萝卜素与 SS、SP 呈显著正相关( $P < 0.05$ ), MDA 与 CAT 之间的正相关性增强, 而 CAT、POD、SOD、SS、SP 和 Pro 指标之间显著正相关( $P < 0.05$ ) (图 9B)。

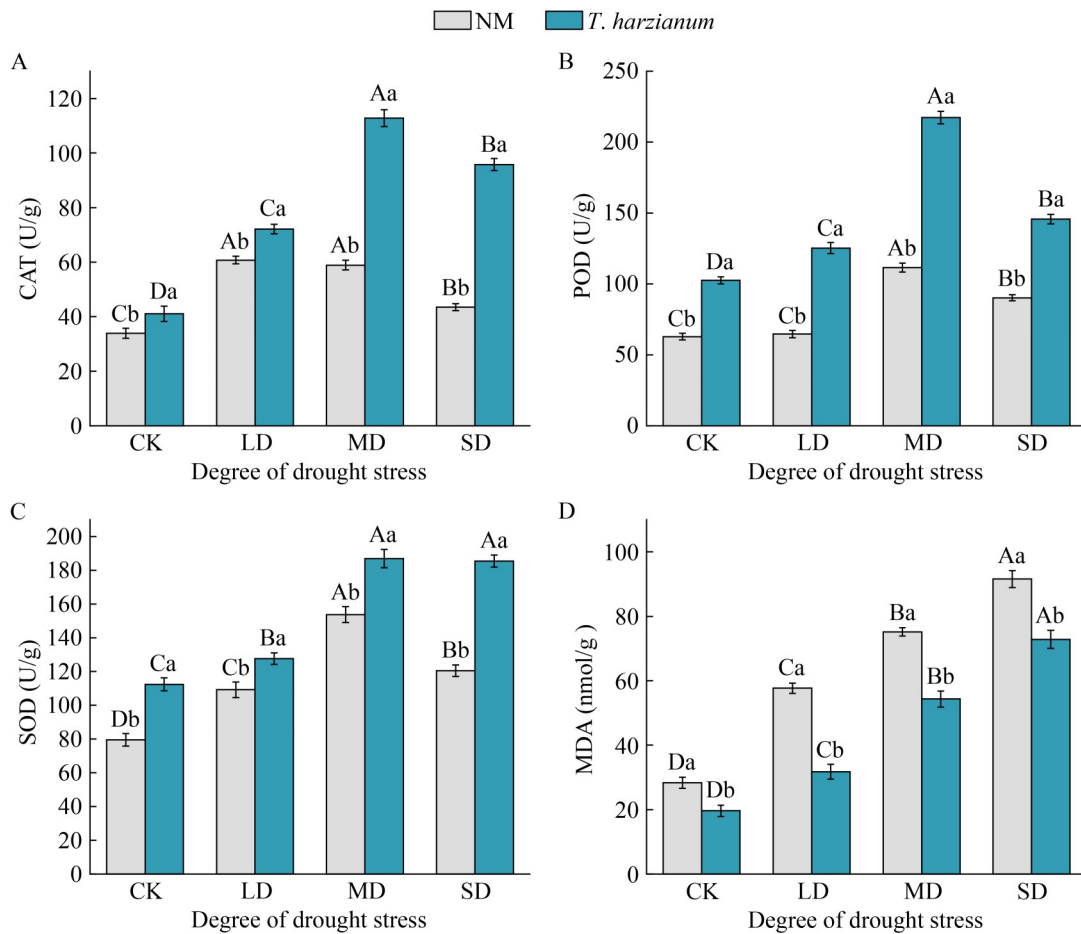


图7 干旱胁迫下接种哈茨木霉后米槁幼苗抗氧化酶系统特征和MDA含量变化。A: 过氧化氢酶; B: 过氧化物酶; C: 超氧化物歧化酶; D: 丙二醛。

Figure 7 Characterization of antioxidant enzyme systems and changes in MDA content in *Camphora migao* seedlings after inoculation with *Trichoderma harzianum* under drought stress. A: Catalase (CAT); B: Peroxidase (POD); C: Superoxide dismutase (SOD); D: Malondialdehyde (MDA).

### 3 讨论

#### 3.1 米槁幼苗对干旱胁迫的生长适应

哈茨木霉能够促进植物生长, 尤其是通过根-内生真菌联合作用刺激植物产生生理响应, 提高植物的抗旱性<sup>[21]</sup>。当植物遭受轻度或中度干旱胁迫时通常会启动干旱回避机制(drought avoidance, DA)调节形态结构, 如促进根系发育或调整生长速率, 从而提高水分吸收利用效率, 维持植物体内的水分平衡<sup>[22-23]</sup>。本研究结果显示, 接种哈茨木霉对米槁幼苗在不同干旱胁迫

下的生长特征具有积极影响, 可显著促进幼苗的株高、冠幅、地径以及各构件(根、茎、叶)的生长, 增强其对环境的适应能力。接种哈茨木霉使米槁幼苗的根系伸长、枝条分蘖能力增强, 类似现象在辣椒中也有报道<sup>[24]</sup>。此外, 接种哈茨木霉可使辣椒和水培生菜的叶片数增多, 根、茎、叶的干物质积累量相较于未接种的显著升高<sup>[24-25]</sup>。干旱胁迫会导致植物体内干物质在根、茎中的分布比例增加以维持根系和茎的功能稳定性, 适应缺水环境<sup>[26]</sup>。接种哈茨木霉使米槁幼苗将更多的干物质从叶片分配至茎和根。也

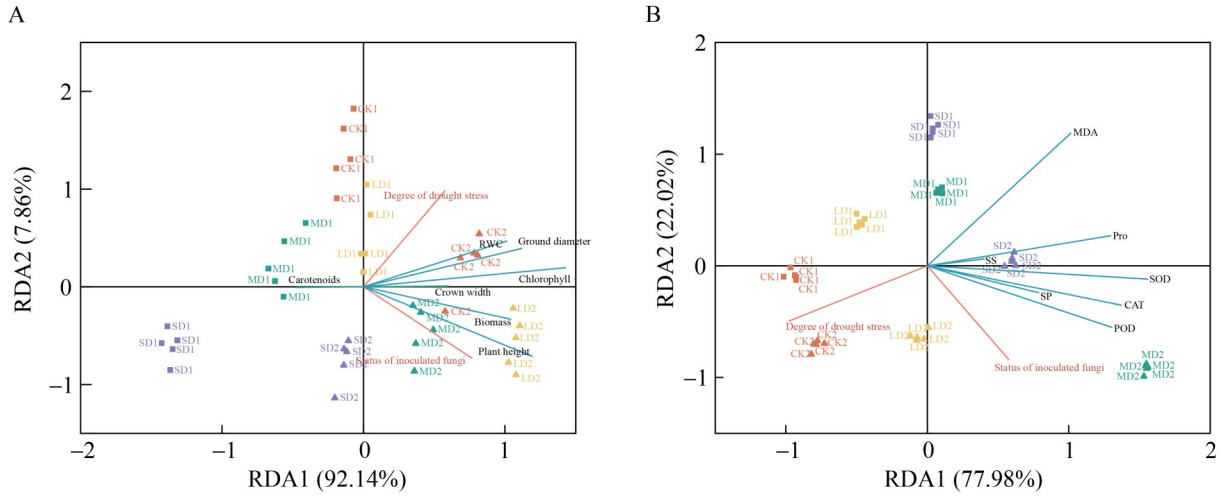


图8 环境变量和米槁幼苗生长、生理特性关系的冗余分析。A: 生长指标; B: 生理指标。

Figure 8 RDA analysis of the relationship between environmental variables and growth and physiological characteristics of *Camphora migao* seedlings. A: Growth indicators; B: Physiological indicators. Redundancy analysis (RDA) is a method that combines multiple regression analysis with principal components analysis (PCA). It reveals the mutual influence between variables by modeling the linear relationship between the response variable and the explanatory variables.

有相关研究表明, 黄瓜接种哈茨木霉后根冠比与对照组差异不显著, 这可能与草本植物和木本植物的生长特性及根系发育模式的差异有关<sup>[27]</sup>。

哈茨木霉菌菌丝能够与植物根系良好拟合, 即使在养分水平较低的情况下也能有效吸收养分, 还可增加光合色素含量提高植物的光合作用能力, 促进植物生长发育<sup>[28-29]</sup>。此外, 光合色素虽不属于典型的生长指标, 但作为光合作用的关键因素对植物的生长发育具有至关重要的影响。接种哈茨木霉可使米槁幼苗在轻度和中度干旱胁迫下的叶绿素含量维持在较高水平。一般来说, 幼苗叶绿素含量越高说明叶片的光合作用能力越强, 同时叶绿素对植物的光合作用和抗逆性也至关重要<sup>[30-31]</sup>。菠菜和烟草在接种哈茨木霉后进行胁迫处理也得到了相似的研究结果<sup>[16,32]</sup>。然而, 番茄接种哈茨木霉后叶绿素含量却降低, 这可能与接种哈茨木霉后氮含量下降有关<sup>[33]</sup>。类胡萝卜素可辅助光能吸收, 是一种非酶促抗氧化剂, 具有抗氧化活性, 能

以非酶促的方式中和过量的活性氧(reactive oxygen species, ROS)维持细胞稳定<sup>[34]</sup>。在轻度干旱和重度干旱胁迫下米槁幼苗的类胡萝卜素含量升高, 而接种哈茨木霉后米槁幼苗中的类胡萝卜素含量显著降低。这可能是接种哈茨木霉改变了米槁幼苗体内的代谢分配, 在干旱条件下使叶绿素优先合成。抗氧化酶活性的提高降低了米槁幼苗对类胡萝卜素抗氧化功能的依赖, 类胡萝卜素含量降低是菌根苗在新的生理状态下的适应性反应。

### 3.2 米槁幼苗对干旱胁迫的生理适应

当发生重度干旱时植物通常会启动干旱耐受机制(drought tolerance, DT), 即调节基因和代谢途径, 减少或修复干旱胁迫带来的损害<sup>[22-23]</sup>。在极端条件下, 植物体内 ROS 的动态平衡被打破, 过量产生的 ROS 具有毒性会导致细胞程序性死亡, 而酶促和非酶促抗氧化剂可抵消过量的 ROS, 植物在干旱胁迫下具有相似的响应机制<sup>[35-36]</sup>。研究表明接种哈茨木霉能够通过调节



一些渗透调节物质和抗氧化酶来增强植物的抗氧化能力, 平衡过量产生的 ROS<sup>[37-38]</sup>。在干旱发生时植物通过增加渗透调节物质的含量提高细胞渗透压, 维持叶片正常生长所需的膨压及气孔导度, 保证光合作用和蒸腾作用顺利进行, 从而增强其抗旱能力<sup>[39-40]</sup>。脯氨酸是一种抗氧化防御分子, 其积累可清除过量的 ROS, 保护酶、蛋白质以及质膜<sup>[41-42]</sup>。接种哈茨木霉有利于米槁幼苗应对轻度和中度干旱胁迫, 使渗透调节物质 SS、SP、Pro 的含量显著提高。在面其他胁迫时植物也会出现与干旱胁迫类似的生理响应, 接种哈茨木霉能够提高其渗透调节物质含量<sup>[16,38,43]</sup>。

接种哈茨木霉有助于米槁幼苗在干旱胁迫下调整生理特性, 尤其是提高幼苗在中度和重度干旱胁迫时的抗氧化能力, 提高 CAT、POD、SOD 的活性, 降低 MDA 的含量( $P < 0.05$ )。同时, 接种哈茨木霉能更好地维持米槁幼苗的 RWC, 这与烟草的研究结果一致<sup>[32]</sup>。接种哈茨木霉可增强植物的抗氧化酶活性, 减少植物组织中 MDA 的积累, 从而减轻过氧化作用对植物细胞膜的损伤, 提高植物的抗旱性<sup>[43-44]</sup>。此外, 接种哈茨木霉还能诱导植物相关抗性基因的表达, 平衡生长与防御, 调节生理代谢, 使植物更好地应对环境变化<sup>[45-46]</sup>。哈茨木霉通过影响植物的营养吸收、激素平衡、光合作用等使植物的生长和生理指标联系更加紧密<sup>[43,47]</sup>。从米槁幼苗各项指标的 Spearman 相关关系可以看出, 菌根苗在干旱胁迫条件下的抗旱能力得到了综合提升。通过 RDA 探究环境因素对米槁幼苗生长和生理指标的影响, 进一步证明接种哈茨木霉可以有效增强米槁幼苗在干旱逆境下的抗旱能力。

### 3.3 哈茨木霉与植物共生提高抗逆性及其应用

哈茨木霉能与植物根系紧密结合, 在根系表面或内部定殖, 增强植物根系的吸收能力,

帮助植物更好地摄取土壤中的水分和养分, 促进植物在胁迫环境中的生长和发育<sup>[27]</sup>。在科学研究中, 通常通过观察根系是否存在真菌的特征结构(如孢子、菌丝等)来确认真菌侵染及共生关系的建立<sup>[48-49]</sup>。对接种哈茨木霉后米槁幼苗的根系进行染色镜检, 结果显示其根部皮层及维管组织中存在大量泡囊和菌丝体, 这些结构通过一个或多个侵入点定殖于根部皮层组织, 表明哈茨木霉已与米槁幼苗形成共生关系(图 1)。哈茨木霉在米槁幼苗根部的成功定殖可通过扩大营养吸收界面、调控物质分配等途径促进米槁幼苗生长和抗逆性提升, 这与前文关于接种哈茨木霉对其生长及生理指标的影响结论相吻合。此外, 哈茨木霉与植物共生主要通过信号传导、生理生化变化及防御物质合成等方式调节植物的生长和生理特性, 提高其抗逆性。在分子层面, 哈茨木霉通过多通路信号传导, 如乙烯(ethylenimine, ET)/丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)/茉莉酸(jasmonic acid, JA)/水杨酸(salicylic acid, SA), 调控植物防御基因与代谢网络, 同时通过直接抑菌与间接重塑根际微生态形成协同防御体系<sup>[46,50]</sup>。一方面, 其通过提高分泌几丁质酶、 $\beta$ -葡聚糖酶、挥发性化合物(volatile organic compounds, VOC)等抑菌代谢物、菌丝接触寄生(真菌寄生行为)及种间资源竞争, 直接抑制病原真菌<sup>[51-53]</sup>; 另一方面, 通过提升有益微生物相对丰度并调控根际微生物群落多样性, 间接降低根腐病、茎腐病等土传病害的发生率<sup>[44,54]</sup>。此外, 哈茨木霉还可激活植物对植食性动物的直接防御机制<sup>[55]</sup>。

哈茨木霉在农业生物防治与生态修复等领域展现出广泛的研究潜力与应用价值<sup>[56]</sup>。哈茨木霉可产生萜类、聚酮类、肽类等多种次级代谢产物, 具有抗菌、抗真菌、抗癌等广泛生物活性, 对 *Phellinus noxius* 等木腐真菌具有广谱防治作用<sup>[57-58]</sup>。基于哈茨木霉在植物根系双重定殖的特性, 生物菌剂(如拌种、灌根)可实现根

表抑菌和根系内生促生<sup>[59-60]</sup>。此外,哈茨木霉与有益微生物或有机物复配的新型生物肥料能通过互作效应改良土壤微生态,定向提升肥效与抗逆协同作用<sup>[61-62]</sup>。哈茨木霉 124D 可湿性粉剂对哺乳动物无致病性,其无毒无残留的特性使其在绿色生物农药研发以及田间应用中具有广阔前景<sup>[63-64]</sup>。在工业和医药领域,底物 ALKCS 诱导哈茨木霉产生的木质纤维素酶与商业酶复配可在工业中实现农业废弃物中纤维素和木糖的高效转化<sup>[65-66]</sup>;从哈茨木霉中分离的高活性 L-蛋氨酸酶,其纯化酶具有优异的抗癌活性和稳定性,为天然来源抗癌药物的开发提供了重要依据<sup>[67]</sup>。在制剂技术与生态修复方面,哈茨木霉微胶囊化处理可延长菌剂货架期,保证其在复杂环境中的存活率及药效稳定性<sup>[68]</sup>;其吸附重金属锰及降解氰化物的效果显著,可为生态脆弱区植被恢复及土壤重金属污染治理提供新思路<sup>[69-70]</sup>。

## 4 结论

通过米槁幼苗接种哈茨木霉的试验证实,在干旱条件下哈茨木霉能够与米槁幼苗形成良好的共生关系,促进幼苗生长发育,增强水分吸收能力,提高多种抗氧化酶活性,降低 MDA 含量,同时促使细胞积累渗透调节物质,缓解干旱逆境对幼苗造成的损害。在轻度干旱胁迫时,米槁幼苗主要通过调节生长特性提高抗旱性;而在中度和重度干旱胁迫时米槁幼苗的生长和生理协同发挥作用,缓解干旱胁迫带来的影响。最后,干旱条件下接种哈茨木霉能够促进米槁幼苗养分吸收、维持抗氧化系统稳定以及调节渗透平衡,协助幼苗应对干旱胁迫,有效提高米槁幼苗的抗旱性。之前的研究多集中在接种哈茨木霉对草本植物的影响,本研究表明哈茨木霉与米槁幼苗根系共生对生长和生理的协同促进作用更显著,综合提升了米槁幼苗在干旱胁迫下的应对能力。同时,本研究也加深了对米槁幼苗抗旱机制的认识,对在胁迫环

境下林木接种哈茨木霉提高抗逆性具有一定参考价值。然而,这些表型变化背后的分子机制尚不明晰,哈茨木霉调控米槁抗逆性的信号通路(如 ET/MAPK/JA/SA)及代谢网络如何响应仍需进一步探究。

## 作者贡献声明

王倩:参与研究构思设计、执行实验研究、数据收集处理、论文撰写修改;陈敬忠:研究构思设计、监督研究过程、论文撰写修改;廖小锋:研究构思设计、监督研究过程、指导论文撰写修改;谢元贵:提供技术支持、参与指导论文撰写修改;张兰:参与执行实验研究、数据收集处理;张曼华:参与论文撰写讨论;彭天慧:参与论文撰写讨论。

## 作者利益冲突公开声明

作者声明不存在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。

## 参考文献

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Strengthening and implementing the global response[M]// Global Warming of 1.5 °C. Cambridge: Cambridge University Press, 2022: 313-444.
- [2] HUANG SZ, WANG L, WANG H, HUANG Q, LENG GY, FANG W, ZHANG Y. Spatio-temporal characteristics of drought structure across China using an integrated drought index[J]. *Agricultural Water Management*, 2019, 218: 182-192.
- [3] DRUMOND A, STOJANOVIC M, NIETO R, VICENTE-SERRANO SM, GIMENO L. Linking anomalous moisture transport and drought episodes in the IPCC reference regions[J]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2019, 100(8): 1481-1498.
- [4] PROGRAMME UNE. United Nations environment programme—annual report 2009: seizing the green opportunity[Z]. 2010. <https://wedocs.unep.org/20.500.11822/7824>.
- [5] 闵小莹,熊康宁,申小云,杭红涛,池永宽,张仕豪.喀斯特石漠化地区植物对于干旱胁迫的适应性研究进展[J]. *世界林业研究*, 2020, 33(3): 7-12.  
MIN XY, XIONG KN, SHEN XY, HANG HT, CHI YK, ZHANG SH. Research progress of plant adaptability to drought stress in Karst rocky desertification area[J]. *World Forestry Research*, 2020, 33(3): 7-12 (in Chinese).

- [6] LIU CN, HUANG Y, WU F, LIU WJ, NING YQ, HUANG ZR, TANG SQ, LIANG Y. Plant adaptability in Karst regions[J]. Journal of Plant Research, 2021, 134(5): 889-906.
- [7] HARMAN GE, HOWELL CR, VITERBO A, CHET I, LORITO M. *Trichoderma* species: opportunistic, avirulent plant symbionts[J]. Nature Reviews Microbiology, 2004, 2(1): 43-56.
- [8] GUZMÁN-GUZMÁN P, KUMAR A, de LOS SANTOS-VILLALOBOS S, PARRA-COTA FI, del CARMEN OROZCO-MOSQUEDA M, FADIJI AE, HYDER S, BABALOLA OO, SANTOYO G. *Trichoderma* species: our best fungal allies in the biocontrol of plant diseases: a review[J]. Plants, 2023, 12(3): 432.
- [9] SOOD M, KAPOOR D, KUMAR V, SHETEIWY MS, RAMAKRISHNAN M, LANDI M, ARANITI F, SHARMA A. *Trichoderma*: the “secrets” of a multitasking biocontrol agent[J]. Plants, 2020, 9(6): 762.
- [10] 周杨, 晏婷, 郑林, 迟明艳, 巩仔鹏, 李月婷, 潘洁, 黄勇, 杨青波. GC-MS同时测定大果木姜子油中11种挥发性成分的含量[J]. 中国中药杂志, 2023, 48(6): 1568-1577.
- ZHOU Y, YAN T, ZHENG L, CHI MY, GONG ZP, LI YT, PAN J, HUANG Y, YANG QB. Simultaneous determination of eleven volatile components in Cinnamomi Oleum by GC-MS[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2023, 48(6): 1568-1577 (in Chinese).
- [11] MUHAMMAD I, LUO W, SHOAIB RM, LI GL, SHAMS UL HASSAN S, YANG ZH, XIAO X, TU GL, YAN SK, MA XP, JIN HZ. Guaiane-type sesquiterpenoids from *Cinnamomum migao* H. W. Li: and their anti-inflammatory activities[J]. Phytochemistry, 2021, 190: 112850.
- [12] 李亚辉, 杨欣. 贵州大果木姜子对急性心肌缺血损伤的保护作用[J]. 中医药信息, 2020, 37(3): 4-8.
- LI YH, YANG X. Protective effect of *Cinnamomum migao* in Guizhou on acute myocardial ischemia injury[J]. Information on Traditional Chinese Medicine, 2020, 37(3): 4-8 (in Chinese).
- [13] 王健, 魏晴, 徐文芬, 刘育辰, 李蒙禹, 杨焯, 孙庆文. 大果木姜子精油及浸膏对心肌损伤大鼠的保护作用[J]. 实用医学杂志, 2023, 39(7): 804-812.
- WANG J, WEI Q, XU WF, LIU YC, LI MY, YANG Y, SUN QW. Protective effect of essential oil and extract from *Cinnamomum migao* based on myocardial injury in rats[J]. The Journal of Practical Medicine, 2023, 39(7): 804-812 (in Chinese).
- [14] WEI W, ZHANG J, ZHOU JJ, ZHOU L, XIE BB, LI CH. Monitoring drought dynamics in China using optimized meteorological drought index (OMDI) based on remote sensing data sets[J]. Journal of Environmental Management, 2021, 292: 112733.
- [15] CHEN JZ, HUANG XL, XIAO XF, LIU JM, LIAO XF, SUN QW, PENG L, ZHANG L. Seed dormancy is a complex adaptive trait of plants that are influenced by several physiological and environmental factors. The endangered plant[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 770940.
- [16] SOFY M, MOHAMED H, DAWOOD M, ABUEL-SAOUD A, SOLIMAN M. Integrated usage of *Trichoderma harzianum* and biochar to ameliorate salt stress on spinach plants[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2022, 68(14): 2005-2026.
- [17] CHEN L, SWENSON NG, JI NN, MI XC, REN HB, GUO LD, MA KP. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest[J]. Science, 2019, 366(6461): 124-128.
- [18] 马兴羽, 黄彩变, 曾凡江, 李向义, 张玉林, 丁雅, 高艳菊, 徐梦琪. 沙地盐胁迫对油莎豆幼苗生理生长影响的模拟研究[J]. 干旱区研究, 2022, 39(6): 1862-1874.
- MA XY, HUANG CB, ZENG FJ, LI XY, ZHANG YL, DING Y, GAO YJ, XU MQ. To simulate the growth and physiological responses of *Cyperus esculentus* seedlings to salt stress in sandy soil[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(6): 1862-1874 (in Chinese).
- [19] 万雪洁, 张艳, 师长海, 周宣材, 孙新灵, 李松坚, 张守福, 刘义国. 干旱锻炼对小麦幼苗期抗氧化特性的影响[J]. 华北农学报, 2021, 36(S1): 125-129.
- WAN XJ, ZHANG Y, SHI CH, ZHOU XC, SUN XL, LI SJ, ZHANG SF, LIU YG. Priming of drought on the antioxidant characteristics of wheat seedlings[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2021, 36(S1): 125-129.
- [20] LIAO XF, CHEN JZ, GUAN RT, LIU JM, SUN QW. Two arbuscular mycorrhizal fungi alleviates drought stress and improves plant growth in *Cinnamomum migao* seedlings[J]. Mycobiology, 2021, 49(4): 396-405.
- [21] SHUKLA N, AWASTHI RP, RAWAT L, KUMAR J. Biochemical and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* under drought stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 54: 78-88.
- [22] FANG YJ, XIONG LZ. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2015, 72(4): 673-689.
- [23] SATO H, MIZOI J, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Complex plant responses to drought and heat stress under climate change[J]. The Plant Journal, 2024, 117(6): 1873-1892.
- [24] KUMAR A. Effect of *Trichoderma* spp. in plant growth promotion in chilli[J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2019, 8(3): 1574-1581.
- [25] MOREIRA VA, OLIVEIRA CEDS, JALAL A, GATO IMB, OLIVEIRA TJSS, BOLETA GHM, GIOLO VM, VITÓRIA LS, TAMBURI KV, FILHO MCMT. Inoculation with *Trichoderma harzianum* and *Azospirillum brasilense* increases nutrition and yield of hydroponic lettuce[J]. Archives of Microbiology, 2022, 204(7): 440.
- [26] HE K, XU Y, DING H, GUO Q, CI DW, ZHANG JL, QIN FF, XU ML, ZHANG GC. The impact of short-term

- drought on the photosynthetic characteristics and yield of peanuts grown in saline alkali soil[J]. *Plants*, 2024, 13(20): 2920.
- [27] 李春, 潘宇, 徐洪伟, 周晓馥. 枯草芽孢杆菌和哈茨木霉对黄瓜幼苗根系构型及生长的影响[J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2024, 60(2): 187-194.  
LI C, PAN Y, XU HW, ZHOU XF. Effects of *Bacillus subtilis* and *Trichoderma harzianum* on the production performance and underground biomass of cucumber seedlings[J]. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences Edition)*, 2024, 60(2): 187-194 (in Chinese).
- [28] HARMAN GE, DONI F, KHADKA RB, UPHOFF N. Endophytic strains of *Trichoderma* increase plants' photosynthetic capability[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2021, 130(2): 529-546.
- [29] SHABANI E, ALEMZADEH ANSARI N, FAYEZIZADEH MR, CASER M. Can *Trichoderma harzianum* be used to enhance the yield and nutrient uptake of *Lactuca sativa* cv "Lollo Rosso" in floating systems?[J]. *Food Science & Nutrition*, 2024, 12(7): 4800-4809.
- [30] HAN XW, HAN S, LI YT, LI KK, YANG LJ, MA DF, FANG ZW, YIN JL, ZHU YX, GONG SJ. Double roles of light-harvesting chlorophyll a/b binding protein TaLhc2 in wheat stress tolerance and photosynthesis[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2023, 253: 127215.
- [31] VOITSEKHOVSKAJA OV, TYUTEREVA EV. Chlorophyll b in angiosperms: functions in photosynthesis, signaling and ontogenetic regulation[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 189: 51-64.
- [32] 冯召, 杨盟权, 姚峰, 李先锋, 彭志良, 殷全玉. 干旱胁迫下哈茨木霉对烟草幼苗生理指标的影响[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(8): 86-93.  
FENG Z, YANG MQ, YAO F, LI XF, PENG ZL, YIN QY. Effects of *Trichoderma harzianum* on physiological indexes of tobacco seedlings under drought stress[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(8): 86-93 (in Chinese).
- [33] VUKELIĆ ID, PROKIĆ LT, RACIĆ GM, PEŠIĆ MB, BOJOVIĆ MM, SIERKA EM, KALAJI HM, PANKOVIĆ DM. Effects of *Trichoderma harzianum* on photosynthetic characteristics and fruit quality of tomato plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(13): 6961.
- [34] RUDENKO NN, VETOSHKINA DV, MARENKOVA TV, BORISOVA-MUBARAKSHINA MM. Antioxidants of non-enzymatic nature: their function in higher plant cells and the ways of boosting their biosynthesis[J]. *Antioxidants*, 2023, 12(11): 2014.
- [35] KESAWAT MS, SATHEESH N, KHERAWAT BS, KUMAR A, KIM HU, CHUNG SM, KUMAR M. Regulation of reactive oxygen species during salt stress in plants and their crosstalk with other signaling molecules: current perspectives and future directions[J]. *Plants*, 2023, 12(4): 864.
- [36] WAHAB A, ABDI G, SALEEM MH, ALI B, ULLAH S, SHAH W, MUMTAZ S, YASIN G, MURESAN CC, MARC RA. Plants' physio-biochemical and Phyto-hormonal responses to alleviate the adverse effects of drought stress: a comprehensive review[J]. *Plants*, 2022, 11(13): 1620.
- [37] CHEN SC, REN JJ, ZHAO HJ, WANG XL, WANG TH, JIN SD, WANG ZH, LI CY, LIU AR, LIN XM, AHAMMED GJ. *Trichoderma harzianum* improves defense against *Fusarium oxysporum* by regulating ROS and RNS metabolism, redox balance, and energy flow in cucumber roots[J]. *Phytopathology*, 2019, 109(6): 972-982.
- [38] ZHANG FL, WANG YH, LIU C, CHEN FJ, GE HL, TIAN FS, YANG TW, MA KS, ZHANG Y. *Trichoderma harzianum* mitigates salt stress in cucumber via multiple responses[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 170: 436-445.
- [39] LAWSON T, MATTHEWS J. Guard cell metabolism and stomatal function[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, 71: 273-302.
- [40] OZTURK M, TURKYILMAZ UNAL B, GARCÍA-CAPARRÓS P, KHURSHEED A, GUL A, HASANUZZAMAN M. Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(2): 1321-1335.
- [41] BEN REJEB K, ABDELLY C, SAVOURÉ A. How reactive oxygen species and proline face stress together[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 80: 278-284.
- [42] GHOSH UK, ISLAM MN, SIDDIQUI MN, CAO X, KHAN MR. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms[J]. *Plant Biology*, 2022, 24(2): 227-239.
- [43] LIAN H, LI RZ, MA GS, ZHAO ZH, ZHANG T, LI M. The effect of *Trichoderma harzianum* agents on physiological-biochemical characteristics of cucumber and the control effect against *Fusarium wilt*[J]. *Scientific Reports*, 2023, 13: 17606.
- [44] GUO ZF, ZHANG JX, LIU ZB, LI Y, LI M, MENG QX, YANG ZP, LUO Y, ZHANG Q, YAN M. *Trichoderma harzianum* prevents red kidney bean root rot by increasing plant antioxidant enzyme activity and regulating the rhizosphere microbial community[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1348680.
- [45] 常峻嘉, 盖佳鑫, 陶刚, 莫转龙海. 哈茨木霉菌对烟草的促生及其黑胫病的诱导抗性评价[J]. *中国农业科技导报*, 2024, 26(10): 168-176.  
CHANG JJ, GAI JX, TAO G, MO Z. Evaluation of the growth-promoting effect of *Trichoderma harzianum* on tobacco and its induced resistance to black shank disease[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2024, 26(10): 168-176 (in Chinese).
- [46] AAMIR M, SHANMUGAM V, DUBEY MK, HUSAIN FM, ADIL M, ANSARI WA, RAI A, SAH P.

- Transcriptomic characterization of *Trichoderma harzianum* T34 primed tomato plants: assessment of biocontrol agent induced host specific gene expression and plant growth promotion[J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 552.
- [47] MARTÍNEZ-MEDINA A, ROLDÁN A, ALBACETE A, PASCUAL JA. The interaction with arbuscular mycorrhizal fungi or *Trichoderma harzianum* alters the shoot hormonal profile in melon plants[J]. Phytochemistry, 2011, 72(2/3): 223-229.
- [48] JI X, XIA Y, ZHANG H, CUI JL. The microscopic mechanism between endophytic fungi and host plants: from recognition to building stable mutually beneficial relationships[J]. Microbiological Research, 2022, 261: 127056.
- [49] KOKKORIS V, POGIATZIS A, HART MM. Contrasting common measures of arbuscular mycorrhizal fungal root colonization[J]. Journal of Microbiological Methods, 2019, 167: 105727.
- [50] 危潇, 黄大野, 姚经武, 袁勤峰, 汪汉成, 黎妍妍, 曹春霞. 基于转录组研究哈茨木霉 WF2 诱导的烟草抗病分子机制[J]. 植物保护, 2025, 51(2): 44-51.  
WEI X, HUANG DY, YAO JW, YUAN QF, WANG HC, LI YY, CAO CX. Transcriptome-based study on the molecular mechanism of *Trichoderma harzianum* WF2-induced disease resistance in tobacco[J]. Plant Protection, 2025, 51(2): 44-51 (in Chinese).
- [51] 杨春林, 席亚东, 胡强, 李洪浩. 哈茨木霉 UN-2 $\beta$ -葡聚糖酶诱导及对水稻纹枯病的抑菌防病作用[J]. 西南农业学报, 2024, 37(1): 119-127.  
YANG CL, XI YD, HU Q, LI HH. Inducement of  $\beta$ -glucanase from *Trichoderma harzianum* UN-2 and its antifungal and preventive effects on rice sheath blight[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2024, 37(1): 119-127 (in Chinese).
- [52] WANG YP, ZHU XC, WANG J, SHEN C, WANG W. Identification of mycoparasitism-related genes against the phytopathogen *Botrytis cinerea* via transcriptome analysis of *Trichoderma harzianum* T4[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(3): 324.
- [53] MIRONENKA J, RÓŻALSKA S, BERNAT P. Potential of *Trichoderma harzianum* and its metabolites to protect wheat seedlings against *Fusarium culmorum* and 2,4-D[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(23): 13058.
- [54] 张晓尘, 张红杰, 李生兵, 董振东, 龙澍普, 黄新国, 郭兰萍, 康传志, 梁健, 马小魁. 哈茨木霉 EMF910 对宁夏盐碱地区黄芪根腐病致病菌的防治作用[J]. 微生物学通报, 2024, 51(10): 4162-4180.  
ZHANG XC, ZHANG HJ, LI SB, DONG ZD, LONG SP, HUANG XG, GUO LP, KANG CZ, LIANG J, MA XK. The control effect of *Trichoderma harzianum* EMF910 on the root rot pathogens of *Astragalus membranaceus* in Ningxia saline-alkali regions[J]. Microbiology China, 2024, 51(10): 4162-4180 (in Chinese).
- [55] ALIŇ T, CUSUMANO A, PERI E, TORTA L, COLAZZA S. *Trichoderma harzianum* strain T22 modulates direct defense of tomato plants in response to *Nezara viridula* feeding activity[J]. Journal of Chemical Ecology, 2021, 47(4): 455-462.
- [56] XIAO ZY, ZHAO QQ, LI W, GAO LW, LIU GD. Strain improvement of *Trichoderma harzianum* for enhanced biocontrol capacity: strategies and prospects[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1146210.
- [57] CHAN ME, TAN JY, LEE YY, LEE D, FONG YK, MUTWIL M, WONG JY, HONG Y. Locally isolated *Trichoderma harzianum* species have broad spectrum biocontrol activities against the wood rot fungal species through both volatile inhibition and mycoparasitism[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(6): 675.
- [58] GUO R, LI G, ZHANG Z, PENG XP. Structures and biological activities of secondary metabolites from *Trichoderma harzianum*[J]. Marine Drugs, 2022, 20(11): 701.
- [59] 李澳, 匡志豪, 田梦强, 杨照, 毋丽丽, 刘贝贝, 杜鸿波, 杨盟权, 文俊明, 殷全玉. 不同哈茨木霉制剂对植烟土壤真菌群落结构及功能的影响[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(22): 215-222.  
LI A, KUANG ZH, TIAN MQ, YANG Z, WU LL, LIU BB, DU HB, YANG MQ, WEN JM, YIN QY. Impacts of different *Trichoderma harzianum* preparations on fungal community structure and function in tobacco-growing soil[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2024, 52(22): 215-222 (in Chinese).
- [60] 扈进冬, 杨在东, 吴远征, 魏艳丽, 杨合同, 卢德鹏, 李纪顺. 哈茨木霉拌种对冬小麦生长、土传病害及根际真菌群落的影响[J]. 植物保护, 2021, 47(5): 35-40.  
HU JD, YANG ZD, WU YZ, WEI YL, YANG HT, LU DP, LI JS. Effects of seed dressing treatment with *Trichoderma harzianum* on the growth of winter wheat seedlings, soil borne diseases and rhizosphere fungal community[J]. Plant Protection, 2021, 47(5): 35-40 (in Chinese).
- [61] D'ERRICO G, GRECO N, VINALE F, MARRA R, STILLITTANO V, DAVINO SW, WOO SL, D'ADDABBO T. Synergistic effects of *Trichoderma harzianum*, 1,3 dichloropropene and organic matter in controlling the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato[J]. Plants, 2022, 11(21): 2890.
- [62] 任志超, 穆耀辉, 匡志豪, 李淑娥, 张永峰, 任天宝, 殷全玉, 刘国顺. 哈茨木霉配施高碳基肥对植烟土壤理化性质和细菌群落结构的影响[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(8): 223-231.  
REN ZC, MU YH, KUANG ZH, LI SE, ZHANG YF, REN TB, YIN QY, LIU GS. Influences of *Trichoderma harzianum* combined with high-carbon fertilizer on physicochemical properties and bacterial community structure of tobacco-growing soil[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(8): 223-231 (in Chinese).
- [63] 李玲, 李俊辉, 隋丽娜, 陈凯, 杨凯, 王贻莲, 刘宝军, 李纪顺. 哈茨木霉 124D 可湿性粉剂的急性毒理研究[J]. 农药, 2021, 60(6): 420-423, 435.

- LI L, LI JH, SUI LN, CHEN K, YANG K, WANG YL, LIU BJ, LI JS. Evaluation on acute toxicity of *Trichoderma harzianum* 124D wettable powder[J]. *Agrochemicals*, 2021, 60(6): 420-423, 435 (in Chinese).
- [64] LIU HY, WANG SQ, LANG B, LI YQ, WANG XH, CHEN J. Fused expression of Sm1-Chit42 proteins for synergistic mycoparasitic response of *Trichoderma afroharzianum* on *Botrytis cinerea*[J]. *Microbial Cell Factories*, 2023, 22(1): 156.
- [65] ROSOLEN RR, AONO AH, ALMEIDA DA, FERREIRA FILHO JA, HORTA MAC, de SOUZA AP. Network analysis reveals different cellulose degradation strategies across *Trichoderma harzianum* strains associated with XYR1 and CRE1[J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 807243.
- [66] ZHANG Y, WANG RN, LIU L, WANG ET, YANG JS, YUAN HL. Distinct lignocellulolytic enzymes produced by *Trichoderma harzianum* in response to different pretreated substrates[J]. *Bioresource Technology*, 2023, 378: 128990.
- [67] ASHKAN MF, YOUNIS SA, ELAZAB NT. Isolation and characterization of *Trichoderma harzianum* L-methioninase with promising a powerful anticancer[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2023, 30(12): 103870.
- [68] 王凯, 张开娇, 李洋洋, 杨大杰, 殷志鹏, 何璐. 淡紫拟青霉·哈茨木霉微胶囊剂的制备及对苹果轮纹病菌的抑制作用[J]. *中国生物防治学报*, 2024, 40(2): 388-398.
- WANG K, ZHANG KJ, LI YY, YANG DJ, YIN ZP, HE L. Preparation and efficacy of *Penicillium lilac* and *Trichoderma harzia* microcapsules[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2024, 40(2): 388-398 (in Chinese).
- [69] MALMIR N, ZAMANI M, MOTALLEBI M, FARD NA, MEKUTO L. Cyanide biodegradation by *Trichoderma harzianum* and cyanide hydratase network analysis[J]. *Molecules*, 2022, 27(10): 3336.
- [70] 韦天慧, 宋金柱, 刘诗宇, 宫殿良, 王棋, 孙瑶. 三株真菌对重金属锰的耐受性和吸附特性研究[J]. *微生物学报*, 2023, 63(3): 1023-1034.
- WEI TH, SONG JZ, LIU SY, GONG DL, WANG Q, SUN Y. Tolerance of three fungal species to heavy metal manganese and the adsorption of the metal[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(3): 1023-1034 (in Chinese).