

Применение методов *omics* в изучении эндофитных микроорганизмов: обзор предметного поля

А. Ю. Просеков

Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, Российская Федерация

АННОТАЦИЯ

Введение: Зерновые культуры являются основой продовольственной безопасности во многих регионах, в том числе в Кузбассе, но сталкиваются с угрозой снижения урожайности из-за биотических стрессов. Эффективным решением может стать использование эндофитных микроорганизмов, однако их взаимодействие с растениями еще недостаточно изучено. Omics-технологии предоставляют возможность детально изучить эти взаимоотношения, открывая путь к повышению продуктивности зерновых.

Цель: Обобщение и систематизация знаний об эндофитных микроорганизмах, полученных с применением omics-ных технологий.

Материалы и методы: Поиск производился в период с 4 по 18 декабря 2023 г в базах данных Scopus, ScienceDirect, GoogleScholar, по ключевым словам, endophytes, endosphere, RNA, transcriptome, genes, wheat, barley, oats. Поиск не ограничивали по временному периоду. Из 239 релевантных с точки зрения ключевых слов публикаций, 62 соответствовали критериям включения. Обзор предметного поля опирается на протокол PRISMA-ScR.

Результаты: В результате поиска обнаружено 62 источника, посвященных изучению эндофитного поведения с применением современных молекулярно-генетических методов исследования. Проведенный анализ позволил выявить следующие тренды применения эндофитных микроорганизмов: разработка микробных биостимуляторов сельскохозяйственных культур; применение в качестве агентов биологического контроля инфекционных заболеваний растений. Выявленные тренды согласуются с предыдущими обзорами данной предметной области. В отличие от ранних исследований, акцент смещен на реализацию генетического потенциала микробиоты, рассматриваются возможности модернизации генетической информации микроорганизмов.

Выводы: Необходимо развитие сферы применения молекулярно-генетических методов для изучения эндофитных микроорганизмов, так как их применение в качестве биоконтроля может стать многообещающей стратегией устойчивого развития агропромышленного комплекса. Особенный акцент необходимо сделать на изучение взаимосвязи данных микроорганизмов и зерновых культур, так как на данный момент сведений в современной научной литературе недостаточно.

Ключевые слова: эндофитные микроорганизмы; omics-технологии; агенты биоконтроля; молекулярно-генетические методы; зерновые культуры; микробные биостимуляторы; устойчивое сельское хозяйство

Корреспонденция:
Александр Юрьевич Просеков.
E-mail: rector@kemsu.ru

Конфликт интересов:
авторы сообщают
об отсутствии конфликта
интересов.

Поступила: 11.11.2023
Принята: 15.03.2023
Опубликована: 30.03.2023

Copyright: © 2024 Автор



Для цитирования: Просеков, А. Ю. (2024). Применение методов omics в изучении эндофитных микроорганизмов: обзор предметного поля. *FOOD METAENGINEERING*, 2(1), 34-50. <https://doi.org/10.37442/fme.2024.1.44>

Application of Omics Methods in the Study of Endophytic Microorganisms: A Scoping Review

Alexander Yu. Prosekov

Kemerovo State University,
Kemerovo, Russian Federation

ABSTRACT

Introduction: Cereal crops are the basis of food security in many regions, including Kuzbass, but they face the threat of yield decline due to biotic stresses. The use of endophytic microorganisms could be an effective solution, but their interactions with plants are still not well understood. Omics technologies offer the opportunity to study these interactions in detail, paving the way to increasing cereal productivity.

Purpose: To summarize and systematize knowledge about endophytic microorganisms obtained using omics technologies.

Materials and Methods: The search was conducted from December 4 to December 18, 2023, in the Scopus, ScienceDirect, and Google Scholar databases using keywords such as endophytes, endosphere, RNA, transcriptome, genes, wheat, barley, and oats. The search was not limited by time period. Of the 239 publications relevant to the keywords, 62 met the inclusion criteria. The overview of the field is based on the PRISMA-ScR protocol.

Results: The search found 62 sources focused on studying endophytic behavior using modern molecular-genetic research methods. The analysis revealed the following trends in the application of endophytic microorganisms: the development of microbial biostimulants for agricultural crops and their use as agents for biological control of plant diseases. The identified trends are consistent with previous reviews in this field. Unlike early studies, the focus has shifted to the implementation of the genetic potential of the microbiota, exploring the possibilities of upgrading the genetic information of microorganisms.

Conclusion: It is necessary to develop the application of molecular-genetic methods for studying endophytic microorganisms, as their use as biocontrol agents can be a promising strategy for the sustainable development of the agro-industrial complex. Special emphasis should be placed on studying the relationship between these microorganisms and cereal crops, as there is currently insufficient information on this in the modern scientific literature.

Keywords: endophytic microorganisms; omics technologies; biocontrol agents; molecular-genetic methods; cereal crops; microbial biostimulants; sustainable agriculture

Correspondence:

Alexander Yurievich Prosekov
E-mail: rector@kemsu.ru

Conflict of interest:

The authors report the absence of a conflict of interest.

Received: 11.11.2023

Accepted: 15.03.2023

Published: 30.03.2023

Copyright: © 2024 The Author



To cite: Prosekov A.Yu. Application of omics methods to the study of endophytic microorganisms: Scoping Review. *FOOD METAENGINEERING*, 2(1), 34-50.
<https://doi.org/10.37442/fme.2024.1.44>

ВВЕДЕНИЕ

Продукты сельскохозяйственного производства, включая зерновые культуры, играют важную роль в обеспечении продовольственной безопасности. По данным FAO около 45 % энергии человек получает от злаков, корнеплодов и клубнеплодов¹. В Кемеровской области-Кузбассе зерновые и зернобобовые культуры также составляют значительную долю в питании населения и активно выращиваются. По данным за 2023 г занятые ими посевные площади составили 342 494,0 гектаров (63 % от всех посевных площадей)².

В 2023 году валовой сбор зерновых и зернобобовых составил 11391,8 тыс. центнеров (для всех категорий хозяйств). При этом урожайность составила 18,6 ц с 1 га убранной площади³. В период с 2018 по 2022 год наблюдалось значительное увеличение валового сбора зерна (Рисунок 1).

Наиболее распространенными зерновыми культурами в Кузбассе являются: пшеница, рожь озимая, ячмень и овес. Процентное распределение производства культур приведено на Рисунке 2. При этом продуктивность зерновых культур значительно снижается под воздействием фитопатогенов. В годы с острой эпидемиологической обстановкой потери пшеницы составляют от 50 до 60 % (Figueroa et al., 2018).

В современном мире наблюдается тенденция к росту заболеваемости сельскохозяйственных культур. Некоторые исследования свидетельствуют о том, что это может быть связано с повышением среднесуточных температур, которое происходит ежегодно и провоцирует смещение вегетационного периода растений и изменение его продолжительности. Так, у растений, подвергшихся воздействию высоких температур в ночное время, происходит снижение устойчивости к инфекционным заболеваниям, обусловленное нарушением синтеза метаболитов, ингибирующих воздействие фитопатогенных организмов (Terblanche et al., 2011; Zhao et al. 2017).

На данный момент времени для защиты культур от фитопатогенов сельскохозяйственных культур используют химические средства защиты — пестициды (Lengai et al., 2018). Данные препараты высокоэффективны и значительно снижают воздействие биотических стрессов на сельскохозяйственные культуры. Однако применение пестицидов характеризуется рядом экологических проблем. Исследования показывают, что целевых организмов достигает около 0,1 % пестицидов. Оставшаяся часть остаётся на поверхности почвы (Sun et al., 2018). Высокая стабильность таких препаратов обуславливает их длительное сохранение в окружающей среде, вызывая загрязнение почв, водоемов, а также атмосферы (Syed Ab Rahman et al., 2009). Пестициды обладают высокой способностью к биоаккумуляции, за счет чего

Рисунок 1

**Валовой сбор зерна (в весе после доработки)
в хозяйствах всех категорий**

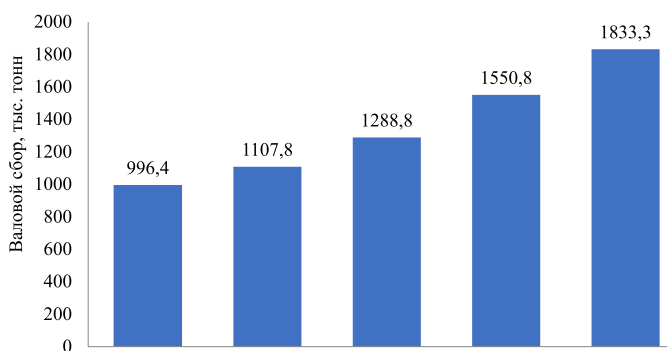
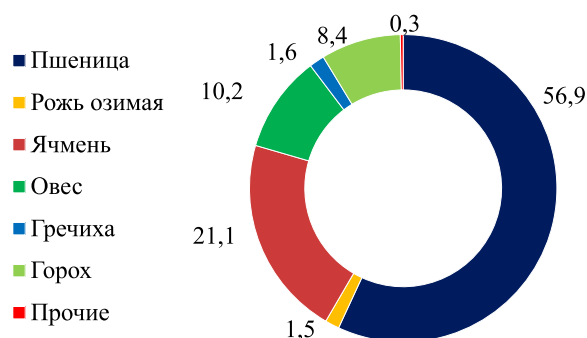


Рисунок 2

**Структура производства зерна за 2022 год в процентах
от общего объема**



¹ Food Systems Dashboard. <https://www.foodsystemsdashboard.org/countries/rus#adult-obesity>.

² Сельское хозяйство, охота и лесное хозяйство. Инфографические материалы <https://42.rosstat.gov.ru/folder/95558>

³ Сельское хозяйство, охота и лесное хозяйство. <https://42.rosstat.gov.ru/folder/95558>

А. Ю. Просеков

проникают в пищевые цепочки и создают угрозу для здоровья животных и человека (Tao et al., 2021). Чрезмерное применение химических средств защиты растений обуславливает появление более агрессивных и вирулентных форм патогенов (Sang, et al. 2020).

Накопленная научная база, а также поощрение разработок на государственном уровне, привели к открытию биопестицидов — природных соединений или агентов, получаемых из растений и микроорганизмов для целенаправленной борьбы с сельскохозяйственными вредителями и патогенами (Kumar et al., 2021). Несмотря на многочисленные преимущества, связанные с применением биопестицидов, их доля составляет менее 1 % от общего объема мирового рынка средств защиты растений. В связи с этим, актуальным является расширение ассортимента и разработка новых биологических средств защиты растений.

Перспективным агентом для разработки микробных препаратов нового поколения являются эндофитные микроорганизмы или эндофиты. Такие микроорганизмы колонизируют ткани растений, не вызывая заболеваний и негативных эффектов (Morales-Cedeño et al., 2021). Обитая в тканях растений, эндофиты ускоряют рост и развитие растений за счет синтеза фитогормонов. Известно, также, что эндофиты способны защищать растение-хозяина путем индуцирования иммунной системы (Latz et al., 2018). В тоже время, эндофитные микроорганизмы остаются мало изученными. Пролить свет на их роль и функции могут omics-ные технологии.

Целью настоящего обзора предметного поля является обобщение и систематизация знаний об эндофитных микроорганизмах, полученных с применением omics-ных технологий.

Таблица 1

Критерии отбора источников

Критерий	Включено	Исключено	Причины
Популяция	Эндофитные микроорганизмы	Почвенные и ризосферные микроорганизмы	Целью настоящего обзора является обобщение и систематизация знаний об эндофитных микроорганизмах. Это связано с тем, что эндофитные микроорганизмы обладают рядом преимуществ за счет колонизации ткани растений.
Концепция	Исследования направленные на оценку ростостимулирующих свойств и вирулентности эндофитных микроорганизмов.	Исследования, направленные на оценку свойств эндофитных микроорганизмов, не оказывающих влияние на растения.	Настоящее исследование направлено на освещение свойств эндофитных микроорганизмов, которые применимы в сельском хозяйстве.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Заявление о прозрачности
и беспристрастности обзора

В данном обзоре проанализирована научная литература, соответствующая тематике исследования, оценено количество доступных исследований, выделены главные характеристики этих работ и неоткрытые аспекты, связанные с данной областью знаний согласно протоколу PRISMA-ScR.

Стратегия поиска

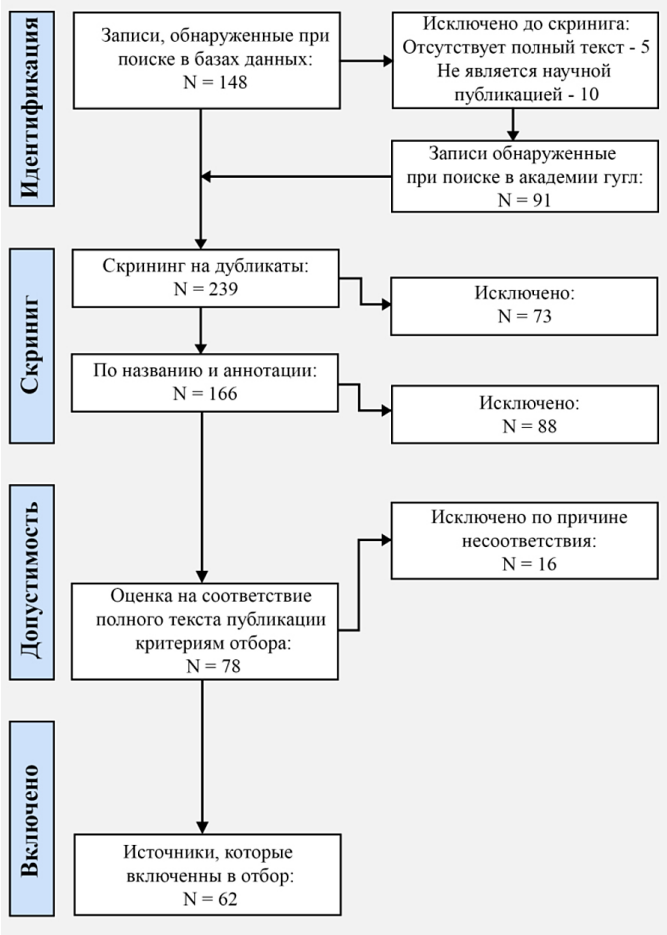
Поиск осуществляли в таких базах данных, как: Scopus, ScienceDirect, Scholar.google. Для поиска данных использовались поисковые запросы по ключевым словам и словосочетаниям: endophytes, endosphere, RNA, transcriptome, genes, wheat, barley, oats.

Критерии включения
и исключения источников

В обзор предметной области включались только публикации, текст которых находится в открытом доступе. Если полный текст публикаций не удалось обнаружить, то статью исключали из исследования. В работе также не учитывались дубликаты и статьи, не соответствовавшие критериям отбора (по названию, аннотации или полному тексту). Критерии отбора представлены в Таблице 1.

Критерий	Включено	Исключено	Причины
Контекст	Исследования эндофитных микроорганизмов с использованием <i>omics</i> -ных технологий.	Исследования эндофитных микроорганизмов с использованием культурально-зависимых и других менее современных методов.	Настоящее исследование сконцентрировано на применении <i>omics</i> -ных технологий. Эта группа методов является наиболее современной и точной, а также позволяет оценить механизмы воздействия эндофитов на растения с новой точки зрения.
Язык	Любой	Ограничения отсутствуют	География распространения эндофитных микроорганизмов является обширной, в связи с этим оценивались работы на всех языках.
Временной период	По январь 2024 года	После января 2024 года	Статьи не ограничивали по временному периоду, так как <i>omics</i> -ные технологии являются сравнительно молодым методом исследования.
География	Любые страны	Ограничения отсутствуют	Исследуемая тематика актуальна для всех стран мира

Рисунок 3
Диаграмма процесса отбора статей для обзора предметного поля по PRISMA-ScR



При поиске в научных базах данных обнаружено 239 источников (Рисунок 3), из них: Scopus — 94, ScienceDirect — 13, Google Scholar — 132.

В процессе скрининга на присутствие дубликатов удалено 73 источника. После первичного скрининга названий и аннотаций из обзора предметной области исключено 88 исследований. В связи с этим к полнотекстовому скринингу на соответствие критериям отбора допущено 78 источников. В процессе анализа полного текста исключено 16 источников, из них 4 не соответствовали концепции; 12 контексту обзора научного поля работ. Всего в обзор предметного поля было включено 62 исследования.

Извлечение и визуализация данных

Из отобранных работ извлекали библиографические данные: имена и фамилии авторов, наименование публикации и журнала, год публикации, сведения о томе, выпуске, номере и страницах, на которых расположена публикация, а также doi. Также из исследования извлекались следующие сведения: имена авторов и информация о странах происхождения, цель и дизайн исследования, результаты и выводы, год публикации. Все включенные в обзор источники обрабатывали в программном обеспечении «VOSViewer» для наглядного представления частотности встречаемости ключевых слов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание отобранных публикаций

Информация о выбранных источниках была экспортирована из программного обеспечения «Zotero» в формате файла .ris. Обработку файла для предоставления ключевых слов в графическом формате осуществляли

с помощью программы «VOSviewer». В процессе обработки из 62 работ удалось извлечь 832 ключевых слова. Из них отобрано 44 ключевых слова, которые встречались более 2 раз. На рисунке 4 представлена карта визуализации взаимосвязи ключевых слов. Также составлена карта визуализации частоты встречаемости ключевых слов (Рисунок 5).

Рисунок 4

Карта взаимосвязи ключевых слов

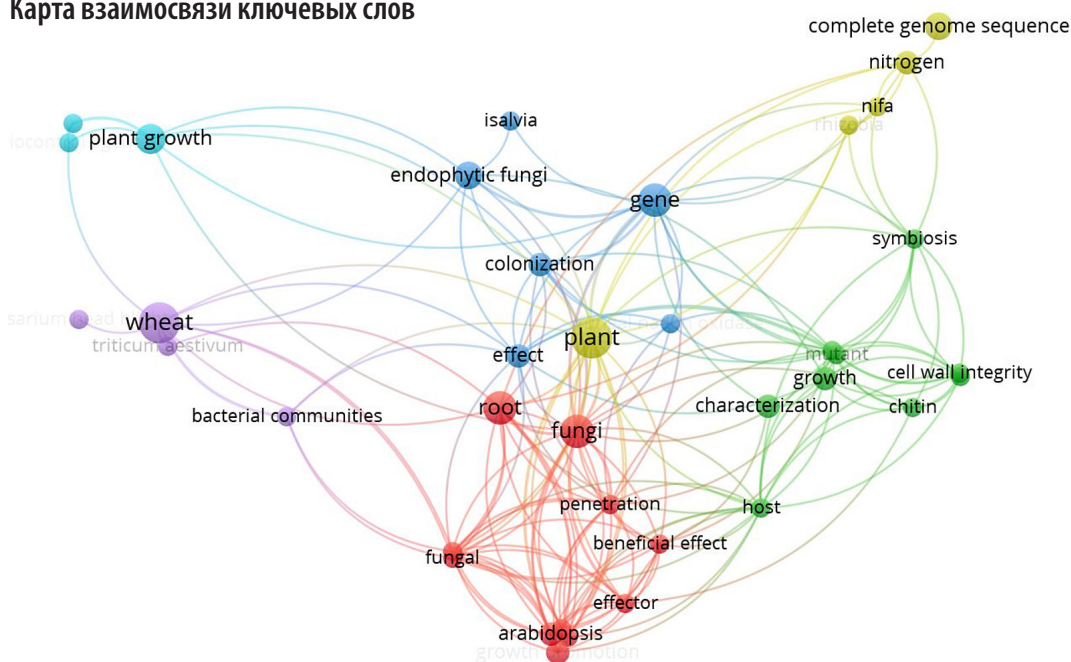
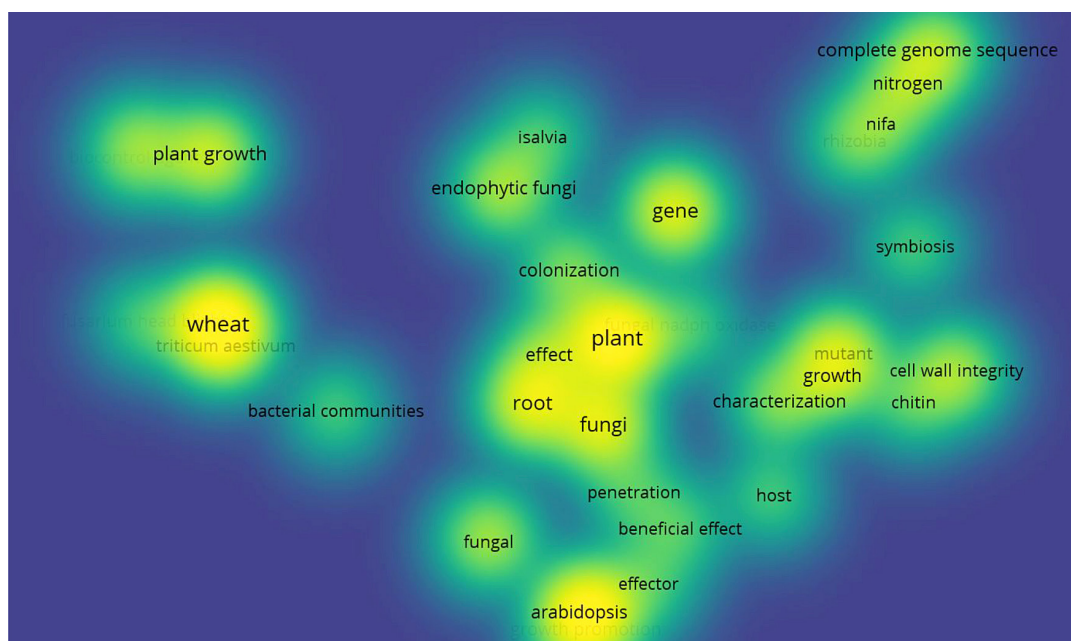


Рисунок 5

Частота встречаемости ключевых слов



А. Ю. Просеков

Чем чаще упоминается слово, тем больше размер точки его обозначающей. Связь между ключевыми словами в исследованиях обозначаются цветом и линиями. VOSviewer позволил установить, что в отобранных работах наиболее часто встречаются следующие ключевые слова (за исключением основных понятий): plant, colonization, fungi, root, symbiosis.

Также проанализировали частоту встречаемости ключевых слов по году выпуска статьи. Результаты отражены на Рисунке 6.

Частота встречаемости ключевых слов по годам

Период публикаций, выбранных для анализа ключевых терминов, охватывает интервал с 2012 по 2018 год. Максимальная интенсивность публикационной активности по анализируемой тематике была зафиксирована начиная с 2014 года. Авторы исследований представляют широкий географический спектр, включающий 30 стран, среди которых Испания, Сингапур, Соединенные Штаты Америки, Польша, Мексика, Китай, Турция, Оман, Дания, Пакистан, Саудовская Аравия, Германия, Италия, Нидерланды, Россия, Индия, Франция, Швеция, Канада, Египет, Республика Корея, Новая Зеландия, Бразилия, Аргентина, Иран, Япония, Швейцария, Австрия, Великобритания и Бельгия.

Детальный анализ источников выявил преимущественное использование методик omics-ных технологий для исследования эндофитных микроорганизмов, включая геномику, метагеномику и транскриптомику. Синтезированные данные, полученные с использованием этих методологий, представлены в последующем обзоре.

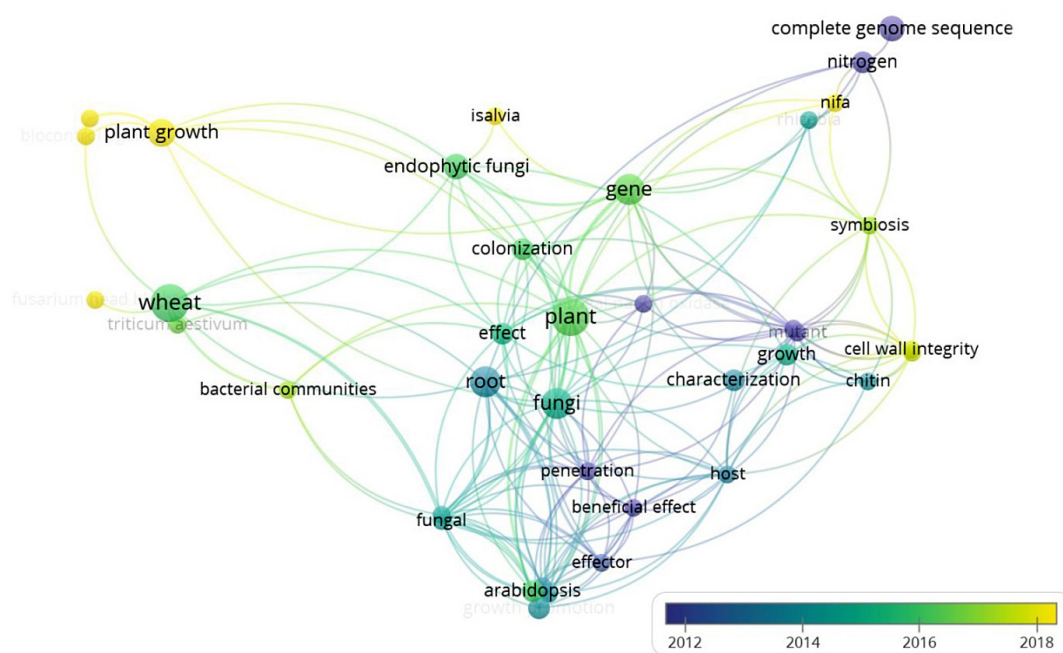
Геномика и метагеномика эндофитных микроорганизмов

Молекулярную основу эндофитного разнообразия бактерий и грибов и их взаимодействия с растениями-хозяевами можно охарактеризовать с помощью методов omics-ных технологий, в частности метагеномики, которая является одним из основных аспектов геномных исследований.

Несмотря на то, что в настоящий момент изучено большое количество бактериальных геномов, количество полных геномов бактериальных эндофитов, способствующих росту растений, до сих пор не велико. На сегодняшний день секвенировали геномы следующих бактериальных эндофитов: *Azoarcus* sp. BH72, *Azospirillum* *Lipoferum* 4B, *B. phytofirmans* PsJN, *Burkholderia* spp. KJ006, *Enterobacter* sp. 638, *G. diazotrophicus* Pa15, *Klebsiella pneumoniae* 342, *Pseudomonas putida* W619,

Рисунок 6

Частота встречаемости ключевых слов по годам



А. Ю. Просеков

Pseudomonas stutzeri A1501, *Serratia proteamaculans* 568, *Stenotrophomonas maltophilia* R551-3 и др. (Fouts et al., 2008; Yan et al., 2008; Bertalan et al., 2009; Taghavi et al., 2009; Weilharter et al., 2011; Kwak et al., 2012).

В вышеупомянутых геномах обнаружены многочисленные признаки, связанные со стимулированием роста растений (фиксация азота, синтез фитогормонов, синтез АСС дезаминазы, противогрибкового действия, и др.) за исключением эндофита *E. cloacae* ENHKU01, выделенного из больного растения перца (*Capsicum annuum* L.). Данный вид часто встречается как условно-патогенный микроорганизм человека, при этом функциональная роль штамма при взаимодействии с растением-хозяином не установлена.

Основываясь на том, что геном *Azoarcus* не содержит гены, ответственные за многие факторы вирулентности (например, систему секреции III и IV типов (T3SS, T4SS)), ученые выдвинули гипотезу о том, что эндофиты могут рассматриваться как «обезоруженные патогены» (Reinhold-Hurek & Hurek, 2011). Секреция белка и, в частности, доставка эффекторных белков хозяину, которая опосредуется у грамотрицательных патогенов или ризобияльных симбионтов главным образом через T3SSs, являются важными стратегиями подавления защитного ответа хозяина (Gil-Gil et al., 2023). Мутанты T3SS обладают повышенной эндофитной колонизацией. В связи с этим можно предположить, что колонизация корней микроорганизмами протекает лучше при неспособности продуцировать элиситоры.

Изучение других секвенированных геномов эндофитов подтвердило эти наблюдения. В то время как общие системы (T1SSs и T2SSs) достаточно распространены, T3SSs или T4SSs чрезвычайно редки или отсутствуют среди изученных эндофитов. Это позволяет предположить, что механизмы модуляции реакции растений, используемые симбионтами или патогенами (Downie, 2010), не являются общими во взаимодействиях растений и эндофитов. При этом гены автотранспортеров (T5SS) были обнаружены у большинства эндофитов (Таблица 2).

Также по меньшей мере два кластера генов для недавно распознанной системы секреции VI типа (T6SS) присутствовали в геноме эндофитов, у которых в основном отсутствовал T4SS. T6SS распространены у протеобактерий, а различные патогенные бактерии (*Burkholderia*, *Yersinia*, *Pseudomonas*) обладали большим количеством кластеров генов T6SS (Boyer et al., 2009). Последующие

исследования в данной сфере могут объяснить, играют ли эти системы секреции белка определенную роль в эндофитном образе жизни и какие белки при этом секретируются.

Геномы других эндофитных микроорганизмов содержали гены, кодирующие различные признаки, в том числе способствующие росту растений. К ним относятся гены, кодирующие азотфиксацию, дезаминазную активность АСС, биосинтез сидерофоров., производство фитогормонов (индолил-3-уксусная кислота, ацетоин, 2,3-бутандиол) и синтез антимикробных соединений (Santoyo et al., 2016).

Некоторые исследователи попытались отследить гены, ответственные за эндофитный образ жизни микроорганизмов (Fadiji et al., 2021; Li et al., 2023). В настоящее время механизмы до конца не изучены, поскольку способность проникать и выживать внутри тканей растений многофакторна.

Биоинформатический подход позволяет прогнозировать некоторые ключевые особенности, которые отличают эндофитные ростостимулирующие штаммы от ризосферных. Так, в исследовании Ali et al. (2014) сравнивали последовательности геномной ДНК ризосферного и эндофитного вида, принадлежащих к роду *Burkholderia*, при этом гены, кодируемые ризосфер-

Таблица 2

Особенности генома эндофитных микроорганизмов

Штамм	Type III SS	Type IV SS	Type V SS	Type VI SS	TonB DR
<i>P. putida</i> W619	–	–	5	2	22
<i>P. stutzeri</i> A150	–	–	1	–	12
<i>Azoarcus</i> sp. BH72	–	–	1	2	22
<i>H. seropedica</i> SmR1	1	–	–	2	23
<i>G. diazotro</i> . Pal5	–	4	5	–	6
<i>Azospirillum</i> sp. B510	–	–	4	2	9
<i>K. pneumoniae</i> 342	–	1	3	3	13
<i>Enterobacter</i> sp. 638	–	–	8	–	12
<i>M. populi</i> BJ001	–	1	–	–	23
<i>Serratia proteamaculans</i> 568	–	–	10	2	12
<i>S. maltoph.</i> R551-3	–	1	9	–	66

Примечание. Adapted from «Living inside plants: Bacterial endophytes» by B. Reinhold-Hurek, and T. Hurek, 2011, .Current Opinion in Plant Biology, 14(4), P. 435–443 (<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.04.004>). Copyright 2011 by the Elsevier Ltd.

ным штаммом, были вычтены из эндофитного штамма. Затем оставшиеся предполагаемые эндофитные гены сравнивали с полными геномами восьми различных эндофитных ростостимулирующих микроорганизмов. Предполагается, что гены, общие для данных штаммов, потенциально участвуют в эндофитном поведении. К ним относились гены, кодирующие белки-транспортеры, системы секреции и доставки, деградацию или модификацию растительных полимеров, регуляцию транскрипции, детоксикацию, поддержание окислительно-восстановительного потенциала, и др. с неустановленными функциями (Santoyo et al., 2016).

Учеными обнаружено 36 генов, ответственных за эндофитный образ жизни микроорганизмов (Fadiji et al., 2021; Li et al., 2023). Среди этих генов следует отметить те, которые участвуют в хемотаксисе и подвижности, такие как аэротаксис (*aer*), регулятор белков (*cheC*, *cheD*, *cheV* и *cheZ*) и подвижность (*fliA*, *flhB*, *flhF* и *fliL*). Другие включают регуляторы транскрипции: регуляция хранения углерода (*Csr*), образование биопленки (*sdiA*), восстановление оксида азота (*norR*), регуляция резистентности к бета-лактамазам (*ampR*) и регуляция азота (*nifA*).

Регуляторный ген *nifA* кодирует белок NifA — активатор транскрипции, и известен как главный регулятор нитрогеназы у протеобактериальных diaзотрофов (Demtröder et al., 2019). NifA является энхансерным элементом и запускает экспрессию всех генов, ответственных за фиксацию азота, а также является конечным звеном в сигнальном каскаде активации генов нитрогеназного комплекса (Baumiev et al., 2019).

Система *Csr* является одним из немногих известных бактериальных мРНК-белковых регуляторов. Она влияет на широкий спектр генов, которые отвечают за вирулентность и метаболизм бактерий (Sowa, et al. 2017). Кроме того, идентифицированы гены, участвующие в системах секреции, таких как секреция типа III (*ycsJ*), конъюгальная ДНК типа IV (*virB2*) и сборка пилуса типа I (*fimA*). Обнаружена группа генов, участвующих в транспортной системе, включая систему фосфотрансферазы, транспортер трикарбоксилатов (*tctA*) и метилдикарбоксилат (*dctA*). Гены *ipdC* и *iaaM*, кодирующие индол-3-пируватдекарбоксилазу и триптофан-2-монооксигеназу соответственно, которые участвуют в биосинтезе важного фитогормона, называемого индолил-3-уксусная кислота, из триптофана (Sugawara et al., 2015).

Транскриптомика

Генетические аспекты колонизации растений эндофитами

Многочисленные научные исследования подтверждают, что эндофиты способствуют росту растений, ускоряют обмен веществ и увеличивают устойчивость растений к стрессу. В то же время взаимодействие между эндофитом и растением-хозяином представляет сложный процесс, включающий различные механизмы реагирования. В связи с этим изучить его не так просто. Однако методы транскриптомики позволяют получить глубокие знания об этих механизмах (Sánchez-Vallet et al., 2013; Straub et al., 2013; Sánchez-Vallet et al., 2015).

Транскриптомные исследования касаются различных аспектов взаимодействия растений и эндофитов, начиная с распознавания и колонизации эндофитов до устойчивости к стрессу. На этапе распознавания эндофитные микроорганизмы демонстрируют различные механизмы взаимодействия с растениями-хозяевами, позволяющие уклоняться от его защитных механизмов. Например, ряд грибных эндофитов маскируют хитин, чтобы предотвратить дальнейшие защитные реакции (Sánchez-Vallet et al., 2015), подавлять выработку салициловой кислоты растениями и стимулировать биосинтез жасминовой кислоты (Straub et al., 2013). Так, структурный анализ эффектора LysM Eср6 грибкового патогена томата *Cladosporium fulvum* выявил новый механизм связывания хитина, опосредованный внутрицепочечной димеризацией LysM. Этот процесс приводит к образованию бороздки, способной связываться с хитином. Хотя единичный домен LysM Eср6 обладает низким микромолярным сродством к хитину, он нарушает иммунитет, который обычно запускается при контакте с данным веществом (Sánchez-Vallet et al., 2013).

Некоторые эндофиты используют регулирующие пути, нацеленные на микроРНК для того, чтобы избежать действия защитной системы растения-хозяина (Plett et al., 2018). На этапе распознавания соединения, секретируемые эндофитами, поступают в организм растения-хозяина и способствуют его росту (Jiang et al. 2019; Lu et al. 2019). Они активируют как стрессовые, так и защитные реакции против патогенов. Vahabi et al. (2015) доказали, что содержание жасминовой кислоты в *Arabidopsis*, инокулированном *S. indica*, значительно снижалось по сравнению с содержанием салициловой кислоты. Такое явление не наблюдалось у растений,

не контактирующих с эндофитом. Ученые также обнаружили, что метаболиты гриба вызывают закрытие устьиц, стимулируют выработку активных форм кислорода, накопление фитогормонов, связанных со стрессом, и активацию генов, ответственных за защиту и стресс в корнях и/или побегах. Интересно отметить, что после колонизации все эти показатели возвращаются к нормальным значениям.

Malinich et al. (2019) продемонстрировали, что взаимодействие между *Trichoderma virens* и кукурузой приводит к снижению образования салициловой кислоты в растении. Вследствие этого прекращается выработка катехола, что делает растения более восприимчивыми к воздействию патогенов. При этом гены, отвечающие за синтез жасминовой кислоты, активируются, чтобы сформировать индуцированную системную резистентности к некротрофам. Интересно, что уровни салициловой кислоты в растениях, колонизированных *Trichoderma virens*, практически ничем не отличаются от уровней в неколонизированных растениях (Ambrose et al., 2015). То есть, физический контакт между этими двумя симбионтами может не привести к повышению уровня салициловой кислоты, но всё же считается достаточным для установления системной защиты (Constantin et al., 2019).

После преодоления конкурирующей микробиоты растения и физических барьеров эндофиты могут применять различные стратегии, чтобы не стать целью защитных реакций хозяина. Эндофитные бактерии формируют собственные митоген-активируемые протеинкиназы (MAPK) (Vandenkoornhuysen et al., 2015) или производят ферменты в ответ на иммунную систему хозяина, тогда как грибковые эндофиты полагаются на секрецию хитиндиацетилазы или грибковых лектинов (Lahrmann & Zuccaro et al., 2012). Это не единственное отличие эндофитных микроорганизмов от фитопатогенов. Эндофиты ограничивают свое собственное пространство колонизации, не «переступая порог» и не «подавляя» растение на критической фазе колонизации (Constantin et al., 2019; De Palma et al., 2019). В отличие от патогенных микробов, которые вызывают системную приобретенную устойчивость посредством передачи сигнальной молекулы салициловой кислоты, эндофиты регулируют передачу сигналов за счет жасминовой кислоты и этилена, индуцируя системную резистентность, что повышает устойчивость надземных частей растений к биотическому стрессу.

Аспекты положительного влияния эндофитов на растения

По мере продолжения фазы колонизации развиваются эндосимбиотические отношения, которые приносят пользу обоим организмам. Растения-хозяева поддерживают эндофитные сообщества в специфических тканях, снабжая их питательными веществами (Hao et al., 2017). На первых этапах колонизации растения-хозяева способствуют установлению симбиотической связи, активируя гены эндофитов, которые отвечают за перемещение, хемотаксис и адгезию. Это достигается путем увеличения выделения белков, ассоциированных с прикреплением, ремоделированием клеточной стенки и абсорбцией с помощью транспортеров ABC (Pankiewicz et al., 2016). Например, *Azoarcus* sp. BH72 секретирует транспортеры типа V, такие как Azo1684 и Azo1653, чтобы проникнуть в ткань риса (Utturkar et al., 2016).

Благодаря сложному взаимодействию с растениями многочисленные эндофиты способствуют росту растений даже в условиях стрессовых факторов. Так, например, инокуляция *S. indica* способствовала лучшему развитию корней за счет увеличения экспрессии генов биосинтеза индол-3-уксусной кислоты AXR1 и AUX1 в ячмене (Ghaffari et al., 2016), а также усиления регуляции генов, кодирующих ферменты, связанные с биосинтезом жирных кислот. Это привело к улучшению репродуктивного роста и улучшению качества масла *Brassica napus* (Hashem et al., 2017). Сообщается также, что эндофитные грибы, выделенные из видов рода *Noccea*, усиливают экспрессию переносчиков ионов и генов, связанных с биосинтезом жирных кислот, что способствует росту растений (Ważny et al., 2021).

Помимо активированных генов, связанных с ростом растений, эндофит может также влиять на накопление первичных и вторичных метаболитов растений, усиливая их рост. Jiang et al. (2019) отметили, что эндофитные грибы смогли индуцировать накопление таншинона в организме *S. miltiorrhiza* Bunge после заражения. Это происходило за счет активации 14 ключевых генов ферментов: DXS, DXS2, DXR, HMGR3, AACT, MK, PMK, GGPPS2, GPPS, KSL, IDI, IPIL, FDPS и CPS.

Основными эндогенными факторами, отвечающими за адаптацию растения к окружающей среде, являются не только антиоксидантные метаболиты, но и фитогормоны. Например, в условиях солевого стресса эндофитные микроорганизмы в основном индуцировали

гены, участвующие в биосинтезе и передаче сигналов фитогормонов (ауксина, жасминовой кислоты и этилена), транспорте железа и улавливании активных форм кислорода (Qin et al., 2018; Eida et al., 2019)

В условиях засухи эндофитные грибы функционируют иначе, чем эндофитные бактерии. Например, *S. indica* повышал уровни ауксина, АБК, СК и цитокинина, что усиливало экспрессию генов, участвующих в реакции растений-хозяев кукурузы на стресс засухи (Zhang et al., 2018), в то время как *T. harzianum* улучшал устойчивость риса к засухе за счет модулирования активности генов аквапорина и дегидрина, белка, связывающего элементы, чувствительные к дегидратации, и супероксиддисмутазы (Pandey et al., 2016).

Транскриптомика также может обеспечить глубокое понимание молекулярных особенностей, которые лежат в основе переключения образа жизни грибов с эндофитного на патогенное состояние (Kage et al., 2017). Zhou и соавт. (2018) показали, что экспрессия генов как при эндофитном, так и при сапрофитном образе жизни *D. liquidambaris* находится под сильным влиянием окружающей среды хозяина. Было высказано предположение о том, что сигнальный путь MAPK может быть вовлечен в изменение образа жизни грибов. Becker и соавт. (2015) обнаружили, что целостность клеточной стенки MAPK является важнейшим сигнальным путем для поддержания мутуалистического симбиотического взаимодействия.

Epichloë festucae с райграсом многолетним. С другой стороны, активируемая стрессом передача сигналов пути MAPK и продукция активных форм кислорода грибковым комплексом НАДФН-оксидазы (Nox) являются ключевыми механизмами, которые поддерживают стабильную мутуалистическую ассоциацию между *E. festucae* и райграсом (Segmüller et al., 2008). В связи с этим, когда растения заражаются эндофитными грибами, лишенными функциональных комплексов Nox или активируемой стрессом передачи сигналов MAPK, хозяин может демонстрировать более медленный рост, в то время как гриб имеет пролиферативный рост, приводящий к переключению образа жизни с эндофитного на патогенный (Lu et al., 2021). Такой результат наблюдался у *C. minitans* (Wei et al., 2016), *B. cinerea* (Segmüller et al., 2008) и *D. Liquidambaris* (Zhou et al., 2018).

В тоже время эндофиты также оказывают существенное влияние за защиту растений от биотических

стрессов. Так, однократная инокуляция эндофитной *Bacillus megaterium*, выделенной из корня черного перца, способствует повышению роста семян *A. thaliana* Col O за счет активации генов, связанных с биотическим стрессом, таких как MYB4, MYB7, WRR4, ATOSM34 и ATHCHIB (Vibhuti et al., 2017).

Эндофитные микроорганизмы зерновых культур

На данный момент данных о механизмах взаимодействия эндофитных микроорганизмов и злаковых культур не достаточно в научной литературе. Наиболее изученными являются эндофиты пшеницы. Экологическая роль и частота встречаемости эндофитов пшеницы грибковой природы особенно изучена в отношении семейства *Clavicipitaceae*, где род *Neotyphodium* и *Epichloë* являлись модельной системой. Также хорошо изучены и известны своей ассоциацией с пшеницей *Epichloë* и *Neotyphodium* (Card et al., 2014).

В тоже время существует пробел в знаниях о жизненных циклах и экологической роли большинства других эндофитов. Это связано с тем, что современное понимание грибковых эндофитов пшеницы построено на довольно небольшом наборе экспериментальных условий, включая генотипы пшеницы, органы растений, ткани растений, стадии развития растений или условия окружающей среды (Granzow, et al., 2017; Karlsson et al. 2017; Mahoney et al., 2017; Yin et al. 2017; Kothe et al. 2018; Al-Sadi, 2021). Более того, большая часть исследований основана на культурально-зависимых методах, которые исключают биотрофные и медленнорастущие виды, и способствуют обнаружению быстрорастущих грибов (Mahoney et al., 2017; Alkan et al., 2021).

В научной литературе показано, что среди эндофитов, выявленных у пшеницы, некоторые проявляют симбиотическую кооперацию с этим растением. Предыдущие исследования (Ikram et al., 2020) эндофитных грибов показали, что эндофитный штамм *Chaetomium* sp. снижал негативное воздействие на растение *P. recondite* f. В свою очередь эндофитный штамм *T. hamatum* отмечен как потенциальный агент биоконтроля в отношении возбудителя коричневых пятен пшеницы — *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler (Larran et al., 2016). Comby и др. (Comby et al., 2017) обнаружили в пшенице эндофитные грибы, которые можно использовать для защиты растений от *F. graminearum*, который является причи-

ной развития фузариоза колоса. Эти грибы относились к следующим видам: *S. kiliense*, *A. proteae*, *C. rosea* и *M. bolleyi*. Схожий эффект отмечен у: *S. strictum*, *A. flocculosa* и *P. Olsonii* (Rojas et al., 2020).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Рассмотренные научные публикации открывают широкое поле для дальнейшего изучения эндофитных микроорганизмов с использованием современных молекулярно-генетических методов. На данный момент сделан значительный шаг в понимании механизмов эндофитного поведения в сравнении с ризосферными микроорганизмами, а также фитопатогенами.

К выявленным трендам применения эндофитных микроорганизмов относится биостимуляция сельскохозяйственных культур. Это связано с тем, что некоторые эндофиты способны продуцировать ростостимулирующие вещества, а также улучшать питание растений, например, путем фиксации азота из атмосферы. Улучшение питания растений биологическими методами позволяет сократить использование химических удобрений, что соответствует современной тенденции к переходу на систему органического земледелия. Использование эндофитных микроорганизмов также способствует повышению устойчивости растений к стрессовым условиям.

Другой тренд — применение эндофитных микроорганизмов в биологическом контроле инфекционных заболеваний. Некоторые эндофиты обладают антагонистической активностью в отношении патогенных микроорганизмов, таким образом, они могут быть использованы в качестве аналогов химическим пестицидам для защиты растений от болезней.

Выявленные тренды согласуются с предыдущими обзорами в рамках данной тематики (Ahmed et al., 2023; Chetia et al., 2019; Saini et al., 2024). Однако ранние обзоры посвящались отдельному аспекту применения эндофитных микроорганизмов, что не позволяло оценить перспективы комплексно. Также, значительная часть обзоров основана на исследовательских работах, применяющих менее современные методы в сравнении с методами omics (Fadiji & Babalola, 2020; Khare et al., 2018), поэтому отсутствуют параллели между оценкой свойств эндофитов и их генетическим аппаратом.

Анализ отобранных для обзора публикаций также продемонстрировал возрастающий интерес к применению эндофитов для выращивания зерновых культур у иссле-

дователей по всему миру (Granzow et al., 2017; Karlsson et al., 2017; Mahoney et al., 2017; Yin et al. 2017; Kothe et al., 2018; Al-Sadi, 2021). Это может быть связано с тем, что растущее население планеты обуславливает необходимость в увеличении темпов производства сельскохозяйственной продукции, а значимую роль в обеспечении продовольственной безопасности большинства стран играют именно зерновые культуры.

Несмотря на возрастающую значимость молекулярно-генетических методов в научных исследованиях, на данный момент времени особенности геномов эндофитных микроорганизмов мало освещены. Это может быть связано со сложностями в использовании данных технологий. В некоторых случаях качество данных, полученных с помощью методов omics, может быть низким. Например, возникает проблема с низкой разрешающей способностью анализирующих приборов или недостаточным объемом образцов для анализа, что приводит к ограничению точности и достоверности результатов обзорного исследования. Кроме того, не все исследователи могут применять современные методы в связи с ограничениями во времени и ресурсах. Проведение полноценного исследования с использованием методов omics требует значительных временных и ресурсных затрат.

Настоящий обзор характеризуется следующими ограничениями: (1) анализировались публикации, полный текст которых доступен в открытом доступе, что может ограничить обзорный анализ достижений и тенденций в данной области; (2) включались только исследования, описывающие эндофитный образ жизни микроорганизмов с использованием omics-технологий, исключая данные, основанные на культурально-зависимых методах.

ВЫВОДЫ

Включение эндофитных микроорганизмов в состав биопестицидов является актуальным в связи с их высокой антагонистической активностью в отношении фитопатогенов. Эндофиты колонизируют непосредственно ткани растений, благодаря чему их действие является пролонгированным. Эндофиты также продуцируют различные ростостимулирующие вещества, что позволяет не только защитить сельскохозяйственные культуры от биотических стрессов, но также ускорить их рост и повысить продуктивность. Известны случаи выделения эндофитных микроорганизмов из зерновых куль-

тур. Тем не менее представители эндофитных микроорганизмов злаковых культур до сих пор мало изучены. В связи с этим необходимо проведение дополнительных исследований с применением omics-ных технологий, для понимания их экологических функций. Разви-

тие данной сферы исследований необходимо, так как применение эндофитных микроорганизмов в качестве биоконтроля распространения фитопатогенов может являться многообещающей стратегией устойчивого развития агропромышленного комплекса.

ЛИТЕРАТУРА / REFERENCES

- Ahmed, A., He, P., He, Y., Singh, B. K., Wu, Y., Munir, S., & He, P. (2023). Biocontrol of plant pathogens in omics era — With special focus on endophytic bacilli. *Critical Reviews in Biotechnology*, 43, 1–19. <https://doi.org/10.1080/07388551.2023.2183379>
- Ali, S., Duan, J., Charles, T. C., & Glick, B. R. (2014). A bioinformatics approach to the determination of genes involved in endophytic behavior in *Burkholderia* spp. *Journal of Theoretical Biology*, 343, 193–198. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.10.007>
- Alkan, M., Özer, G., İmren, M., Özdemir, F., Morgounov, A., & Dababat, A. A. (2021). First report of *Fusarium culmorum* and *Microdochium bolleyi* causing root rot on triticale in Kazakhstan. *Plant Disease*, 105(7). <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-20-2659-PDN>
- Al-Sadi, A. M. (2021). Bipolaris sorokiniana-induced black point, common root rot, and spot blotch diseases of wheat: A review. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 11, 584899. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.584899>
- Ambrose, K. V., Tian, Z., Wang, Y., Smith, J., Zylstra, G., Huang, B., & Belanger, F. C. (2015). Functional characterization of salicylate hydroxylase from the fungal endophyte *Epichloë festucae*. *Scientific Reports*, 5(1), 10939. <https://doi.org/10.1038/srep10939>
- Baymiev, A. K., Gumenko, R. S., Vladimirova, A. A., Akimova, E. S., Vershinina, Z. R., & Baymiev, A. K. (2019). Artificial activation of NIF gene expression in nodule bacteria *Ex Planta*. *Ecological Genetics*, 17(2), 35–42. <https://doi.org/10.17816/ecogen17235-42>
- Becker, Y., Eaton, C. J., Brasell, E., May, K. J., Becker, M., Hassing, B., Cartwright, G. M., Reinhold, L., & Scott, B. (2015). The fungal cell-wall integrity MAPK cascade is crucial for pyphal network formation and maintenance of restrictive growth of *Epichloë festucae* in symbiosis with *Lolium perenne*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 28(1), 69–85. <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-14-0183-R>
- Bertalan, M., Albano, R., De Pádua, V., Rouws, L., Rojas, C., Hemerly, A., Teixeira, K., Schwab, S., Araujo, J., Oliveira, A., França, L., Magalhães, V., Alquéres, S., Cardoso, A., Almeida, W., Loureiro, M. M., Nogueira, E., Cidade, D., Oliveira, D., Simão, T., Macedo, Jacyara, Valadão, A., Dreschsel, M., Freitas, F., Vidal, M., Guedes, H., Rodrigues, E., Meneses, C., Brioso, P., Pozzer, L., Figueiredo, D., Montano, H., Junior, J., De Souza Filho, G., Martin Quintana Flores, V., Ferreira, B., Branco, A., Gonzalez, P., Guillobel, H., Lemos, M., Seibel, L., Macedo, José, Alves-Ferreira, M., Sachetto-Martins, G., Coelho, A., Santos, E., Amaral, G., Neves, A., Pacheco, A. B., Carvalho, D., Lery, L., Bisch, P., Rössle, S. C., Ürményi, T., Rael Pereira, A., Silva, R., Rondinelli, E., Von Krüger, W., Martins, O., Baldani, J. I., & Ferreira, P. C. (2009). Complete genome sequence of the sugarcane nitrogen-fixing endophyte *Gluconacetobacter diazotrophicus* Pa15. *BMC Genomics*, 10(1), 450. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-450>
- Boyer, F., Fichant, G., Berthod, J., Vandenbrouck, Y., & Attree, I. (2009). Dissecting the bacterial type VI secretion system by a genome wide in silico analysis: What can be learned from available microbial genomic resources? *BMC Genomics*, 10(1), 104. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-104>
- Card, S. D., Faville, M. J., Simpson, W. R., Johnson, R. D., Voisey, C. R., De Bonth, A. C. M., & Hume, D. E. (2014). Mutualistic fungal endophytes in the *Triticeae* — Survey and description. *FEMS Microbiology Ecology*, 88(1), 94–106. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12273>
- Chetia, H., Kabiraj, D., Bharali, B., Ojha, S., Barkataki, M. P., Saikia, D., Singh, T., Mosahari, P. V., Sharma, P., & Bora, U. (2019). Exploring the benefits of endophytic fungi via omics. In B. P. Singh (Ed.), *Advances in Endophytic Fungal Research* (pp. 51–81). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-03589-1_4
- Comby, M., Gacoin, M., Robineau, M., Rabenoelina, F., Ptas, S., Dupont, J., Profizi, C., & Baillieul, F. (2017). Screening of wheat endophytes as biological control agents against *Fusarium* head blight using two different in vitro tests. *Microbiological Research*, 202, 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.04.014>
- Constantin, M. E., De Lamo, F. J., Vlieger, B. V., Rep, M., & Takken, F. L. W. (2019). Endophyte-mediated resistance in tomato to *Fusarium oxysporum* is independent of ET, JA, and SA. *Frontiers in Plant Science*, 10, 979. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00979>
- De Palma, M., Salzano, M., Villano, C., Aversano, R., Lorito, M., Ruocco, M., Docimo, T., Piccinelli, A. L., D'Agostino, N., & Tucci, M. (2019).

- Transcriptome reprogramming, epigenetic modifications and alternative splicing orchestrate the tomato root response to the beneficial fungus *Trichoderma harzianum*. *Horticulture Research*, 6(1), 5. <https://doi.org/10.1038/s41438-018-0079-1>
- Demtröder, L., Pfänder, Y., Schäfermann, S., Bandow, J. E., & Masepohl, B. (2019). NifA is the master regulator of both nitrogenase systems in *Rhodobacter capsulatus*. *MicrobiologyOpen*, 8(12), e921. <https://doi.org/10.1002/mbo3.921>
- Downie, J. A. (2010). The roles of extracellular proteins, polysaccharides and signals in the interactions of rhizobia with legume roots. *FEMS Microbiology Reviews*, 34(2), 150–170. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2009.00205.x>
- Eida, A. A., Alzubaidy, H. S., De Zélicourt, A., Synek, L., Alsharif, W., Lafi, F. F., Hirt, H., & Saad, M. M. (2019). Phylogenetically diverse endophytic bacteria from desert plants induce transcriptional changes of tissue-specific ion transporters and salinity stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 280, 228–240. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.12.002>
- Fadji, A. E., Ayangbenro, A. S., & Babalola, O. O. (2021). Unveiling the putative functional genes present in root-associated endophytic microbiome from maize plant using the shotgun approach. *Journal of Applied Genetics*, 62(2), 339–351. <https://doi.org/10.1007/s13353-021-00611-w>
- Fadji, A. E., & Babalola, O. O. (2020). Exploring the potentialities of beneficial endophytes for improved plant growth. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27(12), 3622–3633. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.002>
- Figueroa, M., Hammond-Kosack, K. E., & Solomon, P. S. (2018). A review of wheat diseases — a field perspective. *Molecular Plant Pathology*, 19(6), 1523–1536. <https://doi.org/10.1111/mpp.12618>
- Fouts, D. E., Tyler, H. L., DeBoy, R. T., Daugherty, S., Ren, Q., Badger, J. H., Durkin, A. S., Huot, H., Shrivastava, S., Kothari, S., Dodson, R. J., Mohamoud, Y., Khouri, H., Roesch, L. F. W., Krogfelt, K. A., Struve, C., Triplett, E. W., & Methé, B. A. (2008). Complete genome sequence of the N₂-fixing broad host range endophyte *Klebsiella pneumoniae* 342 and virulence predictions verified in mice. *PLoS Genetics*, 4(7), e1000141. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000141>
- Ghaffari, M. R., Ghabooli, M., Khatabi, B., Hajirezaei, M. R., Schweizer, P., & Salekdeh, G. H. (2016). Metabolic and transcriptional response of central metabolism affected by root endophytic fungus *Piriformospora indica* under salinity in barley. *Plant Molecular Biology*, 90(6), 699–717. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0461-z>
- Gil-Gil, T., Cuesta, T., Hernando-Amado, S., Reales-Calderón, J. A., Corona, F., Linares, J. F., & Martínez, J. L. (2023). Virulence and metabolism crosstalk: Impaired activity of the Type three Secretion System (T3SS) in a *Pseudomonas aeruginosa* crc-defective mutant. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(15), 12304. <https://doi.org/10.3390/ijms241512304>
- Granzow, S., Kaiser, K., Wemheuer, B., Pfeiffer, B., Daniel, R., Vidal, S., & Wemheuer, F. (2017). The effects of cropping regimes on fungal and bacterial communities of wheat and faba bean in a greenhouse pot experiment differ between plant species and compartment. *Frontiers in Microbiology*, 8, 902. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00902>
- Hao, K., Wang, F., Nong, X., McNeill, M. R., Liu, S., Wang, G., Cao, G., & Zhang, Z. (2017). Response of peanut *Arachis hypogaea* roots to the presence of beneficial and pathogenic fungi by transcriptome analysis. *Scientific Reports*, 7(1), 964. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01029-3>
- Hashem, A., Abd_Allah, E. F., Alqarawi, A. A., Radhakrishnan, R., & Kumar, A. (2017). Plant defense approach of *Bacillus subtilis* (BERA 71) against *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid in mung bean. *Journal of Plant Interactions*, 12(1), 390–401. <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1373871>
- Sang, H., Lee, H. B., Molecular Mechanisms of Succinate Dehydrogenase Inhibitor Resistance in Phytopathogenic Fungi. (2020). *Research of Plant Diseases*, 26(1), 1–7. <https://doi.org/10.5423/RPD.2020.26.1.1>
- Ikram, M., Ali, N., Jan, G., Jan, F. G., & Khan, N. (2020). Endophytic fungal diversity and their interaction with plants for agriculture sustainability under stressful condition. *Recent Patents on Food, Nutrition & Agriculture*, 11(2), 115–123. <https://doi.org/10.2174/2212798410666190612130139>
- Jiang, C.-H., Xie, Y.-S., Zhu, K., Wang, N., Li, Z.-J., Yu, G.-J., & Guo, J.-H. (2019). Volatile organic compounds emitted by *Bacillus* sp. JC03 promote plant growth through the action of auxin and strigolactone. *Plant Growth Regulation*, 87(2), 317–328. <https://doi.org/10.1007/s10725-018-00473-z>
- Jiang, Y., Wang, L., Lu, S., Xue, Y., Wei, X., Lu, J., & Zhang, Y. (2019). Transcriptome sequencing of *Salvia miltiorrhiza* after infection by its endophytic fungi and identification of genes related to tanshinone biosynthesis. *Pharmaceutical Biology*, 57(1), 760–769. <https://doi.org/10.1080/13880209.2019.1680706>
- Kage, U., Karre, S., Kushalappa, A. C., & McCartney, C. (2017). Identification and characterization of a fusarium head blight resistance gene *TaACT* in wheat QTL-2 DL. *Plant Biotechnology Journal*, 15(4), 447–457. <https://doi.org/10.1111/pbi.12641>
- Karlsson, I., Friberg, H., Kolseth, A., Steinberg, C., & Persson, P. (2017). Organic farming increases richness of fungal taxa in the wheat phyllosphere. *Molecular Ecology*, 26(13), 3424–3436. <https://doi.org/10.1111/mec.14132>
- Khare, E., Mishra, J., & Arora, N. K. (2018). Multifaceted Interactions Between Endophytes and Plant: Developments

- and Prospects. *Frontiers in Microbiology*, 9, 2732. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02732>
- Kothe, E., & Turnau, K. (2018). Editorial: mycorrhizosphere communication: mycorrhizal fungi and endophytic fungus-plant interactions. *Frontiers in Microbiology*, 9, 3015. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.03015>
- Kumar, J., Ramlal, A., Mallick, D., & Mishra, V. (2021). An overview of some biopesticides and their importance in plant protection for commercial acceptance. *Plants*, 10(6), 1185. <https://doi.org/10.3390/plants10061185>
- Kwak, M.-J., Song, J. Y., Kim, S.-Y., Jeong, H., Kang, S. G., Kim, B. K., Kwon, S.-K., Lee, C. H., Yu, D. S., Park, S.-H., & Kim, J. F. (2012). Complete genome sequence of the endophytic bacterium *Burkholderia* sp. Strain KJ006. *Journal of Bacteriology*, 194(16), 4432–4433. <https://doi.org/10.1128/JB.00821-12>
- Lahrman, U., & Zuccaro, A. (2012). *Opprimo ergo sum* — evasion and suppression in the root endophytic fungus *Piriformospora indica*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*®, 25(6), 727–737. <https://doi.org/10.1094/MPMI-11-11-0291>
- Larran, S., Simón, M. R., Moreno, M. V., Siurana, M. P. S., & Perelló, A. (2016). Endophytes from wheat as biocontrol agents against tan spot disease. *Biological Control*, 92, 17–23. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.09.002>
- Latz, M. A. C., Jensen, B., Collinge, D. B., & Jørgensen, H. J. L. (2018). Endophytic fungi as biocontrol agents: Elucidating mechanisms in disease suppression. *Plant Ecology & Diversity*, 11(5–6), 555–567. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1534146>
- Lengai, G. M. W., & Muthomi, J. W. (2018). Biopesticides and their role in sustainable agricultural production. *Journal of Biosciences and Medicines*, 06(06), 7–41. <https://doi.org/10.4236/jbm.2018.66002>
- Li, J., Wu, H., Pu, Q., Zhang, C., Chen, Y., Lin, Z., Hu, X., Li, O. (2023). Complete genome of *Sphingomonas paucimobilis* ZJSH1, an endophytic bacterium from *Dendrobium officinale* with stress resistance and growth promotion potential. *Archives of Microbiology*, 205(4), 132. <https://doi.org/10.1007/s00203-023-03459-2>
- Lu, C., Liu, H., Jiang, D., Wang, L., Jiang, Y., Tang, S., Hou, X., Han, X., Liu, Z., Zhang, M., Chu, Z., & Ding, X. (2019). *Paecilomyces variotii* extracts (ZNC) enhance plant immunity and promote plant growth. *Plant and Soil*, 441(1–2), 383–397. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04130-w>
- Lu, H., Wei, T., Lou, H., Shu, X., & Chen, Q. (2021). A Critical review on communication mechanism within plant-endophytic fungi interactions to cope with biotic and abiotic stresses. *Journal of Fungi*, 7(9), 719. <https://doi.org/10.3390/jof7090719>
- Mahoney, A. K., Yin, C., & Hulbert, S. H. (2017). Community structure, species variation, and potential functions of rhizosphere-associated bacteria of different winter wheat (*Triticum aestivum*) cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00132>
- Malinich, E. A., Wang, K., Mukherjee, P. K., Kolomiets, M., & Kenerley, C. M. (2019). Differential expression analysis of *Trichoderma virens* RNA reveals a dynamic transcriptome during colonization of *Zea mays* roots. *BMC Genomics*, 20(1), 280. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5651-z>
- Morales-Cedeño, L. R., Orozco-Mosqueda, M. D. C., Loeza-Lara, P. D., Parra-Cota, F. I., De Los Santos-Villalobos, S., & Santoyo, G. (2021). Plant growth-promoting bacterial endophytes as biocontrol agents of pre- and post-harvest diseases: Fundamentals, methods of application and future perspectives. *Microbiological Research*, 242, 126612. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126612>
- Pandey, V., Ansari, M. W., Tula, S., Yadav, S., Sahoo, R. K., Shukla, N., Bains, G., Badal, S., Chandra, S., Gaur, A. K., Kumar, A., Shukla, A., Kumar, J., & Tuteja, N. (2016). Dose-dependent response of *Trichoderma harzianum* in improving drought tolerance in rice genotypes. *Planta*, 243(5), 1251–1264. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2482-x>
- Pankiewicz, V. C. S., Camilios-Neto, D., Bonato, P., Balsanelli, E., Tadra-Sfeir, M. Z., Faoro, H., Chubatsu, L. S., Donatti, L., Wajnberg, G., Passetti, F., Monteiro, R. A., Pedrosa, F. O., & Souza, E. M. (2016). RNA-seq transcriptional profiling of *Herbaspirillum seropedicae* colonizing wheat (*Triticum aestivum*) roots. *Plant Molecular Biology*, 90(6), 589–603. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0430-6>
- Plett, J. M., & Martin, F. M. (2018). Know your enemy, embrace your friend: Using omics to understand how plants respond differently to pathogenic and mutualistic microorganisms. *The Plant Journal*, 93(4), 729–746. <https://doi.org/10.1111/tpj.13802>
- Qin, S., Feng, W.-W., Zhang, Y.-J., Wang, T.-T., Xiong, Y.-W., & Xing, K. (2018). Diversity of Bacterial Microbiota of Coastal Halophyte *Limonium sinense* and Amelioration of Salinity Stress Damage by Symbiotic Plant Growth-Promoting Actinobacterium *Glutamicibacter halophytocola* KLBMP 5180. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(19), e01533-18. <https://doi.org/10.1128/AEM.01533-18>
- Reinhold-Hurek, B., & Hurek, T. (2011). Living inside plants: Bacterial endophytes. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(4), 435–443. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.04.004>
- Rojas, E. C., Jensen, B., Jørgensen, H. J. L., Latz, M. A. C., Esteban, P., Ding, Y., & Collinge, D. B. (2020). Selection of fungal

- endophytes with biocontrol potential against Fusarium head blight in wheat. *Biological Control*, 144, 104222. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104222>
- Saini, P., Verma, A., Tiwari, H., Mishra, V., & Gautam, V. (2024). Omics-Based Approaches in Studying Fungal Endophytes and Their Associated Secondary Metabolites. In B. P. Singh, A. M. Abdel-Azeem, V. Gautam, G. Singh, & S. K. Singh (Eds.), *Endophytic Fungi* (pp. 209–227). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-49112-2_10
- Sánchez-Vallet, A., Mesters, J. R., & Thomma, B. P. H. J. (2015). The battle for chitin recognition in plant-microbe interactions. *FEMS Microbiology Reviews*, 39(2), 171–183. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuu003>
- Sánchez-Vallet, A., Saleem-Batcha, R., Kombrink, A., Hansen, G., Valkenburg, D.-J., Thomma, B. P., & Mesters, J. R. (2013). Fungal effector Ecp6 outcompetes host immune receptor for chitin binding through intrachain LysM dimerization. *eLife*, 2, e00790. <https://doi.org/10.7554/eLife.00790>
- Santoyo, G., Moreno-Hagelsieb, G., Del Carmen Orozco-Mosqueda, Ma., & Glick, B. R. (2016). Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiological Research*, 183, 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.008>
- Segmüller, N., Kokkelink, L., Giesbert, S., Odinius, D., Van Kan, J., & Tudzynski, P. (2008). NADPH oxidases are involved in differentiation and pathogenicity in *Botrytis cinerea*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21(6), 808–819. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-6-0808>
- Sowa, S. W., Gelderman, G., Leistra, A. N., Buvanendiran, A., Lipp, S., Pitaktong, A., Vakulskas, C. A., Romeo, T., Baldea, M., & Contreras, L. M. (2017). Integrative FourD omics approach profiles the target network of the carbon storage regulatory system. *Nucleic Acids Research*, gkx048. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx048>
- Straub, D., Yang, H., Liu, Y., Tsap, T., & Ludewig, U. (2013). Root ethylene signalling is involved in *Miscanthus sinensis* growth promotion by the bacterial endophyte *Herbaspirillum frisingense* GSF30T. *Journal of Experimental Botany*, 64(14), 4603–4615. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert276>
- Sugawara, S., Mashiguchi, K., Tanaka, K., Hishiyama, S., Sakai, T., Hanada, K., Kinoshita-Tsujimura, K., Yu, H., Dai, X., Takebayashi, Y., Takeda-Kamiya, N., Kakimoto, T., Kawaide, H., Natsume, M., Estelle, M., Zhao, Y., Hayashi, K., Kamiya, Y., & Kasahara, H. (2015). Distinct characteristics of Indole-3-Acetic acid and phenylacetic acid, two common auxins in plants. *Plant and Cell Physiology*, 56(8), 1641–1654. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv088>
- Sun, S., Sidhu, V., Rong, Y., & Zheng, Y. (2018). Pesticide pollution in agricultural soils and sustainable remediation methods: a review. *Current Pollution Reports*, 4(3), 240–250. <https://doi.org/10.1007/s40726-018-0092-x>
- Syed Ab Rahman, S. F., Singh, E., Pieterse, C. M. J., & Schenk, P. M. (2018). Emerging microbial biocontrol strategies for plant pathogens. *Plant Science*, 267, 102–111. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.11.012>
- Taghavi, S., Garafola, C., Monchy, S., Newman, L., Hoffman, A., Weyens, N., Barac, T., Vangronsveld, J., & Van Der Lelie, D. (2009). Genome survey and characterization of endophytic bacteria exhibiting a beneficial effect on growth and development of poplar trees. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(3), 748–757. <https://doi.org/10.1128/AEM.02239-08>
- Tao, Y., Jia, C., Jing, J., Zhang, J., Yu, P., He, M., Wu, J., Chen, L., & Zhao, E. (2021). Occurrence and dietary risk assessment of 37 pesticides in wheat fields in the suburbs of Beijing, China. *Food Chemistry*, 350, 129245. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.129245>
- Terblanche, J. S., Hoffmann, A. A., Mitchell, K. A., Rako, L., Le Roux, P. C., & Chown, S. L. (2011). Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 214(22), 3713–3725. <https://doi.org/10.1242/jeb.061283>
- Utturkar, S. M., Cude, W. N., Robeson, M. S., Yang, Z. K., Klingeman, D. M., Land, M. L., Allman, S. L., Lu, T.-Y. S., Brown, S. D., Schadt, C. W., Podar, M., Doktycz, M. J., & Pelletier, D. A. (2016). Enrichment of root endophytic bacteria from *populus deltoides* and single-cell-genomics analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, 82(18), 5698–5708. <https://doi.org/10.1128/AEM.01285-16>
- Vahabi, K., Sherameti, I., Bakshi, M., Mrozinska, A., Ludwig, A., & Oelmüller, R. (2015). Microarray analyses during early and later stages of the *Arabidopsis/Piriformospora indica* interaction. *Genomics Data*, 6, 16–18. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2015.07.019>
- Vandenkoornhuysse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., & Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist*, 206(4), 1196–1206. <https://doi.org/10.1111/nph.13312>
- Vibhuti, M., Kumar, A., Sheoran, N., Nadakkakath, A. V., & Eapen, S. J. (2017). Molecular basis of endophytic *Bacillus megaterium*-induced growth promotion in *arabidopsis thaliana*: revelation by microarray-based gene expression analysis. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(1), 118–130. <https://doi.org/10.1007/s00344-016-9624-z>
- Ważny, R., Rozpądek, P., Domka, A., Jędrzejczyk, R. J., Nosek, M., Hubalewska-Mazgaj, M., Lichtscheidl, I., Kidd, P., & Turnau, K. (2021). The effect of endophytic fungi on growth and nickel accumulation in *Noccaea hyperaccumulators*.

- Science of The Total Environment*, 768, 144666. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144666>
- Wei, W., Zhu, W., Cheng, J., Xie, J., Jiang, D., Li, G., Chen, W., & Fu, Y. (2016). Nox Complex signal and MAPK cascade pathway are cross-linked and essential for pathogenicity and conidiation of mycoparasite *Coniothyrium minitans*. *Scientific Reports*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/srep24325>
- Weilharter, A., Mitter, B., Shin, M. V., Chain, P. S. G., Nowak, J., & Sessitsch, A. (2011). Complete genome sequence of the plant growth-promoting endophyte *Burkholderia phytofirmans* Strain PsJN. *Journal of Bacteriology*, 193(13), 3383–3384. <https://doi.org/10.1128/JB.05055-11>
- Yan, Y., Yang, J., Dou, Y., Chen, M., Ping, S., Peng, J., Lu, W., Zhang, W., Yao, Z., Li, H., Liu, W., He, S., Geng, L., Zhang, X., Yang, F., Yu, H., Zhan, Y., Li, D., Lin, Z., ... Jin, Q. (2008). Nitrogen fixation island and rhizosphere competence traits in the genome of root-associated *Pseudomonas stutzeri* A1501. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(21), 7564–7569. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801093105>
- Yin, C., Mueth, N., Hulbert, S., Schlatter, D., Paulitz, T. C., Schroeder, K., Prescott, A., & Dhingra, A. (2017). Bacterial communities on wheat grown under long-term conventional tillage and no-till in the pacific northwest of the united states. *Phytobiomes Journal*, 1(2), 83–90. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-09-16-0008-R>
- Zhang, W., Wang, J., Xu, L., Wang, A., Huang, L., Du, H., Qiu, L., & Oelmüller, R. (2018). Drought stress responses in maize are diminished by *Piriformospora indica*. *Plant Signaling & Behavior*, 13(1), e1414121. <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1414121>
- Zhao, C., Liu, B., Piao, S., Wang, X., Lobell, D. B., Huang, Y., Huang, M., Yao, Y., Bassu, S., Ciais, P., Durand, J.-L., Elliott, J., Ewert, F., Janssens, I. A., Li, T., Lin, E., Liu, Q., Martre, P., Müller, C., Peng, S., Peñuelas, J., Ruane, A. C., Wallach, D., Wang, T., Wu, D., Liu, Z., Zhu, Y., Zhu, Z., Asseng, S. (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(35), 9326–9331. <https://doi.org/10.1073/pnas.1701762114>
- Zhou, J., Li, X., Huang, P.-W., & Dai, C.-C. (2018). Endophytism or saprophytism: Decoding the lifestyle transition of the generalist fungus *Phomopsis liquidambari*. *Microbiological Research*, 206, 99–112. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.10.005>