

Энтомопатогенные грибы: от регуляторов численности насекомых-фитофагов до иммуномодуляторов растений (современный взгляд)

Entomopathogenic fungi: from biocontrol of insect pests to plant immunomodulation (current insights)

О.Г. Томилова*, **, Т.А. Садохина***, А. Зибай****,
В.В. Глупов*, Г.Р. Леднёв**

O.G. Tomilova*, **, T.A. Sadokhina***, A. Zibae****,
V.V. Glupov*, G.R. Lednev**

* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: toksina@mail.ru. ORCID: 0000-0001-5561-3558

* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, ш. Подбельского 3, Санкт-Петербург, Пушкин 196608 Россия.

** All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo Shosse 3, St. Petersburg–Pushkin 196608 Russia.

*** Сибирский Федеральный научный центр агробιοтехнологий РАН, Новосибирская область, Каснообск 630501 Россия.

*** Siberian Federal Research Center of Agrobiotechnologies of Russian Academy of Sciences, Novosibirskaya oblast, Krasnoobsk 630501 Russia.

**** Отдел защиты растений, Факультет сельскохозяйственных наук, Университет Гилян, провинция Гилян, Рашт 4199613776 Иран. E-mail: arash.zibae@guilan.ac.ir.

**** Department of Plant Protection, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Guilan Province, Rasht 4199613776 Iran.

Ключевые слова: энтомопатогенные грибы, эндофит, методы инокуляции, стимуляция роста, фитофаг, фитопатоген, абиотический стресс, полифункциональный биопрепарат, биоконтроль.

Key words: Entomopathogenic fungi, endophyte, inoculation methods, growth stimulation, phytophage, phytopathogen, abiotic stress, multifunctional biopreparation, biocontrol.

Резюме. Энтомопатогенные грибы способны вызывать смертельные инфекции у многочисленных групп членистоногих. Кроме того, они могут колонизировать растительные ткани в виде бессимптомных эндофитов. Эндофитное поведение энтомопатогенных грибов меняет устоявшееся представление о данной группе микроорганизмов, подходы к их изучению и использованию в сельском и лесном хозяйствах. В обзоре обобщены сведения о влиянии эндофитной колонизации энтомопатогенными грибами на растения-хозяева и их рост. Особое внимание уделено влиянию эндофитных форм энтомопатогенных грибов на численность фитофагов, устойчивость растений к фитопатогенам и абиотическим стрессам. Опубликованные к настоящему времени данные противоречивы и не всегда согласуются с известными механизмами, которые позволили бы объяснить эти эффекты. Отмечается влияние множества факторов, сдерживающих системный рост грибов в частях растения. В настоящем обзоре обсуждаются эти и другие проблемы, связанные с перспективой использования эндофитных энтомопатогенных грибов в качестве полифункциональных биопрепаратов.

Abstract. Entomopathogenic fungi can cause fatal infections in many groups of arthropods. Additionally, they can

colonize plant tissues as asymptomatic endophytes. This endophytic behavior changes the established view of these microorganisms, the way they are studied, and their use in agriculture and forestry. This review summarizes the effects of endophytic colonization by entomopathogenic fungi on host plants and their growth. Particular attention is given to how endophytic forms of entomopathogenic fungi affect the abundance of phytophages, plant resistance to phytopathogens and abiotic stresses. However, the published data are contradictory and do not always align with known mechanisms that could explain these effects. The influence of factors inhibiting the systemic growth of fungi in plant parts is also noted. This review discusses these and other problems related to using endophytic entomopathogenic fungi as multifunctional biological products.

Введение

Насекомые играют громадную роль в природных и искусственных экосистемах, нередко определяя структуру и характер функционирования сообществ различных типов. Стоит отметить многообразие

взаимодействий насекомых с различными компонентами экосистем. И в первую очередь, следует выделить особенности взаимодействий насекомых с кормовыми растениями. Зачастую формируются устойчивые системы фитофаг – растение, которые эволюционировали в течение длительного времени. В большинстве случаев именно кормовые растения определяют размер и географическое расположение ареалов насекомых. Вполне закономерно, что различные факторы, влияющие на растения (абиотические и биогические) опосредованно будут сказываться и на насекомых.

В рамках представленной работы, мы хотели бы остановиться на энтомопатогенных микроорганизмах, а именно на гипокрейнных грибах (Ascomycota: Нурогреалес). Данная группа грибов является космополитами, способна занимать самые разнообразные экологические ниши: паразиты растений, грибов и членистоногих; мутуалисты растений или сапротрофы. Во многих случаях представители данной группы грибов способны занимать одновременно несколько из указанных ниш. Некоторые роды клавицепитоидных грибов, такие как *Beauveria*, *Metarhizium*, *Isaria*, *Hirsutella* и *Lecanicillium*, независимо развили признаки, которые позволяют им активно заражать членистоногих из самых разнообразных таксонов [Lovett, St. Leger, 2017; St. Leger, Wang, 2020; Hu, Bidochka, 2021; St. Leger, 2024]. Инсектицидные свойства этих грибов на протяжении длительного периода были решающим фактором в их изучении и практическом использовании в сельском и лесном хозяйствах. Однако как оказалось, энтомопатогенные грибы (ЭГ) также могут выступать в качестве колонизаторов ризо- и филосферы, вступая с растениями в мутуалистические отношения. В любом случае представители данной группы микроорганизмов могут оказывать существенное влияние как на насекомых, нередко выступая существенным фактором в динамике их численности, так и на физиологическое состояние растений.

Первые сообщения о способности ЭГ к колонизации растений были зафиксированы в конце 70-х годов, но дальнейшего развития в этот период они не получили. Ключевые публикации об эндофитных свойствах ЭГ появились в начале двухтысячных годов [Wagner, Lewis, 2000; Hu, St. Leger, 2002], что привело в дальнейшем к резкому всплеску научного интереса к данной области [обзоры: McKinnon et al., 2017; Jaber, Ownley, 2018; Vamisile et al., 2018a, b; Vamisile et al., 2021]. Наблюдается заметное увеличение числа статей, опубликованных с 2010 года, по сравнению с двумя предыдущими десятилетиями: 1990–1999 (5 статей); 2000–2009 (20 статей); 2010 – настоящее время (60 статей) [Vega et al., 2018], т.е. рост публикаций происходит практически в геометрической прогрессии.

Установлено, что ЭГ, находясь в мутуалистических взаимоотношениях с растениями, выступают поставщиками азота [Behie et al., 2012], производителями вторичных метаболитов [Rios-Moreno et al.,

2016a; Barelli et al., 2022], промоторами роста [Elena et al., 2011; Lopez, Sword, 2015; Jaber, Araj, 2018; Krell et al., 2018a,b; Sui et al., 2023], антагонистами бактериальных и грибных фитопатогенов [Ownley et al., 2008; Sasan, Bidochka, 2013; Jaber, Salem, 2014; Jaber, 2015], иммуномодуляторами [Ownley et al., 2010; Shrivastava et al., 2015; Posada-Vergara et al., 2023]. При этом, предполагается, что эндофитные энтомопатогенные грибы (ЭЭГ) получают выгоду от растений через защиту от абиотических стрессов (например, инсоляции), а также потребление дополнительных питательных веществ и использование растения как платформы для паразитизма на насекомых [Vega, 2008; Ownley et al., 2010; Keyser et al., 2014]. Несмотря на эти факты, остаётся неясным место растений в жизненном цикле ЭГ, поскольку до недавнего времени предполагалось, что основной их функцией является паразитизм на насекомых.

Большинство ЭГ имеют сходные механизмы действия в отношении членистоногих. Патогенез ЭГ порядка Нурогреалес детально изучен, он включает следующие этапы: адгезию конидий на кутикулу хозяина, их прорастание и проникновение через кутикулу, продуцирование бластоспор и распространение их по гемолимфе, разрастание мицелия и колонизация тканей насекомого и, в заключение, образование воздушного мицелия с конидиями на трупе насекомого-хозяина [Zacharuc, 1970; Mascarin, Jaronski, 2016].

Заражение насекомых чаще всего происходит через кутикулу, иногда через дыхальца или перорально [Evlakhova, 1974]. Конидии ЭГ обычно покрыты слоем, состоящим из белков, глюкозидов и жирных кислот, что облегчает их прикрепление к кутикуле насекомых за счёт гидрофобных взаимодействий между липидными компонентами эпикутикулы и клеточной оболочки споры, а также за счёт неровностей и выростов на поверхности кутикулы [Goettel, 1988]. У многих видов ЭГ перед проникновением через кутикулу образуются апрессории, представляющие собой вздутия на концах коротких ростковых трубок, закрепляющие конидию патогена на покровах хозяина, что создает дополнительную механическую опору. Ростковая трубка внедряется вертикально в хитиновый покров с помощью гидролитических ферментов (протеаз, липаз, хитиназ) и механического давления, затем она проникает в полость тела насекомого [St. Leger et al., 1986; Ortiz-Urquiza, Keyhani, 2013].

Начальные этапы колонизации внутренних органов характеризуются интенсивным формированием в гемолимфе бластоспор — звездообразных гифальных тел, разносящихся с током гемолимфы по телу насекомого, и продуцирующих далее бластоспоры правильной эллипсоидной формы [Borisov et al., 2001]. В первую очередь разрушаются гемоциты, затем внутренние ткани насекомого. В этот период грибы продуцируют токсины и другие вторичные метаболиты, участвующие в подавлении иммунитета и способствующие инфицированию насекомого

[Güerri-Agulló et al., 2010; Ortiz-Urquiza et al. 2010; Gibson et al., 2014]. Гибель насекомого-хозяина, как правило, наступает до интенсивной колонизации грибом тканей и органов. Далее начинается некротрофная фаза жизненного цикла гриба, характеризующаяся активной колонизацией внутренних органов [Lednev et al., 2003]. Гифы заполняют тело насекомого, не деформируя его покров, труп уплотняется и мумифицируется. Затем гифы гриба начинают расти к поверхности тела и при наличии достаточной влажности прорастают на поверхность кутикулы, образуя воздушный мицелий, на котором формируется конидиальное спороношение. Высвобождение спор происходит пассивно.

После завершения некротрофной стадии конидии гриба попадают во внешнюю среду, где они циркулируют до следующего контакта с хозяином. Грибы могут сохраняться в трупах насекомых и в почве, могут существовать в течение многих лет на растительных остатках и других субстратах в отсутствие хозяина [Borisov et al., 2001; Lednev et al., 2003; Xiong et al., 2013; Lacey et al., 2015; Mascarin, Jaronski, 2016]. Вероятно, именно на этом этапе (согласно последним исследованиям) ЭГ способны развиваться в ризосфере и внутренних тканях растений [Ownley et al., 2010; Behie et al., 2012, 2015].

Таким образом, энтомопатогенные клавицепитойдные грибы, являясь патогенами насекомых и симбионтами растений, могут переключаться между паразитическим, некро-сапрофитным и симбиотическим образом жизни в ответ на изменение условий окружающей среды [Guo et al., 2017].

К настоящему времени удалось вскрыть ряд важнейших физиологических адаптаций аскомицетов с «двойной жизненной стратегией». ЭГ обладают специфическим комплексом приспособлений, как для заражения насекомых (прикрепление к кутикуле с последующим ее гидролизом, синтез вторичных метаболитов, избегание и/или подавление иммунного ответа насекомых) [Lovett, St. Leger, 2017; Hu, Bidochka 2021; Kryukov et al., 2021], так и для колонизации растений (синтез специфического адгезина/гиброфобина, способность усваивать ксилозу и др.) [Zhang et al., 2011; Xiao et al., 2012; Wyrebek, Bidochka, 2013]. Процесс адаптации грибов к различным организмам и субстратам сопровождается рядом физиологических трансформаций. Так, на примере серии сравнительных пассажей *Metarhizium robertsii* (штамм МБ-1) через насекомое, растение и питательную среду, нами зафиксированы значительные изменения вирулентности в отношении насекомых из разных отрядов, активности протеаз и липаз, продукции деструксинов, а также эндофитной и антагонистической активности полученных реиолятов, что указывает на высокую экологическую пластичность данного вида [Tomilova et al., 2023a]. Барелли с соавторами [Barelli et al., 2022] зарегистрировали широкий спектр и повышенную продукцию деструксинов у представителей рода *Metarhizium*, совместно культивируемых на средах с проросшей

фасолью или кукурузой. Авторы предположили, что корневые экссудаты растений стимулировали синтез токсинов этой группы, хотя роль деструксинов для эндофитности не ясна. Считается, что деструксины *Metarhizium* могут быть эволюционным реликтом предковых фитопатогенных грибов [Barelli et al., 2022]. Например, деструксин В обладает селективной по отношению к растению-хозяину фитотоксичностью и служит одним из основных метаболитов у видов рода *Alternaria* [Meena, Samal, 2019].

На основе анализа полных геномов высказано предположение, что анцестральные формы *Metarhizium* и *Beauveria* происходят от эндофитных и фитопатогенных грибов, позднее современные группы энтомопатогенных грибов вторично осваивали ризосферу и внутренние ткани растений [Hu et al., 2014]. Согласно другой гипотезе [Barelli et al., 2016] эти грибы никогда не переходили на растения вторично, а всегда были их симбионтами, постепенно усиливая связи с насекомыми [Wyrebek, Bidochka, 2013]. Следует отметить, что даже близкородственные штаммы энтомопатогенных грибов могут проявлять значительную генетическую и фенотипическую гетерогенность, влияя на их способность в качестве патогенов и сапрофитов справляться с многочисленными стрессами окружающей среды [St. Leger et al., 1996; Wang et al., 2023].

Несмотря на многочисленные свидетельства эндофитности ЭГ вопрос о необходимости такой связи с растениями до сих пор остаётся открытым. По мнению Сент-Леже [St. Leger, 2024], образ жизни, основанный на заражении широкого круга насекомых-хозяев и колонизации растений, характерен для ЭГ, обитающих в регионах с умеренным климатом. Его можно рассматривать как адаптацию, повышающую выживаемость грибов за счёт увеличения доступа к пищевым ресурсам, а дубликация генов способствует такой адаптации [St. Leger, 2024].

Колонизация растений

Растения постоянно взаимодействуют с множеством микроорганизмов из разных таксономических (вирусы, археи, бактерии, оомицеты, грибы) и трофических групп (паразиты, сапрофиты, мутуалисты). Эти микроорганизмы контактируют с надземной (филлосферой), подземной (ризосферой) и внутренней (эндосферной) средой растений, а также между собой [Turner et al., 2013]. Филлосфера (воздушная поверхность растений) относительно бедна питательными веществами, подвержена экстремальным температурам и инсоляции, а также резко меняющейся влажности из-за ветра и осадков. Ризосфера (почва, прилегающая к поверхности корней), напротив, характеризуется более стабильными гидротермическими условиями, содержит ризоотложения (корневые экссудаты, отслоившиеся клетки и др.) богатые органическими кислотами, сахарами, витаминами, гормонами и биополимерами (целлюлоза и пектин). Не случайно, именно корневая система

наиболее обильно населена микроорганизмами. Микрообитатели ризосферы и филлосферы (около или на поверхности тканей растений) считаются эпифитами, тогда как эндофиты постоянно или часть своего жизненного цикла обитают непосредственно в тканях растений (включая корни, стебли, листья и генеративные органы), не вызывая в них патологических изменений [Wilson, 1995; Schulz, Boyle, 2005].

Признаки эндофитизма энтомопатогенных аскомицетов зарегистрированы как в естественных условиях, так и в результате искусственной инокуляции растений. Показано, что представители рода *Beauveria* способны к эндофитной колонизации корней, стеблей и листьев более чем сотни видов растений, включая хозяйственно значимые виды [обзоры Vamisile et al., 2018b; Vega, 2018]. Грибы рода *Metarhizium* концентрируются преимущественно в ризосферной зоне растений [Behie et al., 2015], они способны проникать в корни многих травянистых (злаки, бобовые, крестоцветные), древесных и кустарниковых растений [Wyrebek et al., 2011; Sasan, Bidochka, 2012; Behie et al., 2015; Steinwender et al., 2015]. Относительно недавно была доказана способность *Metarhizium* колонизировать также ткани стеблей и листьев паслёновых растений при искусственной инокуляции [Rios-Moreno et al., 2016a; Krell et al., 2018a]. Существенно меньше сведений о спонтанной эндофитии среди представителей других родов ЭГ [Rubini et al., 2005; Vega et al., 2008; Unterseher, Schnittler, 2010; Kwaśna et al., 2016]. Тем не менее, экспериментально доказана возможность колонизации финиковой пальмы, огурца, пшеницы, томата, хлопчатника, риса и сладкого перца грибами *Lecanicillium=Akanthomyces* и *Cordyceps=Paecilomyces=Isaria* [Tian et al., 2004; Gomez-Vidal et al., 2006; Kim et al., 2010; Gurulingappa et al., 2010; Wilberts et al., 2023].

Представления о способах проникновения ЭГ и их развитии в тканях растений рознятся. Предполагается, что ключевую роль в этом процессе играют корневые экссудаты растений. Они обеспечивают хемотропизм как фитопатогенов, так и эндофитов [Afridi et al., 2024]. В качестве химических сигналов обычно выступают сахара, выделяемые корнями растений [Fang, St. Leger, 2010]. На примере *M. robertsii* было показано, что он использует инвертазу MrINV для специфического гидролиза сахарозы до моносахаридов, и хотя *M. robertsii* способен усваивать широкий спектр углеводов, самая высокая скорость прорастания наблюдалась в ответ на моносахариды, присутствующие в корневых экссудатах [Liao et al., 2013; Meng et al., 2021]. Начальный этап установления симбиоза включает адгезию гриба и рост на поверхности корня. Прикрепление осуществляется с помощью ферментов, слизи и специализированных поверхностно-ассоциированных белков (адгезинов и гидрофобин). Эндофиты из разных таксономических групп независимо развили способность колонизировать ткани растения-хозяина. Так, например, *Metarhizium* использует адгезин (Mad2) [Wang,

St. Leger, 2007; Pava-Ripoll et al., 2011], а *Beauveria* или *Trichoderma* используют гидрофобины [Viterbo, Chet, 2006; Zhang et al., 2011]. Было показано, что после внедрения межклеточные гифы *Metarhizium* и *Beauveria* растут ступенчато вокруг клеточных стенок корня [Fang, St. Leger, 2010; Sasan, Bidochka, 2012; Lefort et al., 2016].

В филосфере проникновение эндофитных грибов может быть менее эффективным из-за химических веществ кутикулы листьев, выполняющих роль естественного барьера, а также из-за размера конидий, превышающих размеры устьиц [Posada et al., 2007; Qayyum et al., 2015]. Тем не менее, показано, что после опрыскивания листьев кукурузы суспензией конидий *Beauveria bassiana* ростковые трубки удлинились в гифы, которые проникали внутрь листа через эпидермис на стыке двух эпидермальных клеток, реже через устьичные отверстия [Wagner, Lewis, 2000]. Зарегистрирована колонизация паренхимы листа (рост между паренхимными клетками) и сосудов ксилемы *B. bassiana* [Wagner, Lewis, 2000; Gómez-Vidal et al., 2006; Quesada-Moraga et al., 2006; Griffin, 2007; Landa et al., 2013], причём не было отмечено ни одного случая образования гаусторий.

Ранее было высказано предположение о возможности системного роста гиф от листьев до корней, ведущих к колонизации всего растения [Wagner, Lewis, 2000], однако эта гипотеза не была подтверждена. Так, обработка листьев сорго и кормовых бобов суспензией конидий *B. bassiana* не приводила к колонизации корней [Tefera, Vidal, 2009; Ashmarina et al., 2021]. Вероятно, системная колонизация растительных тканей растущими гифами чаще наблюдается по восходящим путям от корней к стеблям и листьям. В ряде работ описана вертикальная передача для *B. bassiana* от материнского растения к семенам [Quesada-Moraga et al., 2014; Lefort et al., 2016; Sánchez-Rodríguez et al., 2018] хотя механизм, посредством которого *B. bassiana* проникает в семена, требует дальнейшего изучения.

В нескольких исследованиях сообщается, что ЭГ обнаруживаются в растении в течение лишь ограниченного периода времени [Posada et al., 2007; Biswas et al., 2012; Landa et al., 2013; Russo et al., 2015; Renuka et al., 2016; Garrido-Jurado et al., 2017; Rondot, Reineke, 2018]. Снижение уровня колонизации растений ЭГ исследователи часто связывают с присутствием многих других эндофитов, возникающей между ними конкуренцией, микопаразитизмом или воздействием метаболитов. Несмотря на это, некоторые изоляты *M. robertsii* и *Trichoderma harzianum* не проявляют явной враждебности друг к другу, что предполагает возможность применения комбинированных биопестицидов, обладающих более широким спектром действия [St. Leger, Wang, 2020]. Тем не менее, успешность эндофитной колонизации ЭГ необходимо рассматривать с учётом влияния микробиома/эндофитного сообщества, связанного с тем или иным растением.

Уровень естественной колонизации растений ЭГ, как правило, достаточно низкий, что обусловлено в первую очередь низкой плотностью их популяций в почве. Фоновый уровень ЭГ в естественных ценозах и агросистемах зависит от многих факторов, среди которых определяющими являются природно-климатические условия, физико-химические свойства почвы, плотность насекомых-хозяев и агротехника [Klingen et al., 2002; Jaronski, 2007; Clifton et al., 2015, Chertkova et al., 2023]. Нами на примере агроценоза картофельного поля было показано, что колонизация внутренних тканей картофеля при естественной нагрузке ЭГ в почвах на уровне 10^2 – 10^4 колониеобразующих единиц (КОЕ) на 1 г почвы происходит спорадически [Tyurin et al., 2021]. Низкая распространённость *Beauveria* и *Metarhizium* в растительных тканях, вероятно, была обусловлена высокой интенсивностью обработки почвы, которая, как показано ранее, может существенно снижать численность ЭГ [Sosa-Gómez, Moscardi, 1994]. При этом следует отметить, что использование гербицидов и фунгицидов слабо влияет на плотность ЭГ в почве [Bruck, 2009; Clifton, et al., 2015].

При искусственной колонизации растений ЭЭГ перечисленные факторы также оказывают весьма ощутимое влияние, однако, по мнению большинства исследователей на первое место выходит метод инокуляции, подобранный для конкретного вида растений. Подробный анализ публикаций на эту тему обобщён в обзорных статьях [Vamisile et al., 2018b; Ahsan et al., 2024]. Были проанализированы различные методы инокуляции, включая опрыскивание листьев, погружение корней рассады, пролив почвы, обработку семян, прямую инъекцию и др. Показано, что обработка листьев конидиальными суспензиями ЭЭГ является лучшим методом инокуляции на растениях сорго, фасоли, тыквы, виноградной лозы [Tefera, Vidal, 2009; Parsa et al., 2013; Jaber, Salem 2014; Jaber, 2015], инъекция стебля оказалась наиболее подходящим методом для инокуляции кофе и какао [Rubini et al., 2005; Posada et al., 2007], метод погружения корней успешен для колонизации растений томата [Qayyum et al., 2015], табака, кукурузы, пшеницы и сои [Russo et al., 2015]. Пролив почвы суспензией *B. bassiana* показал высокий эффект на маниоке [Greenfield et al., 2016], обыкновенной фасоли [Parsa et al., 2013], пшенице [Sánchez-Rodríguez et al., 2018], сладком перце [Jaber and Araj, 2018] и др. Усиление эндофитизма томата установлено при внесении в почву капсулированной формы *M. brunneum* (в виде гранул с целлюлозой) [Krell et al., 2018c, d].

Сравнительная оценка эффективности трёх способов инокуляции фасоли грибом *B. bassiana* (штамм ББК-1), проведённая нами в лабораторных условиях, показала, что уровень колонизации растений был достаточно высоким и статистически не различался (67, 78 и 78 % соответственно при замачивании семян, проливе почвы и опрыскивании вегетирующих растений). Однако максимальная локализация гриба в корнях и стеблях растений (58 и 42 % соответ-

венно) выявлена при обработке семян [Volkova et al., 2020; Ashmarina et al., 2021]. Мы полагаем, что для полевых экспериментов оптимальным способом инокуляции является именно обработка семян как более технологичный и менее затратный способ, обеспечивающий контакт ЭЭГ с растением на ранней стадии его онтогенеза.

Высокие показатели искусственной колонизации были показаны у растений сорго, выращенных в стерильной почве или вермикулите [Tefera, Vidal, 2009]. Использование стерильных субстратов, хотя и необходимо для ограничения экспериментальных переменных, не имитирует полевые условия, так как автоклавирование оказывает значительное влияние на свойства субстрата. Предполагается, что проникновение эндофитов через почву будет эффективно только в том случае, если микроорганизмы проявят активность в ризосфере и смогут достаточно долго выживать, чтобы иметь возможность колонизировать корни во время контакта [Bruck, 2010]. Лучшая выживаемость конидий *B. bassiana* и *M. robertsii* была показана в нестерильных почвах с высоким уровнем фунгистаза, обусловленного высоким обилием антагонистических бактерий [Chertkova et al., 2023].

Выбор метода инокуляции необходимо четко увязывать с технологией возделывания культуры, трудоёмкостью и целью применения ЭГ, вносимых или наземными вредителями). Применение микоинсектицидов в сельскохозяйственной практике предполагает использование суспензий с титрами не менее 10^6 – 10^7 КОЕ/мл, что сопоставимо с грибной нагрузкой при искусственной инокуляции растений эндофитами. Однако даже при такой нагрузке уровень колонизации растений ЭЭГ зависит от множества факторов, включая: вид, штамм и тип пропагул вносимого гриба; дозу и способ инокуляции; вид, сорт, стадию онтогенеза растения-хозяина и состав микробиома растения; особенности грунта и агротехники; природно-климатические условия и т.д. Комплексный подход в изучении феномена эндофитности ЭГ позволит получить адекватные результаты и оценить реальные эффекты от их применения. Успешность результатов, полученных на лабораторных моделях с использованием стерильных грунтов и/или стерильных растений, может быть излишне оптимистичной и слабо воспроизводимой в полевых условиях. Однако в изучении механизмов взаимодействия ЭГ и растений этот подход, безусловно, оправдан.

Стимулирование роста растений

В исследованиях, посвященных изучению эндофитной компетенции ЭГ, часто отмечается ростостимулирующий эффект в отношении колонизируемых ими растений. Такой эффект установлен для различных систем энтомопатогенный гриб - растение. Наиболее изучаемыми видами ЭЭГ, способствующими росту растений, являются пред-

ставители родов *Beauveria* и *Metarhizium*. Показано, что искусственная инокуляция *B. bassiana* положительно сказалась на росте хлопчатника [Lopez, Sword, 2015], фасоли [Jaber, Enkerli, 2016], маниоки [Greenfield et al., 2016], кукурузы [Tall, Meyling, 2018; Liu et al., 2022], чеснока [Espinoza et al., 2019], острого и сладкого перца [Saragih et al., 2019; Wilberts et al., 2023], огурца [Shaalan et al., 2021], виноградной лозы [Mantzoukas et al., 2021], пшеницы [Gonzalez-Guzman et al., 2021] и др. культур. Многие исследователи показали улучшение усвоения питательных веществ и стимулирование роста растений в результате инокуляции эндофитными грибами рода *Metarhizium* [Elena et al., 2011; Sasan, Bidochka, 2012; Greenfield et al., 2016; Jaber, Enkerli, 2016; Kryukov et al., 2019; Shaalan et al., 2021; Liu et al., 2022]. Имеются отдельные сообщения о ростостимулирующем влиянии *Lecanicillium dimorphum* и *L. cf. psalliotae*, *Akanthomyces* (= *Lecanicillium*) *muscarius Cordyceps* (= *Isaria*) *fumosorosea* [Gomez-Vidal et al., 2009; Wilberts et al., 2023].

Ростостимулирующее действие ЭЭГ обусловлено совокупностью механизмов, среди которых чаще всего рассматривают: увеличение поглощения питательных веществ и воды, поступление дополнительного азота, индукцию растительных белков и гормонов в растениях, а также продукцию вторичных метаболитов как непосредственно в эндофитных грибах, так и в растениях. В последнем случае продукция метаболитов может не только усиливаться, но может происходить «переключение» синтеза за счёт запуска других физиологических процессов, характерных для стресса.

Изменение архитектуры корней в результате ассоциации растений с эндофитными видами *Metarhizium* показаны в ряде работ. Так увеличение длины корней на растениях томата наблюдали Гарсия с соавторами [García et al., 2011]. На растениях сорго зарегистрировано увеличение длины тонких и средних корней, а также увеличение удельной площади корневой системы [Raya-Díaz et al., 2017]. Рост количества корневых волосков и образование боковых корней на фасоли продемонстрировано Сасан и Бидочка [Sasan, Bidochka, 2012]. ЭЭГ снабжают растение-хозяина азотом, полученным из погибших насекомых, в обмен на богатые углеродом вещества, производимые растением в процессе фотосинтеза [Behie et al., 2017]. Показана активная передача азота от трупов насекомых к корням растений через мицелий *Metarhizium* [Behie et al., 2012; Behie, Bidochka, 2014]. Нами было установлено, что использование штаммов *M. robertsii*, неспособных к споруляции на трупах, приводит к более быстрому (но пассивному) потоку минерализованного (нитратного и аммонийного) азота от убитых насекомых к растениям томата [Kryukov et al., 2019]. Крелл и соавторы [Krell et al., 2018a, b] в лабораторных экспериментах показали, что эндофитная колонизация *M. brunneum* способствует увеличению биомассы, росту содержания азота и фосфора, а также повышенной эффективности

использования воды растениями картофеля. Авторы предположили, что *M. brunneum* может смягчать дефицит питательных веществ в почве, способствуя повышению продуктивности растений [Krell et al., 2018b].

Показано, что эндофитная колонизация ЭГ вызывает изменения в растениях на протеомном уровне. Белки, связанные с фотосинтезом и энергетическим обменом, были индуцированы в ответ на инокуляцию финиковых пальм грибами *Beauveria* и *Lecanicillium* [Gomez-Vidal et al., 2009]. Протесты с соавторами [Proietti et al., 2023] показали дифференциальную регуляцию белков, связанную с защитными реакциями, обменом белков-переносчиков кальция/аминокислот, биосинтезом энергетических соединений и гормонов в томатах в ответ на обработку *B. bassiana*.

Кроме того, сами грибы продуцируют целый ряд метаболитов, способных индуцировать ростовые процессы в растениях. Показана продукция индолилуксусной и гиббереллиновой кислот *Paecilomyces formosus*, выделенного из растений огурца [Khan et al., 2012a]. Бэрн с соавторами [Baron et al., 2020] продемонстрировали способность *Purpureocillium lilacinum*, *P. lavendulum* и *Metarhizium marquandii* продуцировать индолилуксусную кислоту и солубилизовать фосфор из фторапатита. Выбранные штаммы были протестированы на растениях сои, фасоли и кукурузы и оказали положительное влияние на ростовые параметры инокулированных растений.

Следует отметить, что стимуляция роста растений ЭЭГ значительно варьирует и зависит от используемого вида или штамма, способа инокуляции, продолжительности и интенсивности колонизации растений, а также от доступности питательных веществ в почве [Jaber, Enkerli, 2017; Krell et al., 2018b; Tall, Meyling, 2018]. Индукция положительных ростовых эффектов, опосредованных ЭЭГ, была отмечена даже при ограниченной колонизации, что указывает на то, что длительная системная колонизация не всегда требуется [Parsa et al., 2018; Tall, Meyling, 2018].

Повышение стрессоустойчивости растений

Грибные эндофиты играют важную роль в экосистемах, защищая растения от многих биотических и абиотических стрессов, повышая их устойчивость и помогая растениям адаптироваться к новым средам обитания [Gowtham et al., 2024]. Индукция устойчивости к фитофагам, фитопатогенам и неблагоприятным факторам внешней среды, опосредованная в том числе и симбиотрофными грибами-эндофитами получила название «защитный прайминг». В качестве индукторов устойчивости могут выступать вторичные метаболиты, продуцируемые эндофитами [Kabashnikova, 2020]. Механизмы повышения стрессоустойчивости растений за счёт эндофитов имеют в основе общие принципы, зачастую действуют ад-

дитивно и синергетически, обеспечивают полифункциональный защитный эффект. Применение ЭЭГ можно рассматривать в качестве инновационных и экологически чистых инструментов в управлении стрессом растений.

ЗАЩИТА ОТ ФИТОФАГОВ

Присутствие в растениях ЭЭГ во многих случаях может оказывать негативное влияние на насекомых-фитофагов, что проявляется как в прямом снижении численности, плодовитости и скорости развития насекомых, так и в косвенном – повышении устойчивости растений к фитофагам или привлечении их естественных врагов, что в конечном счёте также приводит к уменьшению повреждения растений [Panwar, Szczepaniec, 2024]. Не исключено, что у колонизированных грибами растений также может происходить выработка репеллентов.

Показано, что эндофитная колонизация мака снотворного *B. bassiana* сокращает численность орехотворки *Iraella luteipes*, почти на 70 % [Quesada-Moraga et al., 2009]. Уровень смертности бахчевой тли *Aphis gossypii* на хлопчатнике, обработанном эндофитными штаммами *Purpureocillium lilacinum* и *B. bassiana* был выше по сравнению с контролем на 50 % и 77 % соответственно [Lopez et al., 2014]. Нами показано, что на колонизированных *B. bassiana* растениях сладкого перца и кормовых бобов численность персиковой тли *Myzus persicae* была достоверно ниже в сравнении с контролем в 4,2 и 1,5 раза соответственно [Tomilova et al., 2022]. Эндофитная колонизация банана *B. bassiana* привела к почти 60 % смертности взрослых особей бананового корневого долгоносика *Cosmopolites sordidus* [Akello et al., 2008]. У американской кукурузной совки *Helicoverpa zea*, питавшейся хлопчатником, обработанным *B. bassiana* и *P. lilacinum*, выживаемость гусениц была на 30 % и 11 % ниже соответственно, чем у особей, потреблявших необработанные растения [Lopez et al., 2015]. Аналогично, при кормлении личинок томатной минирующей моли *Tuta absoluta* листьями томата, колонизированными *B. bassiana*, до имаго дожили только 16 % особей, а в контроле этот показатель достигал около 66 % [Klieber, Reineke, 2016]. Листья растений картофеля, инокулированного *B. bassiana*, были также патогенны для личинок картофельной клубневой моли *Phthorimaea operculella* [Zhang et al., 2023]. Эндофитная колонизация *B. bassiana* белого джута существенно уменьшила зараженность стеблевым долгоносиком *Apion corchori* [Biswas et al., 2013]. На бобах, инокулированных несколькими видами энтомопатогенных грибов, включая *B. bassiana*, наблюдалось существенное снижение количества куколок и взрослых особей южноамериканского листового минёра *Liriomyza huidobrensi* [Akutse et al., 2013].

Как отмечено выше, ЭЭГ могут влиять не только на снижение выживаемости фитофагов, но и на их плодовитость. Снижение репродуктивной способ-

ности может быть обусловлено тем, что ЭЭГ оказывают отрицательное влияние на питание и развитие насекомых-вредителей. Показано, что эндофитная колонизация кукурузы *B. bassiana* и *Metarhizium anisopliae* приводила к снижению плодовитости совки *Spodoptera frugiperda* на 30–40 % в сравнении с контролем [Altaf et al., 2023]. Размножение бахчевой тли на листьях хлопчатника, инокулированных грибами *B. bassiana* и *Lecanicillium lecanii*, снижалось на 61 % и 57 % соответственно в сравнении с контролем [Gurulingappa et al., 2010]. При питании растениями фасоли, инокулированными тремя видами энтомопатогенов (*B. bassiana*, *Isaria fumosorosea* и *L. lecanii*), наблюдалось значительное снижение скорости развития личинок, уменьшение продолжительности жизни взрослых особей и плодовитости паутинового клеща *Tetranychus urticae* для всех энтомопатогенов по сравнению с контрольными растениями [Dash et al., 2018]. Кроме того, авторами было обнаружено, что отрицательные эффекты развития фитофага переносились и на второе поколение вредителя, питавшегося неинокулированными грибами растениями.

Также имеются данные о том, что ЭЭГ могут снижать скорость развития насекомых, не вызывая смертности. Например, прирост массы тела австралийской саранчи *Chortoicetes terminifera* снижался до 60 % при потреблении пшеницы, колонизированной *B. bassiana* [Gurulingappa et al., 2010]. Показано, что средний относительный рост гусениц совки-ипсилон *Agrotis ipsilon* отрицательно коррелировал с долей листьев кукурузы, инокулированных *M. robertsii*, которыми они питались [Ahmad et al., 2020]. Проведённые нами исследования показали, что при выкармливании личинок младших возрастов перелётной *Locusta migratoria* и пустынной саранчи *Shistocerca gregaria* листьями пшеницы, инокулированной *B. bassiana*, к 18-м суткам после начала эксперимента доля личинок старших возрастов была существенно ниже в сравнении с контролем [Levchenko et al., 2020].

Колонизация ЭЭГ может не только напрямую влиять на популяции вредителей за счёт снижения выживаемости, подавления размножения и ухудшения развития, но и косвенно, через повышение устойчивости самих растений к фитофагам. Например, в результате эндофитной колонизации финиковой пальмы несколькими видами ЭГ, включая *B. bassiana* и *Lecanicillium dimorphum* было обнаружено, что в её листьях наблюдалось повышение концентрации белков, связанных с устойчивостью растений или реакцией на стресс [Gómez-Vidal et al., 2009]. В данной работе сообщается об изменениях в обилии белков, участвующих в фотосинтезе, таких как белок PsbO, предшественник 33-кДа субъединицы хлоропластного фотосинтетического комплекса окисления воды. Этот белок играет решающую роль в стабилизации кластера Mn и модулировании потребностей Ca²⁺ и Cl⁻ для выделения кислорода в фотосистеме II. Полученные результаты свидетельствуют о том, что эндофитная колонизация ЭГ может привести к

усилению защитных реакций на протеомном уровне за счёт модуляции метаболических путей растения и улучшения общего его состояния.

Другое потенциальное косвенное воздействие ЭЭГ на фитофагов может быть связано с синтезом грибами вторичных метаболитов непосредственно внутри растения. Так, имеются данные о продукции деструксинов *in planta* в коровьем горохе (вигне), колонизированном *M. robertsii* [Golo et al., 2014]. Деструксин А был также обнаружен в листьях картофеля и дыни после инокуляции несколькими штаммами *M. brunneum* [Garrido-Jurado et al., 2017; Ríos-Moreno et al., 2016b]. Хорошо известно, что эти соединения играют важную роль в процессе патогенеза ЭГ, и возможно, что их присутствие в растениях способно оказывать негативное влияние на фитофагов.

Колонизация растений ЭЭГ может вызывать антифидантный эффект. Так показано, что колонизация растений томата *B. bassiana* приводила к снижению их привлекательности для белокрылки *Bemisia tabaci* в сравнении с контрольными растениями. В анализе Y-образного ольфактометра 80,5 % имаго выбрали неинокулированные растения [Wei et al., 2020]. Это в значительной степени может быть обусловлено тем, что в результате эндофитной колонизации грибами растения могут изменять состав летучих соединений, способных повышать их устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам [González-Mas et al., 2021]. Сообщается, что некоторые из этих соединений способны привлекать естественных врагов, тогда как другие обладают антимикробными свойствами. Так, хлопчатник, колонизированный *B. bassiana*, выделял более высокие концентрации деканала и кариофиллена, которые обычно вырабатываются растениями, заселёнными табачной совкой *Heliothis virescens*. Было показано, что эти летучие соединения приводят к повышению численности паразитоида личинки данного вредителя *Microplitis croceipes* [Morawo, Fadamiro, 2016]. Баттаглия с соавторами [Battaglia et al., 2013] сообщают о том, что за счёт изменения состава летучих веществ колонизация корней томата *Trichoderma longibrachiatum* повышает привлекательность растений для естественных врагов тли *Macrosiphum euphorbiae* — хищного клопа *Macrolophus pygmaeus* и паразитоида *Aphidius ervi*. Приведённые факты свидетельствуют о том, что эндофиты могут оказывать положительное влияние на консументов второго порядка.

Наряду с сообщениями о снижении численности и плодовитости фитофагов имеются сведения и об отсутствии видимого эффекта или даже увеличении численности фитофагов на растениях, обработанных ЭЭГ. Например, эндофитная колонизация *M. anisopliae* конских бобов, не оказала существенного влияния на выживаемость гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* [Akello et al., 2012]. При инокуляции сои грибом *B. bassiana* заметных эффектов в снижении популяции соевой тли *Aphis glycines* также не выявлено, а на растениях, ино-

кулированных *M. brunneum*, численность популяции тли даже увеличилась [Clifton et al., 2018]. Инокуляция арабидопсиса *B. bassiana* не влияла на развитие капустной моли *Plutella xylostella* и на популяцию персиковой тли *Myzus persicae* [Raad et al., 2019], также колонизация бахчевых *B. bassiana* и *M. brunneum* не повлияла на популяцию хлопковой тли *Aphis gossypii* [González-Mas et al., 2019a,b]. Интересные результаты были получены Йенсен с коллегами: инокуляция бобов грибом *B. bassiana* (опрыскивание листьев и инокуляция семян) не привела к различиям в плодовитости тлей первого поколения, однако во втором поколении на растениях, обработанных *B. bassiana*, тля произвела значительно больше личинок, чем на контрольных растениях [Jensen et al., 2019].

В отношении хищных насекомых и паразитоидов также встречаются данные о негативном влиянии некоторых эндофитных грибов. Эндофиты могут влиять на сложные мультитрофические взаимодействия, включающие растения, насекомых-вредителей и естественных врагов, в связи с чем важно учитывать потенциальное негативное воздействие, которое они могут оказать на консументов второго порядка [Bultman et al., 1997; Omacini et al., 2001]. Например, удаление грибного эндофита из рода *Neotyphodium* привело к 8-кратному увеличению общей плотности паразитированных представителями сем. Aphidiidae особей черёмухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi*, по сравнению с участками, колонизированными эндофитами [Bultman et al., 1997]. Присутствие *Acremonium coenophialum* оказало отрицательное влияние на рост и выживание двух паразитоидов *Euplectrus comstockii* и *Euplectrus plathypenae* [Omacini et al., 2001].

Исследования влияния эндофитной колонизации растений ЭГ на нецелевую фауну членистоногих, включая почвенную, носят фрагментарный характер. Показано, что обработка семян конских бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* не оказывала негативного влияния как на численность почвенных микроартропод, включая клещей (Mesostigmata, Oribatida, Astigmata, Prostigmata) и ногохвосток (Collembola), так и на структуру их сообществ [Novgorodova et al., 2022; Lyubechanskii et al., 2023]. При этом известно, что возбудители микозов патогенны для представителей большинства групп почвенных микроартропод, в частности клещей Astigmata, Oribatida, Prostigmata и Mesostigmata [Dogan et al., 2017; Chandler et al., 2000]. Эти результаты свидетельствуют о том, что изменения в структуре пищевых связей под влиянием ЭЭГ могут повлиять на успешность контроля популяций фитофагов естественными врагами. Сложная связь между ЭЭГ, растениями-хозяевами, фитофагами и нецелевой фауной членистоногих подчеркивает многогранное воздействие эндофитов на трофические взаимодействия в экосистемах. Хотя использование ЭЭГ в качестве агентов биологического контроля имеет большие перспективы, крайне важно учи-

тывать потенциальное негативное воздействие на естественных врагов и другую нецелевую фауну. Для обеспечения успешного внедрения эндофитных грибов в комплексные программы борьбы с вредителями необходимо тщательное изучение этих нецелевых эффектов и разработка стратегий по их смягчению.

Представленные несоответствия в реакции членистоногих на ЭЭГ могут быть обусловлены биологическими и физиологическими особенностями, как самих растений, так и фитофагов. В литературе отмечена непоследовательность воздействия эндофитных форм грибов на насекомых, что является следствием сложных взаимоотношений в системе эндофит - растение - фитофаг - естественные враги [Jaber, Vidal, 2010; Suryanarayanan, 2013; Gange et al., 2019].

Vega [Vega, 2018] сформулировал несколько сценариев влияния ЭЭГ на численность фитофагов:

- инокуляция растений энтомопатогеном приводит к колонизации, либо с индукцией защитных сил растений, либо без индукции, не затрагивая насекомых;

- колонизация индуцирует защитные силы растений (например, пути салициловой и/или жасмоновой кислот), с негативным воздействием на насекомых. В этом сценарии эффект является косвенным, то есть опосредованным энтомопатогеном, но не вызванным им;

- другие эндофиты реагируют на инокуляцию энтомопатогеном различными способами, например, производством метаболитов, которые индуцируют защитные механизмы растений. Это также пример косвенного воздействия;

- возможно, некоторые естественные эндофиты реагируют на инокуляцию энтомопатогеном путём производства метаболитов, которые оказывают непосредственное негативное влияние на насекомых;

- колонизация энтомопатогенным грибом приводит к продукции метаболитов самим энтомопатогеном, вызывая прямое негативное воздействие на насекомое.

Надо отметить, что ни один из этих сценариев не предполагает заражения насекомых энтомопатогеном [Vega, 2018]. И действительно, в литературе за крайне редким исключением не сообщалось о наличии классического микоза насекомых, питающихся инокулированными ЭЭГ растениями [Gange et al., 2019].

ЗАЩИТА ОТ ФИТОПАТОГЕНОВ

За последние два десятилетия всё больше исследований демонстрируют способность различных видов ЭЭГ подавлять развитие фитопатогенов и снижать симптомы болезней растений [Bamisile et al., 2018a; Jaber, Ownley, 2018; Vega, 2018]. Убедительные результаты получены при колонизации растений ЭГ (*Beauveria*, *Metarhizium* и *Lecanicillium*) на моделях с фитопатогенами, имеющих различную трофическую специализацию (от факультативных до обли-

гатных паразитов): *Botrytis cinerea* - томат [Gupta et al., 2022]; *Pythium myriotylum* и *Rhizoctonia solani* - томаты и хлопок [Ownley et al., 2008]; *Fusarium* spp. - сладкий перец [Jaber, Alananbeh, 2018]; *Fusarium graminearum* - кукуруза [Rivas-Franco et al., 2020]; *Verticillium dahliae* - подсолнечник [Miranda-Fuentes et al., 2020]; *Sphaerotheca fuliginea* - огурец [Kim et al., 2010]; *Plasmopara viticola* - виноград [Jaber, 2015]; *Phytophthora infestans* - картофель [Maksimov et al., 2015]; Вирус жёлтой мозаики - кабачок [Jaber, Salem, 2014]; *Xanthomonas euvesicatoria*, *Oidium neolycopersici* и *Leveillula taurica* - томат [Gupta et al., 2022]. Нами также зафиксировано достоверное снижение поражения картофеля ризоктониозом [Tomilova et al., 2020; Shadyaeva et al., 2023, 2025] и кормовых бобов корневыми гнилями [Ashmarina et al., 2021, 2022] в результате обработки ЭГ (*Beauveria* и *Metarhizium*) семенного и посадочного материала, причём эксперименты проведены в полевых условиях, приближенных к производственным.

Предполагается, что снижение заболеваемости растений связано как с прямым действием ЭЭГ на патогены посредством конкуренции, антибиоза и микопаразитизма, так и с косвенным — через индукцию иммунных реакций растений [Latz et al., 2018; Ahmed et al., 2020]. Вероятно, в большинстве случаев несколько механизмов могут быть задействованы одновременно. Так, на примере *M. brunneum*, было продемонстрировано, что он задерживает колонизацию корней рапса *Verticillium longisporum* за счёт прямой конкуренции, а также из-за изменения реакции растения на патоген (эндофит локально активизирует ключевые защитные гормоны в сигнальных путях салициловой и абсцизовой кислот) [Posada-Vergara et al., 2023].

Недавние исследования показали, что энтомопатогенные грибы преимущественно локализуются в ризосфере и ризоплане, где происходит активный обмен азотом, углеродом и другими элементами между растением и ЭГ [St. Leger, Wang, 2020; Barelli et al., 2022]. Предполагается, что именно в этих зонах ЭЭГ вступают в конкурентные взаимоотношения с бактериями и другими грибами, в том числе фитопатогенными. Ингибирующая активность *Beauveria* и *Metarhizium* в отношении различных фитопатогенов показана в исследованиях по совместному культивированию грибов *in vitro* [Sasan, Bidochka, 2013; Shternshis et al., 2014; Gothandapani et al., 2015; Barra-Bucarei et al., 2020]. Нами установлено ингибирование роста грибных фитопатогенов *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Rhizoctonia* sp., *Bipolaris sorokiniana* и *B. cinerea* штаммом ББК-1 *B. bassiana* и его реизолятом, выделенным из бобовых [Ashmarina, 2021]. Также зафиксирована антагонистическая активность штаммов П-72 *M. robertsii* и Cap-31 *B. bassiana* по отношению к *R. solani*, выражающаяся в подавлении роста воздушных гиф и ингибировании образования склероциев фитопатогена [Tomilova et al., 2020; Shaldyaeva et al., 2023].

Ключевая роль в подавлении роста широкого круга конкурентов отводится вторичным метаболитам ЭЭГ, таким как антибиотики, биоактивные летучие органические соединения (ЛОС), ферменты и токсины. Экспериментально доказано, что метаболиты, содержащиеся в фильтратах культуральных жидкостей ЭГ, снижают прорастание конидий *F. solani* [Sasan, Bidochka, 2013] и *Verticillium dahliae* [Lozano-Tovar et al., 2017]. Установлено, что *B. bassiana* вырабатывает противогрибной пептид (BbAFP1), который локализуется в клеточной стенке конидий, затем по мере их прорастания пептид высвобождается в окружающую среду, где ингибирует рост конкурирующих грибов, в частности, подавляет рост *Alternaria brassicae* [Tong et al., 2020]. Биологически активные метаболиты (пептиды, аранозин, А и фаринголеин), обладающие антиоомицетной активностью, были выделены из экстрактов *Isaria farinosa* [Putri et al., 2014]. Показано, что *M. robertsii* продуцирует ряд антимикробных метаболитов (гевольевая кислота, устилагинин, индиготид, псевротин, гидроксисалацин), которые не требуются для заражения насекомых-хозяев, однако позволяют грибу подавлять бактерии и эффективно адаптироваться в различных средах [Sun et al., 2022a, b]. Наряду с этими метаболитами грибы рода *Metarhizium* производят целый спектр ЛОС, активно подавляющих развитие конкурентных грибов и бактерий, в том числе фитопатогенных [Hummadi et al., 2022].

Некоторые метаболиты эндофитных грибов выступают в качестве сигнальных молекул и вызывают широкий спектр защитных реакций растений, связанных с формированием индуцированной устойчивости растений к патогенам с различной трофической специализацией. Колонизированные эндофитами растения (праймированные растения) переходят в состояние готовности для более быстрого и/или сильного ответа на атаку возбудителей болезней растений [Gao et al., 2010]. Известны две наиболее четко различимые формы индуцированной устойчивости — системная приобретённая устойчивость и индуцированная системная устойчивость, которые различаются по природе задействованных элиситоров и регуляторных путей [Kabashnikova, 2020]. Системная приобретённая устойчивость, вызванная воздействием на растение биотических элиситоров (биотрофной инфекции) зависит от фитогормона салицилата (салициловой кислоты). Индуцированная системная устойчивость опосредована действием специфических эндофитных микроорганизмов, некротрофных патогенов и насекомых, зависит от фитогормонов этилена и жасмоната (жасмоновой кислоты). Однако, как показывают результаты исследований, оба иммунных ответа тесно взаимосвязаны на молекулярно-генетическом уровне при воздействии ЭЭГ. Продемонстрирована вовлечённость путей жасмоновой и салициловой кислот при эндофитной колонизации *Beauveria* [Raad et al., 2019; Qin et al., 2021] и *Metarhizium* [Ahmad, et al., 2020; Cotes et al., 2020; Rivas-Franco et al., 2020; Posada-Vergara et al., 2023]. Иида с соавторами показа-

ли, что обработка огурца биоинсектицидом Botanigard на основе штамма ГНА *B. bassiana* способствовала формированию устойчивости растений к мучнистой росе *Podosphaera xanthii* и индуцировала накопление салициловой кислоты в листьях [Iida et al., 2023]. Следует отметить, что активация защитных генов не всегда приводит к резкому повышению содержания регулируемых ими компонентов в тканях растений. Так, Раад с соавторами [Raad et al., 2019] регистрировали активацию генов, связанных с синтезом компонентов сигнальных путей фитоалексина, жасмоновой и салициловой кислот в ответ на колонизацию *B. bassiana* растений *Arabidopsis thaliana* и повышение устойчивости растений к *Sclerotinia sclerotiorum*, при этом повышенного содержания исследуемых веществ в листьях не было установлено [Raad et al., 2019].

В ответ на атаку патогена растение обычно увеличивает продукцию активных форм кислорода (АФК), токсичных не только для паразита, но и для самого хозяина. АФК оказывают существенное влияние на физиологические процессы в растениях, что в конечном итоге может привести к снижению продуктивности или даже к гибели растения. Инкуляция эндофитными грибами может активировать устойчивость к фитопатогенам как через локальный окислительный взрыв [Nchu et al., 2022], так и путём образования антиоксидантных метаболитов растений, участвующих в защитных реакциях, включая алкалоиды, фенолы, флавоноиды и др. [Sharma, Singh 2021]. Кроме того, в ответ на эндофитную колонизацию в растениях часто регистрируют повышение активности антиоксидантных ферментов (пероксидазы, каталазы, супероксиддисмутаза, полифенолоксидазы и др.) [Maksimov et al., 2015; Prabhakarthykeyan et al., 2017; Tomilova et al., 2021; Nchu et al., 2022]. Эти ферменты смягчают действие окислительного стресса, а также участвуют в биосинтезе фитоалексинов, лигнина и суберина, способствуют укреплению клеточных стенок и позволяют растению противостоять атаке патогенов [Passardi et al., 2004; Maksimov et al., 2011].

Таким образом, накоплен богатый экспериментальный материал, демонстрирующий положительное влияние эндофитного праймирования растений с использованием ЭГ. Однако остаётся неясным механизм распознавания растением грибных мутуалистов и паразитов. Для понимания этого процесса необходимы дополнительные детальные исследования.

ПОВЫШЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССАМ

Абиотические стрессы, такие как засуха, экстремальные температуры и засоление представляют собой серьёзную угрозу для агроэкосистем. В отличие от устойчивых растений, имеющих сложный комплекс адаптаций для роста и развития в неблагоприятных условиях окружающей среды (например: галофиты – солеустойчивые или ксерофиты – устой-

чивые к засухе растения), ответ чувствительных растений определяется преимущественно активацией отдельных стресс-индуцируемых защитных реакций. Однако сбалансированность работы таких реакций быстро нарушается и происходит разупорядочение обмена веществ, приводящее к повреждающему воздействию. Эндифитные грибы, находящиеся в ассоциации с растениями, способны снижать негативное влияние стрессоров через активацию системной резистентности, повышенный уровень полезных метаболитов, активацию антиоксидантной системы и модулирование фитогормонов роста растений [Gupta et al., 2021].

Существует множество работ, свидетельствующих о повышении засухо- и солеустойчивости растений, колонизированных грибами рода *Alternaria*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Candida*, *Stemphylium*, *Penicillium* и *Piriformospora* [Khan et al., 2013; Azad, Kaminskyj, 2016; Ghorbani et al., 2018; Lubna et al., 2018; Abdelaziz et al., 2019; Morsy et al., 2020; Rouphael et al., 2020; Ali et al., 2022; Jan et al., 2022; Siddiqui et al., 2022]. Однако некоторые представители этих родов могут выступать в качестве факультативных паразитов растений. Так, например, хорошо известна патогенность многих видов *Alternaria*, вызывающих пятнистости. В этом смысле ЭЭГ имеют явные преимущества, хотя исследования влияния энтомопатогенных грибов на повышение стрессоустойчивости колонизированных ими растений до сих пор немногочисленны. Повышение засухоустойчивости в результате эндифитной колонизации *B. bassiana* показано на растениях капусты [Dara et al., 2017], кукурузы [Kuzhuppillymyal-Prabhakaranikutty et al., 2020], лука [Gana et al., 2022] и саженцев дуба [Fergus et al., 2019]. Отмечен положительный эффект от инокуляции *M. anisopliae* и *Paecilomyces formosus* на рост сои и огурца в условиях засоления [Khan et al., 2012a, b]. Установлена способность изолята *Metarhizium pinghaense* снижать солевой стресс у растений томата в условиях питомника и горшечной культуры [Chaudhary et al., 2023]. Смягчение негативного влияния солевого стресса при эндифитной колонизации *B. bassiana* установлено на растениях риса [Akter et al., 2023] и картофеля [Tomilova et al., 2023b].

Ослабление негативного влияния стрессоров проявляется в нормализации ростовых процессов колонизированных энтомопатогенными грибами растений. Кужуппиллимьял-Прабхакаранкутти с соавторами [Kuzhuppillymyal-Prabhakaranikutty et al., 2020] показали, что в условиях засухи растения кукурузы, обработанные тремя штаммами *B. bassiana*, зацвели на одну-две недели раньше. Растения риса, обработанные *B. bassiana*, демонстрировали увеличение содержания фотосинтетических пигментов и площади листьев, что приводило к усилению роста в условиях солевого стресса [Akter et al., 2023]. Хан с соавторами [Khan et al., 2012a] показали, что в условиях засоления инокуляция *P. formosus* значительно увеличивала длину побегов огурца и сопутствующие

характеристики роста по сравнению с контрольными растениями.

Повышение стрессоустойчивости колонизированных грибами растений авторы связывают в первую очередь с преодолением окислительного стресса. Так в условиях засоления отмечено значительное снижение содержания продуктов перекисного окисления липидов (малонового диальдегида и перекиси водорода) в тканях растений, колонизированных энтомопатогенными грибами [Khan et al., 2012b; Akter et al., 2023]. Нами также было показано статистически достоверное снижение уровня малонового диальдегида в листьях картофеля, обработанного *B. bassiana* при засолении [Tomilova et al., 2023b].

В качестве антиоксидантов выступают ферменты (каталаза, аскорбатпероксидаза, пероксидаза, глутатион-S-трансфераза, супероксиддисмутаза) а также неферментативные компоненты, регулирующие баланс образования и удаления активных форм кислорода (пролин, фенолы и флавоноиды). Рост активности антиоксидантных ферментов у инокулированных энтомопатогенными грибами растений зафиксирован в условиях солевого стресса [Khan et al., 2012a, b; Akter et al., 2023; Tomilova et al., 2023b], а также при водном дефиците [Gana et al., 2022]. Накопление в тканях пролина на фоне стресса отмечено при эндифитной колонизации *B. bassiana* [Akter et al., 2023; Tomilova et al., 2023b] и *P. formosus* [Khan et al., 2012a]. Обработка грибами приводила к увеличению содержания фенолов и флавоноидов на фоне повышения устойчивости растений к осмотическому стрессу [Khan et al., 2012b; Gana et al., 2022; Chaudhary et al., 2023; Akter et al., 2023]. Причём повышение уровня антиоксидантов в тканях колонизированных ЭЭГ растений исследователи часто регистрируют и без дополнительного стрессового влияния [Tomilova et al., 2021; Nchu et al., 2022; Qiao et al., 2023].

Реакция растений на стресс во многом определяется балансом фитогормонов. В ряде работ авторы доказывают, что повышение устойчивости растений к абиотическим стрессам обусловлено изменением продукции фитогормонов в присутствии энтомопатогенных грибов (например, *M. anisopliae* и *P. formosus*). Так, Хан с соавторами [Khan et al., 2012a, b] связывают эффект по смягчению окислительного стресса с активацией продукции жасмоновой кислоты и эндогенной гиббереллиновой кислоты, а также снижение уровня абсцизовой кислоты в эндифит-ассоциированных растениях.

Заключение

Таким образом, эндифитные энтомопатогенные грибы могут существенно воздействовать на динамическую систему насекомое - кормовое растение, определяя физиологический статус как продуцента, так и консумента. В итоге, ЭЭГ с одной стороны могут значительно влиять на распространение насекомых в природных экосистемах и агролашафтах, на

их онтогенез и динамику численности, с другой — на продуктивность растений, их устойчивость к фитопатогенам и другим стрессирующим факторам. Также стоит отметить, что данная группа микроорганизмов может менять состав и структуру микробиома почвы, растений и насекомых. При этом, многие вопросы, связанные с особенностями персистирования грибов в экосистемах, в частности в растениях, связанные с изменениями биологических свойств самих грибов при смене трофического режима остаются открытыми. Более глубокое понимание взаимоотношений между растением-хозяином, эндофитным грибом, насекомыми и фитопатогенами может помочь раскрыть дополнительный потенциал ЭЭГ в растениеводстве. На основе проведённого анализа литературы мы полагаем, что необходимо учитывать всю совокупность выявленных положительных эффектов и проблем, в том числе связанных с применением ЭЭГ в качестве полифункциональных средств защиты растений. Несмотря на некоторые ограничения, потенциал применения эндофитов из числа энтомопатогенных грибов выглядит многообещающим.

Благодарности

Работа выполнена по проектам Госзаданий № FWGS-2021-0001 и № FGEU-2025-0003.

References

- Abdelaziz M.E., Abdelsattar M., Abdeldaym E.A., Atia M.A.M., Mahmoud A.W.M., Saad M.M., Hirt H. 2019. *Piriformospora indica* alters Na⁺/K⁺ homeostasis, antioxidant enzymes and LeNHX1 expression of greenhouse tomato grown under salt stress // *Scientia Horticulturae*. Vol.256. 108532.
- Afridi M.S., Kumar A., Javed M.A., Dubey A., de Medeiros F.H.V., Santoyo G. 2024. Harnessing root exudates for plant microbiome engineering and stress resistance in plants // *Microbiological Research*. Vol.279. 127564.
- Ahmad I., del Mar Jiménez-Gasc M., Luthe D.S., Shakeel S.N., Barbercheck M.E. 2020. Endophytic *Metarhizium robertsii* promotes maize growth, suppresses insect growth, and alters plant defense gene expression // *Biological Control*. Vol.144. 104167.
- Ahmed A., Munir S., He P, Li Y., He P, Yixin W., He Y. 2020. Biocontrol arsenals of bacterial endophyte: An imminent triumph against clubroot disease // *Microbiological Research*. Vol.241. 126565.
- Ahsan S.M., Injamum-Ul-Hoque M., Das A.K., Rahman M.M., Mollah M.M.I., Paul N.C., Choi H.W. 2024. Plant-Entomopathogenic fungi interaction: recent progress and future prospects on endophytism-mediated growth promotion and biocontrol // *Plants*. Vol.13. No.10. 1420.
- Akello J., Dubois T., Coyne D., Kyamanywa S., 2008. Effect of endophytic *Beauveria bassiana* on populations of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus*, and their damage in tissue-cultured banana plants // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol.129. P.157–165.
- Akello J., Sikora R. 2012. Systemic acropetal influence of endophyte seed treatment on *Acyrtosiphon pisum* and *Aphis fabae* offspring development and reproductive fitness // *Biological Control*. Vol.61. P.215–221.
- Akter T., Mimma A.A., Haque M.A., Hossain M.M., Ghosh T.K., Zinan N., Chowdhury Z.H., Islam S.M.N. 2023. Seed priming with *Beauveria bassiana* improves growth and salt stress response in rice // *Environmental and Experimental Botany*. Vol.213. 105427.
- Akutse K., Maniania N., Fiaboe K., Van den Berg J., Ekese S. 2013. Endophytic colonization of *Vicia faba* and *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) by fungal pathogens and their effects on the life-history parameters of *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) // *Fungal Ecology*. Vol.6. P.293–301.
- Ali R., Gul H., Rauf M., Arif M., Hamayun M., Husna, Khilji S.A., Ud-Din A., Sajid Z.A., Lee I.J. 2022. Growth-promoting endophytic fungus (*Stemphylium lycopersici*) ameliorates salt stress tolerance in maize by balancing ionic and metabolic status // *Frontiers in Plant Science*. Vol.13. 890565.
- Altaf N., Ullah M.I., Afzal M., Arshad M., Ali S., Rizwan M., Al-Shuraym L.A., Alhelaify S.S., Sayed S. 2023. Endophytic colonization by *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in maize plants affects the fitness of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) // *Microorganisms*. Vol.11. 1067.
- Ashmarina L.F., Lednev G.R., Tomilova O.G., Sadokhina T.A., Bakshaev D.Y., Levchenko M.V., Volkova N.S., Tyurin M.V., Danilov V.P., Glupov V.V. 2021. Effect of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* on the development of faba bean (*Vicia faba*) diseases in the field conditions // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. Vol.499. No.1. P.260–265.
- Ashmarina L.F., Sadokhina T.A., Ermohina A.I., Danilov V.P., Tomilova O.G., Tyurin M.V., Glupov V.V. 2022. Effect of entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* on disease incidence of faba beans (*Vicia faba* L.) in field conditions // *Agricultural and Biological Research*. Vol.38. No.6. P.371–378.
- Azad K., Kaminskyj S. 2016. A fungal endophyte strategy for mitigating the effect of salt and drought stress on plant growth // *Symbiosis*. Vol.1. P.73–78.
- Bamisile B.S., Akutse K.S., Siddiqui J.A., Xu Y. 2021. Model application of entomopathogenic fungi as alternatives to chemical pesticides: prospects, challenges, and insights for next-generation sustainable agriculture // *Frontiers in Plant Science*. Vol.30. No.12. 741804.
- Bamisile B.S., Dash C.K., Akutse K.S., Keppanar R., Afolabi O.G., Hussain M., Qasim M., Wang L. 2018b. Prospects of endophytic fungal entomopathogens as biocontrol and plant growth promoting agents: An insight on how artificial inoculation methods affect endophytic colonization of host plants // *Microbiological Research*. Vol.217. P.34–50.
- Bamisile B.S., Dash C.K., Akutse K.S., Keppanar R., Wang L. 2018a. Fungal endophytes: beyond herbivore management // *Frontiers in Microbiology*. Vol.9. 544.
- Barelli L., Behie S.W., Hu S., Bidochka M.J. 2022. Profiling destruxin synthesis by specialist and generalist *Metarhizium* insect pathogens during coculture with plants // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol.88. No.12. e0247421.
- Barelli L., Moonjely S., Behie S.W., Bidochka M.J. 2016. Fungi with multifunctional lifestyles: endophytic insect pathogenic fungi // *Plant Molecular Biology*. Vol.90. P.657–664.
- Baron N.C., Pollo A.D., Rigobelo E.C. 2020. *Purpureocillium lilacinum* and *Metarhizium marquandii* as plant growth-promoting fungi // *PeerJ*. Vol.8. 25.
- Barra-Bucarei L., Iglesias A.F., Gonzalez M.G., Aguayo S.G., Carrasco-Fernández J., Castro J.F., Campos O.J. 2020. Antifungal activity of *Beauveria bassiana* endophyte against *Botrytis cinerea* in two solanaceae crops // *Microorganisms*. Vol.8. No.1. 65.
- Battaglia D., Bossi S., Cascone P., Digilio M.C., Prieto J.D., Fanti P. 2013. Tomato below ground–above ground interactions: *Trichoderma longibrachiatum* affects the performance of *Macrosiphum euphorbiae* and its natural antagonists // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. Vol.26. P.1249–1256.
- Behie S.W., Bidochka M.J. 2014. Ubiquity of insect-derived nitrogen transfer to plants by endophytic insect-pathogenic fungi: an additional branch of the soil nitrogen cycle // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol.80. P.1553–1560.
- Behie S.W., Jones S.J., Bidochka M.J. 2015. Plant tissue localization of the endophytic insect pathogenic fungi *Metarhizium* and *Beauveria* // *Fungal Ecology*. Vol.13. P.112–119.
- Behie S.W., Moreira C.C., Sementchoukova I., Barelli L., Zelisko P.M., Bidochka M.J. 2017. Carbon translocation from a plant to an insect-pathogenic endophytic fungus // *Nature Communications*. Vol.8. 14245.
- Behie S.W., Zelisko P.M., Bidochka M.J. 2012. Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants // *Science*. Vol.336. P.1576–1577.
- Biswas C., Dey P., Satpathy S. Satya P., Mahapatra B.S. 2013. Endophytic colonization of white jute (*Corchorus capsularis*) plants by different *Beauveria bassiana* strains for managing stem weevil (*Apion corchori*) // *Phytoparasitica*. Vol.41. P.17–21.

- Biswas C., Dey P., Satpathy S., Satya P. 2012. Establishment of the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* as a season long endophyte in jute (*Corchorus olitorius*) and its rapid detection using SCAR marker // *BioControl*. Vol.57. P.565–571.
- Borisov B.A., Serebrov V.V., Novikova I.I., Boykova I.V. 2001. Entomopathogenic ascomycetes and deuteromycetes // Glupov V.V. (Ed.): *Insect pathogens: structural and functional aspects*. M.: Kruglyj god. P.352–427. [In Russian].
- Bruck D.J. 2009. Impact of fungicides on *Metarhizium anisopliae* in the rhizosphere, bulk soil and in vitro // *BioControl*. Vol.54. P.597–606.
- Bruck D.J. 2010. Fungal entomopathogens in the rhizosphere // *BioControl*. Vol.55. P.103–112.
- Bultman T.L., Borowicz K.L., Schneble R.M., Coudron T.A., Bush L.P. 1997. Effect of a fungal endophyte on the growth and survival of two euplectrus parasitoids // *Oikos*. Vol.78. P.170–176.
- Chandler D., Davidson G., Pell J.K., Ball B.V., Shaw K., Sunderland K.D. 2000. Fungal biocontrol of acari // *Biocontrol Science and Technology*. Vol.10. P.357–384.
- Chaudhary P.J., Raghunandan B.L., Patel H.K., Mehta P.V., Patel N.B., Sonth B., Dave A., Bagul S.Y., Mitta D., Jain D., Alsahli A.A., Kaushik P.2023. Plant growth-promoting potential of entomopathogenic fungus *Metarhizium pinghaense* AAUBC-M26 under elevated salt stress in tomato // *Agronomy*. Vol.13. No.6. 1577.
- Chertkova E., Kabilov M.R., Yaroslavtseva O., Polenogova O., Kosman E., Sidorenko D., Alikina T., Noskov Y., Krivopalov A., Glupov V.V., Kryukov V.Y. 2023. Links between soil bacteriomes and fungistasis toward fungi infecting the colorado potato beetle // *Microorganisms*. Vol.11. No.4. 943.
- Clifton E.H., Jaronski S.T., Coates B.S., Hodgson E.W., Gassmann A.J. 2018. Effects of endophytic entomopathogenic fungi on soybean aphid and identification of *Metarhizium* isolates from agricultural fields // *PLoS One*. Vol.13. e0194815.
- Clifton E.H., Jaronski S.T., Hodgson E.W., Gassmann A.J. 2015. Abundance of soil-borne entomopathogenic fungi in organic and conventional fields in the midwestern USA with an emphasis on the effect of herbicides and fungicides on fungal persistence // *PLoS One*. Vol.10. e0133613.
- Cotes B., Thöming G., Amaya-Gómez C.V., Novák O., Nansen C. 2020. Root-associated entomopathogenic fungi manipulate host plants to attract herbivorous insects // *Scientific Reports*. Vol.10. P.22424.
- Dara S., Dara S., Dara S. 2017. Impact of entomopathogenic fungi on the growth, development, and health of cabbage growing under water stress // *American Journal of Plant Sciences*. Vol.8. P.1224–1233.
- Dash C.K., Bamisile B.S., Keppanar R., Qasim M., Lin Y., Islam S.U., Hussain M., Wang L. 2018. Endophytic entomopathogenic fungi enhance the growth of *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae) and negatively affect the development and reproduction of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) // *Microbial Pathogenesis*. Vol.125. P.385–392.
- Dogan Y.O., Hazir S., Yildiz A., Butt T.M., Cakmak I. 2017. Evaluation of entomopathogenic fungi for the control of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and the effect of *Metarhizium brunneum* on the predatory mites (Acari: Phytoseiidae) // *Biological Control*. Vol.111. P.6–12.
- Elena G.J., Beatriz P.J., Alejandro P., Lecuona R.E. 2011. *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin promotes growth and has endophytic activity in tomato plants // *Advances in Biological Regulation*. Vol.5. P.22–27.
- Espinoza F., Vidal S., Rautenbach F., Lewu F., Nchu F. 2019. Effects of *Beauveria bassiana* (Hypocreales) on plant growth and secondary metabolites of extracts of hydroponically cultivated chive (*Allium schoenoprasum* L. [Amaryllidaceae]) // *Heliyon*. Vol.5. P.e03038.
- Evlakhova A.A. 1974. Entomopathogenic fungi. Taxonomy, biology, practical significance. Leningrad: Nauka. 260 p. [In Russian].
- Fang W., St. Leger R.J. 2010. Mrt, a gene unique to fungi, encodes an oligosaccharide transporter and facilitates rhizosphere competency in *Metarhizium robertsii* // *Plant Physiology*. Vol.154. P.1549–1557.
- Ferus P., Barta M., Konôpková J. 2019. Endophytic fungus *Beauveria bassiana* can enhance drought tolerance in red oak seedlings // *Trees*. Vol.33. P.1179–1186.
- Gana L.P., Etsassala N.G.E.R., Nchu F. 2022. Interactive effects of water deficiency and endophytic *Beauveria bassiana* on plant growth, nutrient uptake, secondary metabolite contents, and antioxidant activity of *Allium cepa* L. // *Journal of Fungi*. Vol.8. 874.
- Gange A.C., Koricheva J., Currie A.F., Jaber L.R., Vidal S. 2019. Meta-analysis of the role of entomopathogenic and unspecialized fungal endophytes as plant bodyguards // *New Phytologist*. Vol.223. No.4. P.2002–2010.
- Gao F.K., Dai C.C., Liu X.Z. 2010. Mechanisms of fungal endophytes in plant protection against pathogens // *African Journal of Microbiology Research*. Vol.4. P.1346–1351.
- García J.E., Posadas J.B., Peticari A., Lecuona R. 2011. *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin promotes growth and has endophytic activity in tomato plants // *Advances in Biological Regulation*. Vol.5. P.22–27.
- Garrido-Jurado I., Resquín-Romero G., Amarilla S.P., Ríos-Moreno A., Carrasco L., Quesada-Moraga E. 2017. Transient endophytic colonization of melon plants by entomopathogenic fungi after foliar application for the control of *Bemisia tabaci* Gennadius (Hemiptera: Aleyrodidae) // *Journal of Pest Science*. Vol.90. P.319–330.
- Ghorbani A., Razavi S.M., Ghasemi Omran V.O., Pirdashti H. 2018. *Piriformospora indica* inoculation alleviates the adverse effect of NaCl stress on growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) // *Plant Biology*. Vol.20. No.4. P.729–736.
- Gibson D.M., Donzelli B.G., Krasnoff S.B., Keyhani N.O. 2014. Discovering the secondary metabolite potential encoded within entomopathogenic fungi // *Natural Product Reports*. Vol.31. No.10. P.1287–305.
- Goettel M.S. 1988. Pathogenesis of the hyphomycete *Tolyposcladium cylindrosporium* in the mosquito *Aedes aegypti* // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.51. No. 3. P.259–274.
- Golo P.S., Gardner D.R., Grilley M.M., Takemoto J.Y., Krasnoff S.B., Pires M.S., Fernandes É.K., Bittencourt V.R., Roberts D.W. 2014. Production of destruxins from *Metarhizium* spp. fungi in artificial medium and in endophytically colonized cowpea plants // *PLOS One*. Vol.9. No.8. e104946.
- Gómez-Vidal S., Lopez-Llorca L.V., Jansson H.-B., Salinas J. 2006. Endophytic colonization of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) leaves by entomopathogenic fungi // *Micron*. Vol.37. P.624–632.
- Gómez-Vidal S., Salinas J., Tena M., Lopez-Llorca L.V. 2009. Proteomic analysis of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) responses to endophytic colonization by entomopathogenic fungi // *Electrophoresis*. Vol.30. P.2996–3005.
- Gonzalez-Guzman A., Raya-Diaz S., Sacristán D., Yousef M., Sánchez-Rodríguez A.R., Barrón V., del Campillo M.C., Torrent J. 2021. Effects of entomopathogenic fungi on durum wheat nutrition and growth in the field // *European Journal of Agronomy*. Vol.128. 126282.
- González-Mas N., Cuenca-Medina M., Gutiérrez-Sánchez F., Quesada-Moraga E. 2019a. Bottom-up effects of endophytic *Beauveria bassiana* on multitrophic interactions between the cotton aphid, *Aphis gossypii*, and its natural enemies in melon // *Journal of Pest Science*. Vol.92. P.1271–1281.
- González-Mas N., Gutiérrez-Sánchez F., Sánchez-Ortiz A., Grandi L., Turlings T.C.J., Manuel Muñoz-Redondo J., Moreno-Rojas J.M., Quesada-Moraga E. 2021. Endophytic colonization by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* affects plant volatile emissions in the presence or absence of chewing and sap-sucking insects // *Frontiers in Plant Science*. Vol.12. 660460.
- González-Mas N., Sánchez-Ortiz A., Valverde-García P., Quesada-Moraga E. 2019b. Effects of endophytic entomopathogenic ascomycetes on the life-history traits of *Aphis gossypii* Glover // *Insects*. Vol.10. P.165.
- Gothandapani S., Boopalakrishnan G., Prabhakaran N., Chethana B.S., Aravindhan M., Saravanakumar M., Ganeshan G. 2015. Evaluation of entomopathogenic fungus against *Alternaria porri* (Ellis) causing purple blotch disease of onion // *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. Vol.48. P.135–144.
- Gowtham H.G., Hema P., Murali M., Shilpa N., Nataraj K., Basavaraj G.L., Singh S.B., Aiyaz M., Udayashankar A.C., Amruthesh K.N. 2024. Fungal endophytes as mitigators against biotic and abiotic stresses in crop plants // *Journal of Fungi*. Vol.10. No.2. P.116.
- Greenfield M., Gómez-Jiménez M.I., Ortiz V., Vega F.E., Kramer M., Parsa S. 2016. *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* endophytically colonize cassava roots following soil drench inoculation // *Biological Control*. Vol.95. P.40–48.
- Griffin M.R. 2007. *Beauveria bassiana*, a cotton endophyte with biocontrol activity against seedling disease [doctoral dissertation]. Knoxville, Tennessee: University of Tennessee. 163 p.

- Güerri-Agulló B., Gómez-Vidal S., Asensio L., Barranco P., Lopez-Llorca L.V. 2010. Infection of the Red Palm Weevil (*Rhynchophorus ferrugineus*) by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*: A SEM study // *Microscopy Research and Technique*. Vol.73. P.714–725.
- Guo N., Qian Y., Zhang Q., Chen X., Zeng G., Zhang X., Mi W., Xu C., St. Leger R.J., Fang W. 2017. Alternative transcription start site selection in Mr-OPY2 controls lifestyle transitions in the fungus *Metarhizium robertsii* // *Nature Communications*. Vol.8. 1565.
- Gupta R., Keppanar R., Leibman-Markus M., Rav-David D., Elad Y., Ment D., Bar M. 2022. The entomopathogenic fungi *Metarhizium brunneum* and *Beauveria bassiana* promote systemic immunity and confer resistance to a broad range of pests and pathogens in tomato // *Phytopathology*. Vol.112. P.784–793.
- Gupta S., Schillaci M., Walker R., Smith P.M.C., Watt M., Roessner U. 2021. Alleviation of salinity stress in plants by endophytic plant-fungal symbiosis: Current knowledge, perspectives and future directions // *Plant Soil*. Vol.461. P.219–244.
- Gurulingappa P., Sword G.A., Murdoch G., McGee P.A. 2010. Colonization of crop plants by fungal entomopathogens and their effects on two insect pests when in planta // *Biological Control*. Vol.55. P.34–41.
- Hu G., St. Leger J. 2002. Field studies using a recombinant mycoinsecticide (*Metarhizium anisopliae*) reveal that it is rhizosphere competent // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol.68. P.6383–6387.
- Hu S., Bidochka M.J. 2021. Root colonization by endophytic insect-pathogenic fungi // *Journal of Applied Microbiology*. Vol.130. P.570–581.
- Hu X., Xiao G.H., Zheng P., Shang Y.F., Su Y., Zhang X.Y., Liu X.Z., Zhan S., St. Leger R.J., Wang C.S. 2014. Trajectory and genomic determinants of fungal – pathogen speciation and host adaptation // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol.111. No.47. P.16796–16801.
- Hummadi E.H., Cetin Y., Demirbek M., Kardar N.M., Khan S., Coates C.J., Eastwood D.C., Dudley E., Maffei T., Loveridge J., Butt T.M. 2022. Antimicrobial volatiles of the insect pathogen *Metarhizium brunneum* // *Journal of Fungi*. Vol.8. 326.
- Iida Y., Higashi Y., Nishi O., Kouda M., Maeda K., Yoshida K., Asano S., Kawakami T., Nakajima K., Kuroda K., Tanaka C., Sasaki A., Kamiya K., Yamagishi N., Fujinaga M., Terami F., Yamanaka S., Kubota M. 2023 Entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*-based bioinsecticide suppresses severity of powdery mildews of vegetables by inducing the plant defense responses // *Frontiers in Plant Science*. Vol.14. 1211825.
- Jaber L.R. 2015. Grapevine leaf tissue colonization by the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* s.l. and its effect against downy mildew // *BioControl*. Vol.60. P.103–112.
- Jaber L.R., Vidal S. 2010. Fungal endophyte negative effects on herbivory are enhanced on intact plants and maintained in a subsequent generation // *Ecological Entomology*. Vol.35. P.25–36.
- Jaber L.R., Alananbeh K.M. 2018. Fungal entomopathogens as endophytes reduce several species of *Fusarium* causing crown and root rot in sweet pepper (*Capsicum annum* L.) // *Biological Control*. Vol.126. P.117–126.
- Jaber L.R., Araj S.-E. 2018. Interactions among endophytic fungal entomopathogens (Ascomycota: Hypocreales), the green peach aphid *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera: Aphididae), and the aphid endoparasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) // *Biological Control*. Vol.116. P.53–61.
- Jaber L.R., Enkerli J. 2016. Effect of seed treatment duration on growth and colonization of *Vicia faba* by endophytic *Beauveria bassiana* and *Metarhizium brunneum* // *Biological Control*. Vol.103. P.187–195.
- Jaber L.R., Enkerli J. 2017. Fungal entomopathogens as endophytes: Can they promote plant growth? // *Biocontrol Science and Technology*. Vol.27. P.28–41.
- Jaber L.R., Salem N.M. 2014. Endophytic colonisation of squash by the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales) for managing *Zucchini yellow mosaic virus* in cucurbits // *Biocontrol Science and Technology*. Vol.24. P.1096–1109.
- Jaber, L.R., Ownley, B.H. 2018. Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens? // *Biological Control*. Vol.116. P.36–45.
- Jan F.G., Hamayun M., Hussain A., Jan G. Ali S., Khan S.A., Lee I.-J. 2022. Endophytic *Candida membranifaciens* from *Euphorbia milii* L. alleviate salt stress damages in maize // *Agronomy*. Vol.12. No.10. 2263.
- Jaronski S.T. 2007. Soil ecology of the entomopathogenic ascomycetes: A critical examination of what we (think) we know. In use of entomopathogenic fungi in biological pest management // Ekesi S., Maniania N.K. (Eds.): *Research Signpost*. Kerala, India, P.91–144.
- Jensen R.E., Enkegaard A., Steenberg T. 2019. Increased fecundity of *Aphis fabae* on *Vicia faba* plants following seed or leaf inoculation with the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* // *PLoS One*. Vol.14. No.10. e0223616.
- Kabashnikova L.F. 2020. Priming of defense reaction in plants under pathogenesis: Induced immunity // *Zhurnal Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Ekologiya (Journal of the Belarusian State University. Ecology)*. Vol.4 P.19–29. [In Russian].
- Keyser C.A., Thorup-Kristensen K., Meyling N.V. 2014. *Metarhizium* seed treatment mediates fungal dispersal via roots and induces infections in insects // *Fungal Ecology*. Vol.11. P.122–131.
- Khan A.L., Hamayun M., Kang S.M., Kim Y.H., Jung H.Y., Lee J.H., Lee I.J. 2012a. Endophytic fungal association via gibberellins and indole acetic acid can improve plant growth under abiotic stress: an example of *Paecilomyces formosus* LHL10 // *BMC Microbiology*. Vol.12. 3.
- Khan A.L., Hamayun M., Khan S.A., Kang S.M. Shinwari Z.K., Kamran M., Ur Rehman S., Kim J.G., Lee I.J. 2012b. Pure culture of *Metarhizium anisopliae* LHL07 reprograms soybean to higher growth and mitigates salt stress // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Vol.28. P.1483–1494.
- Khan A.L., Waqas M., Khan A.R., Hussain J., Kang S.M., Gilani S.A., Hamayun M., Shin J.H., Kamran M., Al-Harrasi A., Yun B.W., Adnan M., Lee I.J. 2013. Fungal endophyte *Penicillium janthinellum* LK5 improves growth of ABA-deficient tomato under salinity // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Vol.29. No.11. P.2133–2144.
- Kim J.J., Goettel M.S., Gillespie D.R. 2010. Evaluation of *Lecanicillium longisporum*, Vertalec® against the cotton aphid, *Aphis gossypii*, and cucumber powdery mildew, *Sphaerotheca fuliginea* in a greenhouse environment // *Crop Protection*. Vol.29. No.6. P.540–544.
- Klieber J., Reineke A. 2016. The entomopathogen *Beauveria bassiana* has epiphytic and endophytic activity against the tomato leaf miner *Tuta absoluta* // *Journal of Applied Entomology*. Vol.140. P.580–589.
- Klingen I., Eilenberg J., Meadow R. 2002. Effects of farming system, field margins and bait insect on the occurrence of insect pathogenic fungi in soils // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Vol.91. P.191–198.
- Krell V., Jakobs-Schoenwandt D., Vidal S., Patel A.V. 2018d. Cellulase enhances endophytism of encapsulated *Metarhizium brunneum* in potato plants // *Fungal Biology*. Vol.122. No.5. P.373–378.
- Krell V., Jakobs-Schoenwandt D., Vidal S., Patel A.V. 2018c. Encapsulation of *Metarhizium brunneum* enhances endophytism in tomato plants // *Biological Control*. Vol.116. P.62–73.
- Krell V., Unger S., Jakobs-Schoenwandt D., Patel A.V. 2018a. Importance of phosphorus supply through endophytic *Metarhizium brunneum* for root: shoot allocation and root architecture in potato plants // *Plant Soil*. Vol.430. P.87–97.
- Krell V., Unger S., Jakobs-Schoenwandt D., Patel A.V. 2018b. Endophytic *Metarhizium brunneum* mitigates nutrient deficits in potato and improves plant productivity and vitality // *Fungal Ecology*. Vol.34. P.43–49.
- Kryukov V.Y., Kabilov M.R., Smirnova N., Tomilova O.G., Tyurin M.V., Akhanev Y.B., Polenogova O.V., Danilov V.P., Zhanguisina S.K., Alikina T., Yaroslavlseva O.N., Glupov V.V. 2019. Bacterial decomposition of insects post-*Metarhizium* infection: Possible influence on plant growth // *Fungal Biology*. Vol.123. P.927–935.
- Kryukov V.Yu., Yaroslavlseva O.N., Glupov V.V. 2021. Physiological and ecological aspects of interactions between entomopathogenic fungi (Ascomycota, Hypocreales) and insects // *Entomological Review*. Vol.101. P.1096–1112.
- Kuzhuppillymyal-Prabhakarankutti L., Tamez-Guerra P., Gomez-Flores R., Rodriguez-Padilla M.C., Ek-Ramos M.J. 2020. Endophytic *Beauveria bassiana* promotes drought tolerance and early flowering in corn // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Vol.36. No.3. P.47.
- Kwasna H., Szweczyk W., Behnke-Borowczyk J. 2016. Fungal root endophytes of *Quercus robur* subjected to flooding // *Forest Pathology*. Vol.46. P.35–46.

- Lacey L.A., Grzywacz D., Shapiro-Ilan D.I., Frutos R., Brownbridge M., Goettel M.S. 2015. Insect pathogens as biological control agents: back to the future // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.132. P.1–41.
- Landa B.B., López-Díaz C., Jiménez-Fernández D., Montes-Borrego M., Muñoz-Ledesma F.J., Ortiz-Urquiza A., Quesada-Moraga E. 2013. In-plant detection and monitoring of endophytic colonization by a *Beauveria bassiana* strain using a new-developed nested and quantitative PCR-based assay and confocal laser scanning microscopy // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.114. No.2. P.128–138.
- Latz M.A.C., Jensen B., Collinge D.B., Jorgensen H.J.L. 2018. Endophytic fungi as biocontrol agents: Elucidating mechanisms in disease suppression // *Plant Ecology and Diversity*. Vol.11. P.555–567.
- Lednev G.R., Borisov B.A., Mitina G.V. 2003. Pathogens of insect mycoses: a guide to diagnostics. St. Petersburg. 79 p. [In Russian].
- Lefort M.-C., McKinnon A.C., Nelson T.L., Glare T.R. 2016. Natural occurrence of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* as a vertically transmitted endophyte of *Pinus radiata* and its effect on above- and below-ground insect pests // *New Zealand Plant Protection*. Vol.69. P.68–77.
- Levchenko M.V., Gerus A.V., Malysh S.M., Orazova S., Lednev G.R. 2020. The effect of endophytic colonization of wheat plants by the fungus *Beauveria bassiana* on the development of the nymphs of the migratory and desert locusts // *Phytosanitary technologies in ensuring independence and competitiveness of the agricultural sector of Russia (IV All-Russian Plant Protection Congress with international participation (BIO Web of Conferences, St. Petersburg, 9–11 September, 2019))*. Vol.18. 00018.
- Liao X., Fang W., Lin L., Lu H.-L., St. Leger R.J. 2013. *Metarhizium robertsii* produces an extracellular invertase (MrINV) that plays a pivotal role in rhizospheric interactions and root colonization // *PLoS One*. Vol.8. e78118.
- Liu Y., Yang Y., Wang B. 2022. Entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* play roles of maize (*Zea mays*) growth promoter // *Scientific Reports*. Vol.12. P.1–10.
- Lopez D.C., Sword G.A. 2015. The endophytic fungal entomopathogens *Beauveria bassiana* and *Purpureocillium lilacinum* enhance the growth of cultivated cotton (*Gossypium hirsutum*) and negatively affect survival of the cotton bollworm (*Helicoverpa zea*) // *Biological Control*. Vol.89. P.53–60.
- Lopez D.C., Zhu-Salzman K., Ek-Ramos M.J., Sword G.A. 2014. The entomopathogenic fungal endophytes *Purpureocillium lilacinum* (formerly *Paecilomyces lilacinus*) and *Beauveria bassiana* negatively affect cotton aphid reproduction under both greenhouse and field conditions // *PLoS One*. Vol.9. e103891.
- Lovett B., St. Leger R.J. 2017. The insect pathogens // *Microbiology Spectrum*. Vol.5. No.2. 10.1128.
- Lozano-Tovar M.D., Garrido-Jurado I., Quesada-Moraga E., Raya-Ortega M.C., Trapero-Casas A. 2017. *Metarhizium brunneum* and *Beauveria bassiana* release secondary metabolites with antagonistic activity against *Verticillium dahliae* and *Phytophthora megasperma* olive pathogens // *Crop Protection*. Vol.100. P.186–195.
- Lubna, Asaf S., Hamayun M., Khan A.L., Waqas M., Khan M.A., Jan R., Lee I.J., Hussain A. 2018. Salt tolerance of *Glycine max* L induced by endophytic fungus *Aspergillus flavus* CSH1, via regulating its endogenous hormones and antioxidative system // *Plant Physiology and Biochemistry*. Vol.128. P.13–23.
- Lyubchanskii I.I., Novgorodova T.A., Kryukov V.Yu., Sorokina V.S., Sadokhina T.A., Bakshaev D.Yu., Dudko R.Yu., Gurina A.A., Panina Y., Glupov V.V. 2023. Biopriming of broad bean seeds with entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* J.F. Bisch., S.A. Rehner et Humber, 2009 does not affect invertebrate communities of the agroecosystem // *Euroasian Entomological Journal*. Vol.23. No.4. P.179–192.
- Maksimov I.V., Sorokan A.V., Nafikova A.R., Benkovskaya G.V. 2015. On principal ability and action mechanisms of joint use of *Bacillus subtilis* 26D and *Beauveria bassiana* Ufa-2 preparation for potato protection against *Phytophthora infestans* and *Leptinotarsa decemlineata* // *Micologia i Fitopatologia (Mycology and Phytopathology)*. Vol.49. No.5. P.317–324. [In Russian].
- Maksimov I.V., Sorokan A.V., Cherepanova, E.A., Surina O.B., Troshina N.B., Yarullina L.G. 2011. Effects of salicylic and jasmonic acids on the components of pro/antioxidant system in potato plants infected with late blight // *Russian Journal of Plant Physiology*. Vol.58. No.2. P.299–306.
- Mantzoukas S., Lagogiannis I., Mpousia D., Ntoukas A., Karmakolia K., Eliopoulos P.A., Poulas K. 2021. *Beauveria bassiana* endophytic strain as plant growth promoter: the case of the grape vine *Vitis vinifera* // *Journal of Fungi*. Vol.7. P.1–14.
- Mascarin G.M., Jaronski S.T. 2016. The production and uses of *Beauveria bassiana* as a microbial insecticide // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Vol.32. No.11. 177.
- McKinnon A.C., Saari S., Moran-Díez M.E., Meyling N.V., Raad M., Glare T.R. 2017. *Beauveria bassiana* as an endophyte: a critical review on associated methodology and biocontrol potential // *BioControl*. Vol.62. P.1–17.
- Meena M., Samal S. 2019. *Alternaria* host-specific (HSTs) toxins: an overview of chemical characterization, target sites, regulation and their toxic effects // *Toxicology Reports*. Vol.6. No.4. P.745–758.
- Meng Y., Zhang X., Tang D., Chen X., Zhang D., Chen J., Fang W. 2021. A novel nitrogen and carbon metabolism regulatory cascade is implicated in entomopathogenicity of the fungus *Metarhizium robertsii* // *mSystems*. Vol.6. e00499-21.
- Miranda-Fuentes P., Garcia-Carneros A.B., Montilla-Carmona A.M., Molinero-Ruiz L. 2020. Evidence of soil-located competition as the cause of the reduction of sunflower *Verticillium* wilt by entomopathogenic fungi // *Plant Pathology*. Vol.69. P.1492–1503.
- Morawo T., Fadamiro H. 2016. Identification of key plant-associated volatiles emitted by *Heliothis virescens* larvae that attract the parasitoid, *Microplitis croceipes*: implications for parasitoid perception of odor blends // *Journal of Chemical Ecology*. Vol.42. P.1112–1121.
- Morsy M., Cleckler B., Armuelles-Millican H. 2020. Fungal endophytes promote tomato growth and enhance drought and salt tolerance // *Plants*. Vol.9. No.7. 877.
- Nchu F., Macuphe N., Rhoda I., Niekerk L.-A., Basson G., Keyster M., Etsassala N.G.E.R. 2022. Endophytic *Beauveria bassiana* induces oxidative stress and enhances the growth of *Fusarium oxysporum* — infected tomato plants // *Plants*. Vol.11. No.22. 3182.
- Novgorodova T., Vladimirova N., Marchenko I., Sadokhina T., Tyurin M., Ashmarina L., Bakshaev D., Lednev G., Danilov V. 2022. The effect of bean seed treatment with entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* on soil microarthropods (Acari, Collembola) // *Insects*. Vol.13. 807.
- Omacini M., Chaneton E.J., Ghersa C.M., Müller C.B. 2001. Symbiotic fungal endophytes control insect host–parasite interaction webs // *Nature*. Vol.409. P.78–81.
- Ortiz-Urquiza A., Keyhani N.O. 2013. Action on the Surface: Entomopathogenic Fungi versus the insect cuticle // *Insects*. Vol.4. No.3. P.357–374.
- Ortiz-Urquiza A., Riveiro-Miranda L., Santiago-Álvarez C., Quesada-Moraga E. 2010. Insect-toxic secreted proteins and virulence of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.105. No.3. P.270–278.
- Owlnley B.H., Griffin M.R., Klingeman W.E., Gwinn K.D., Moulton J.K., Pereira R.M. 2008. *Beauveria bassiana*: endophytic colonization and plant disease control // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.98. P.267–270.
- Owlnley B.H., Gwinn K.D., Vega F.E. 2010. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution // *BioControl*. Vol.55. No.1. P.113–128.
- Panwar N., Szczepaniec A. 2024. Endophytic entomopathogenic fungi as biological control agents of insect pests // *Pest Management Science*. Vol.80. No.12. P.6033–6040.
- Parsa S., Ortiz V., Gómez-Jiménez M.I., Kramer M., Vega F.E. 2018. Root environment is a key determinant of fungal entomopathogen endophytism following seed treatment in the common bean, *Phaseolus vulgaris* // *Biological Control*. Vol.116. P.74–81.
- Parsa S., Ortiz V., Vega F.E. 2013. Establishing fungal entomopathogens as endophytes: towards endophytic biological control // *Journal of Visualized Experiments*. Vol.74. e50360.
- Passardi F., Penel C., Dunand C. 2004. Performing the paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall // *Trends in Plant Science*. Vol.9. No.11. P.534–540.
- Pava-Ripoll M., Angelini C., Fang W., Wang S., Posada F.J., St. Leger R. 2011. The rhizosphere-competent entomopathogen *Metarhizium anisopliae* expresses a specific subset of genes in plant root exudates // *Microbiology*. Vol.157. P.47–55.
- Posada F., Aime M.C., Peterson S.W., Rehner S.A., Vega F.E. 2007. Inoculation of coffee plants with the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales) // *Mycological Research*. Vol.111. P.748–757.

- Posada-Vergara C., Vidal S., Rostás M. 2023. Local competition and enhanced defense: how *Metarhizium brunneum* inhibits *Verticillium longisporum* in oilseed rape plants // Journal of Fungi. Vol.9. 796.
- Prabhukarthikeyan S.R., Keerthana U., Archana S., Raguchander T. 2017. Induced resistance in tomato plants to *Helicoverpa armigera* by mixed formulation of *Bacillus subtilis* and *Beauveria bassiana* // Research Journal of Biotechnology. Vol.12. No.10. P.53–59.
- Proietti S., Falconieri G.S., Bertini L., Pascale A., Bizzarri E., Morales-Sanfrutos J., Sabidó E., Ruocco M., Monti M.M., Russo A., Dziurka K., Ceci M., Loreto F., Caruso C. 2023. *Beauveria bassiana* rewires molecular mechanisms related to growth and defense in tomato // Journal of Experimental Botany. Vol.74. No.14. P.4225–4243.
- Putri S.P., Ishido K.-I., Kinoshita H., Kitani S., Ihara F., Sakihama Y., Igarashi Y., Nihira T. 2014. Production of antioomycete compounds active against the phytopathogens *Phytophthora sojae* and *Aphanomyces cochlioides* by clavicipitoid entomopathogenic fungi // Journal of Bioscience and Bioengineering. Vol.117. No.5. P.557–562.
- Qayyum M.A., Wakil W., Arif M.J., Sahi S.T., Dunlap C.A. 2015. Infection of *Helicoverpa armigera* by endophytic *Beauveria bassiana* colonizing tomato plants // Biological Control. Vol.90. P.200–207.
- Qiao L., Liu J., Zhou Z., Li Z. 2023. Positive effects of *Cordyceps catenianulata* colonization in tobacco: Growth promotion and resistance to abiotic stress // Frontiers in Microbiology. Vol.14. 1131184.
- Qin X., Zhao X., Huang S., Deng J., Li X., Luo Z., Zhang Y. 2021. Pest management via endophytic colonization of tobacco seedlings by the insect fungal pathogen *Beauveria bassiana*. Pest Management Science. Vol.77. P.2007–2018.
- Quesada-Moraga E., Landa B.B., Muñoz-Ledesma J., Jiménez-Díaz R.M., Santiago-Álvarez C. 2006. Endophytic colonization of opium poppy, *Papaver somniferum*, by an entomopathogenic *Beauveria bassiana* strain // Mycopathologia. Vol.161. P.323–329.
- Quesada-Moraga E., López-Díaz C., Landa B.B. 2014. The hidden habit of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*: first demonstration of vertical plant transmission // PLoS One. Vol.9. e89278.
- Quesada-Moraga E., Muñoz-Ledesma F.J., Santiago-Álvarez C. 2009. Systemic protection of *Papaver somniferum* L. against *Iraella luteipes* (Hymenoptera: Cynipidae) by an endophytic strain of *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales) // Environmental Entomology. Vol.38. P.723–730.
- Raad M., Glare T.R., Brochero H.L., Müller C., Rostás M. 2019. Transcriptional reprogramming of *Arabidopsis thaliana* defence pathways by the entomopathogen *Beauveria bassiana* correlates with resistance against a fungal pathogen but not against insects // Frontiers in Microbiology. Vol.10. 615.
- Raya-Díaz S., Sánchez-Rodríguez A.R., Segura-Fernández J.M., del Campillo M.C., Quesada-Moraga E. 2017. Entomopathogenic fungi-based mechanisms for improved Fe nutrition in sorghum plants grown on calcareous substrates // PLoS One. Vol.12. e0185903.
- Renuka S., Ramanujam B., Poornesha B. 2016. Endophytic ability of different isolates of entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin in stem and leaf tissues of maize (*Zeamays* L.) // Indian Journal of Microbiology. Vol.56. P.126–133.
- Ríos-Moreno A., Carpio A., Garrido-Jurado I., Arroyo-Manzanares N., Lozano-Tovar M.D., Arce L., Gámiz-Gracia L., García-Campaña M., Quesada-Moraga, E. 2016a. Production of destruxins by *Metarhizium* strains under different stress conditions and their detection by using UHPLC-MS/MS // Biocontrol Science and Technology. Vol.26. No.9. P.1298–1311.
- Ríos-Moreno A., Garrido-Jurado I., Resquín-Romero G., Arroyo-Manzanares N., Arce L., Quesada-Moraga E. 2016b. Destruxin A production by *Metarhizium brunneum* strains during transient endophytic colonisation of *Solanum tuberosum* // Biocontrol Science and Technology. Vol.26. No.11. P.1574–1585.
- Rivas-Franco F., Hampton J.G., Narciso J., Rostás M., Wessman P., Saville D.J., Jackson T.A., Glare T.R. 2020. Effects of a maize root pest and fungal pathogen on entomopathogenic fungal rhizosphere colonization, endophytism and induction of plant hormones // Biological Control. Vol.150. 104347.
- Rondot Y., Reineke A. 2018. Endophytic *Beauveria bassiana* in grapevine *Vitis vinifera* (L.) reduces infestation with piercing-sucking insects // Biological Control. Vol.116. P.82–89.
- Rouphael Y., Colla G., Giordano M., Raimondi G., Pannico A., Di Stasio E., Cardarelli M., Bonini P., De Pascale S. 2020. Endophytic fungi induce salt stress tolerance in greenhouse-grown basil // Acta Horticulturae. Vol.1268. P.125–132.
- Rubini M.R., Silva-Ribeiro R.T., Pomella A.W.V., Maki C.S., Araújo W.L., dos Santos D.R., Azevedo J.L. 2005. Diversity of endophytic fungal community of cacao (*Theobroma cacao* L.) and biological control of *Crinipellis pernicioso*, causal agent of witches' broom disease // International Journal of Biological Sciences. Vol.1. P.24–33.
- Russo M.L., Pelizza S.A., Cabello M.N., Stenglein S.A., Scorsetti A.C. 2015. Endophytic colonisation of tobacco, corn, wheat and soybeans by the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* (Ascomycota, Hypocreales) // Biocontrol Science and Technology. Vol.25. P.475–480.
- Sánchez-Rodríguez A.R., Raya-Díaz S., Zamarreño A.M., García-Mina J.M., Del Campillo M.C., Quesada-Moraga E. 2018. An endophytic *Beauveria bassiana* strain increases spike production in bread and durum wheat plants and effectively controls cotton leafworm (*Spodoptera littoralis*) larvae // Biological Control. Vol.116. P.90–102.
- Saragih M., Trizelia, Nurbailis, Yusniwati. 2019. Endophytic colonization and plant growth promoting effect by entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* to red chili (*Capsicum annum* L.) with different inoculation methods // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science (The 4th International Conference on Biological Sciences and Biotechnology (Medan, North Sumatera, Indonesia, 8–9 December 2018)) United Kingdom: IOP Publishing. Bristol. Vol.305. 012070.
- Sasan R.K., Bidochka M.J. 2012. The insect-pathogenic fungus *Metarhizium robertsii* (Clavicipitaceae) is also an endophyte that stimulates plant root development // American Journal of Botany. Vol.99. P.101–107.
- Sasan R.K., Bidochka M.J. 2013. Antagonism of the endophytic insect pathogenic fungus *Metarhizium robertsii* against the bean plant pathogen *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* // Canadian Journal of Plant Pathology. Vol.35. No.3. P.288–293.
- Schulz B., Boyle C. 2005. The endophytic continuum // Mycological Research. Vol.109. No.6. P.661–686.
- Shaalán R.S., Gerges E., Habib W., Ibrahim L. 2021. Endophytic colonization by *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* induces growth promotion effect and increases the resistance of cucumber plants against *Aphis gossypii* // Journal of Plant Protection Research. Vol.61. P.358.
- Shaldyaeva E.M., Pilipova Y.V., Tomilova O.G., Glupov V.V. 2023. Efficiency of the use of entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* against potato rhizoctonia // Mycology and Phytopathology. Vol.57. No.2. P.134–140.
- Shaldyaeva E.M., Pilipova Yu.V., Tomilova O.G., Tyurin M.V., Schmidt N.V., Vasilenko N.V., Glupov V.V. 2024. [Potato productivity on the background of the entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* application in production trials] // Sibirskii Vestnik Sel'skokhozyaistvennoi Nauki (Siberian Herald of Agricultural Science). Vol.54. No.4. P.60–68. [In Russian].
- Sharma P., Singh S.P. 2021. Chapter 11. Role of the endogenous fungal metabolites in the plant growth improvement and stress tolerance // Sharma V.K., Shah M.P., Parmar S., Kumar A. (Eds.): Fungi Bio-prospects in sustainable agriculture, environment and nanotechnology. Elsevier, Academic Press. Vol.3. P.381–401.
- Shrivastava G., Ownley B.H., Augé R.M., Toler H., Dee M., Vu, A., Köllner T.G., Chen F. 2015. Colonization by arbuscular mycorrhizal and endophytic fungi enhanced terpene production in tomato plants and their defense against a herbivorous insect // Symbiosis. Vol.65. P.65–74.
- Shternshis M.V., Shpatova T.V., Lelyak A.A., Drozdetskaya E. 2014. In vitro antifungal activity of plant beneficial microorganisms against phytopathogenic fungi // Biosciences Biotechnology Research Asia. Vol.11. No.3. P.1489–1497.
- Siddiqui Z.S., Wei X., Umar M., Abideen Z. Zulfiqar F., Chen J., Hanif A., Dawar S., Dias D.A., Yasmeen R. 2022. Scrutinizing the application of saline endophyte to enhance salt tolerance in rice and maize plants // Frontiers in Plant Science. Vol.12. 770084.
- Sosa-Gómez D.R., Moscardi F. 1994. Effect of till and no-till soybean cultivation on dynamics of entomopathogenic fungi in the soil // Florida Entomologist. Vol.77. 284.
- St. Leger R.J. 2024. The evolution of complex *Metarhizium*-insect-plant interactions // Fungal Biology. Vol.128. No.8. P.2513–2528.
- St. Leger R.J., Charnley A.K., Cooper R.M. 1986. Cuticle-degrading

- enzymes of entomopathogenic fungi: Synthesis in culture on cuticle // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.48. No.1. P.85–95.
- St. Leger R.J., Joshi L., Bidochka M.J., Rizzo N.W. 1996. Biochemical characterization and ultrastructural localization of two extracellular trypsins produced by *Metarhizium anisopliae* in infected insect cuticles. *Applied and Environmental Microbiology*. Vol.62. No.4. P.1257–1264.
- St. Leger R.J., Wang J.B. 2020. *Metarhizium*: jack of all trades, master of many // *Open Biology*. Vol.10. 200307.
- Steinwender B.M., Enkerli J., Widmer F., Eilenberg J., Kristensen H.L., Bidochka M.J., Meyling N.V. 2015. Root isolations of *Metarhizium* spp. from crops reflect diversity in the soil and indicate no plant specificity // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.132. P.142–148.
- Sui L., Lu Y., Zhou L., Li N., Li Q., Zhang Z. 2023. Endophytic *Beauveria bassiana* promotes plant biomass growth and suppresses pathogen damage by directional recruitment // *Frontiers in Microbiology*. Vol.14. 1227269.
- Sun Y., Chen B., Li X., Yin Y., Wang C. 2022a. Orchestrated biosynthesis of the secondary metabolite cocktails enables the producing fungus to combat diverse bacteria // *mBio*. Vol.13.No.5. e0180022.
- Sun Y., Hong S., Chen H., Yin Y., Wang C. 2022b. Production of helvolic acid in *Metarhizium* contributes to fungal infection of insects by bacteriostatic inhibition of the host cuticular microbiomes // *Microbiology Spectrum*. Vol.10. No.5. e0262022.
- Suryanarayanan T.S. 2013. Endophyte research: going beyond isolation and metabolite documentation // *Fungal Ecology*. Vol.6. No.6. P.561–568.
- Tall S., Meyling N.V. 2018. Probiotics for plants? Growth promotion by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* depends on nutrient availability // *Microbial Ecology*. Vol.76. P.1002–1008.
- Tefera T., Vidal S. 2009. Effect of inoculation method and plant growth medium on endophytic colonization of sorghum by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* // *BioControl*. Vol.54. P.663–669.
- Tian X.L., Cao L.X., Tan H.M., Zeng Q.G., Jia Y.Y., Han W.Q., Zhou S.N. 2004. Study on the communities of endophytic fungi and endophytic actinomycetes from rice and their antipathogenic activities in vitro // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. Vol.20. P.303–309.
- Tomilova O.G., Kryukov V.Y., Kryukova N.A., Tolokonnikova K.P., Tokarev Y.S., Rumiantseva A.S., Alekseev A.A., Glupov V.V. 2023a. Effects of passages through an insect or a plant on virulence and physiological properties of the fungus *Metarhizium robertsii* // *PeerJ*. Vol.11. e15726.
- Tomilova O.G., Kryukova N.A., Efimova M.V., Kolomeichuk L.V., Kovtun I.S., Glupo V.V. 2023b. The endophytic entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* alleviates adverse effects of salt stress in potato plants // *Horticulturae*. Vol.9. 1140.
- Tomilova O.G., Kryukova N.A., Efimova M.V., Kovtun I.S., Kolomeichuk L.V., Kryukov V.Y., Glupov V.V. 2021. Early physiological response of potato plants to entomopathogenic fungi under hydroponic conditions // *Horticulturae*. Vol.7. 217.
- Tomilova O.G., Lednev G.R., Volkova N.S., Kozlova E.G. 2022. Effect of the endophytic colonization of *Beauveria bassiana* on the population density of peach aphid (*Myzus persicae*) and the growth parameters of plants // *Plant Protection News*. Vol.105. No.2. P.94–99.
- Tomilova O.G., Shaldyaeva E.M., Kryukova N.A., Pilipova Y.V., Schmidt N.S., Danilov V.P., Kryukov V.Y., Glupov V.V. 2020. Entomopathogenic fungi decrease *Rhizoctonia* disease in potato in field conditions // *PeerJ*. Vol.16. No.8. e9895.
- Tong S., Li M., Keyhani N.O., Liu Y., Yuan M., Lin D., Jin D., Li X., Pei Y., Fan Y. 2020. Characterization of a fungal competition factor: production of a conidial cell-wall associated antifungal peptide // *PLoS Pathogens*. Vol.16. No.4. e1008518.
- Turner T.R., James E.K., Poole P.S. 2013. The plant microbiome // *Genome Biology*. Vol.14. No.6. 209.
- Tyurin M., Kabilov M.R., Smirnova N., Tomilova O.G., Yaroslavtseva O., Alikina T., Glupov V.V., Kryukov V.Y. 2021. Can Potato Plants Be Colonized with the Fungi *Metarhizium* and *Beauveria* under Their Natural Load in Agrosystems? // *Microorganisms*. Vol.9. No.7. 1373.
- Unterseher M., Schnittler M. 2010. Species richness analysis and ITS rDNA phylogeny revealed the majority of cultivable foliar endophytes from beech (*Fagus sylvatica*) // *Fungal Ecology*. Vol.3. P.366–378.
- Vega F.E. 2008. Insect pathology and fungal endophytes // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.98. No.3. P.277–279.
- Vega F.E., 2018. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review // *Mycologia*. Vol.110. No.1. P.4–30.
- Vega F.E., Posada F., Aime M.C., Pava-Ripoll M., Infante F., Rehner S.A. 2008. Entomopathogenic fungal endophytes // *Biological Control*. Vol.46. P.72–82.
- Viterbo A.D., Chet I. 2006. TasHyd1, a new hydrophobin gene from the biocontrol agent *Trichoderma asperellum*, is involved in plant root colonization // *Molecular Plant Pathology*. Vol.7. P.249–258.
- Volkova N., Levchenko M.V., Uspanov A., Lednev G.R. 2020. Screening of fungal strains of the genus *Beauveria* for their ability to form endophytic relations with phaseolus plants // *Phytosanitary technologies in ensuring independence and competitiveness of the agricultural sector of Russia (IV All-Russian Plant Protection Congress with international participation (BIO Web of Conferences, St. Petersburg, 9–11 September, 2019))*. Vol.18. 00029.
- Wagner B.L., Lewis L.C. 2000. Colonization of corn, *Zea mays*, by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol.66. No.8. P.3468–3473.
- Wang C., St. Leger R.J. 2007. The MAD1 adhesin of *Metarhizium anisopliae* links adhesion with blastospore production and virulence to insects, and the MAD2 adhesin enables attachment to plants // *Eukaryotic Cell*. Vol.6. P.808–816.
- Wang J.B., Lu H.L., Sheng H., St. Leger R.J. 2023. A *Drosophila melanogaster* model shows that fast growing *Metarhizium* species are the deadliest despite eliciting a strong immune response // *Virulence*. Vol.14. No.1. 2275493.
- Wei Q.Y., Li Y.Y., Xu C., Wu Y.-X., Zhang Y.-R., Liu H. 2020. Endophytic colonization by *Beauveria bassiana* increases the resistance of tomatoes against *Bemisia tabaci* // *Arthropod-Plant Interactions*. Vol.14. P.289–300.
- Wilberts L., Rojas-Preciado N., Jacquemyn H., Lievens B. 2023. Fungal strain and crop cultivar affect growth of sweet pepper plants after root inoculation with entomopathogenic fungi // *Frontiers in Plant Science*. Vol.14. 1196765.
- Wilson, D. 1995. Endophyte: The evolution of a term, and clarification of its use and definition // *Oikos*. Vol.73. No.2. P.274–276.
- Wyrebek M., Bidochka M.J. 2013. Variability in the insect and plant adhesins, Mad1 and Mad2, within the fungal genus *Metarhizium* suggest plant adaptation as an evolutionary force // *PLoS One*. Vol.8. No.3. e59357.
- Wyrebek M., Huber C., Sasan K.R., Bidochka M.J. 2011. Three sympatrically occurring species of *Metarhizium* show plant rhizosphere specificity // *Microbiology*. Vol.157. P.2904–2911.
- Xiao G., Ying S.-H., Zheng P., Wan Z.-L., Zhang S., Xie X.-Q., Shang Y., St. Leger R.J., Zhao G.-P., Wang C., Feng M.-G. 2012. Genomic perspectives on the evolution of fungal entomopathogenicity in *Beauveria bassiana* // *Scientific Reports*. Vol.2. 483.
- Xiong Q., Xie Y.P., Zhu Y.M., Xue J.L., Li J., Fan R.J. 2013. Morphological and ultrastructural characterization of *Carpocapsa sasakii* larvae (Lepidoptera: Carposinidae) infected by *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales: Clavicipitaceae) // *Micron*. Vol.44. P.303–311.
- Zacharuk R. Y. 1970. Fine structure of the fungus *Metarhizium anisopliae* infecting three species of larvae Elateridae (Coleoptera). Conidial germ tubes and appressoria // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.15. No.3. P.81–91.
- Zhang M.D., Wu S.Y., Yan J.J., Reitz S., Gao Y.L. 2023. Establishment of *Beauveria bassiana* as a fungal endophyte in potato plants and its virulence against potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) // *Insect Science*. Vol.30. No.1. P.197–207.
- Zhang S., Xia Y.X., Kim B., Keyhani N.O. 2011. Two hydrophobins are involved in fungal spore coat rodlet layer assembly and each play distinct roles in surface interactions, development and pathogenesis in the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* // *Molecular Microbiology*. Vol.80. P.811–826.