玉米内生菌 GX5 对玉米蚜的抗虫作用机理*

崔洪莹[1**] 孙艺昕[2] 门兴元[1] 吕素洪[1] 叶保华[2] 李丽莉[1***]

（1. 山东省农业科学院植物保护研究所，山东省农业有害生物绿色防控重点实验室，济南 250100；
2. 山东农业大学植物保护学院，泰安 271018）

摘 要 **【目的】** 明确玉米内生菌 GX5 对玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 的抗虫作用机理，为田间合理利用植物内生菌抗虫提供理论依据。**【方法】** 以玉米内生菌链格孢菌 GX5、玉米、玉米蚜为研究对象，比较取食内生菌 GX5 处理与对照处理的玉米后，玉米蚜的发育历期、产卵量、存活率及这两种处理下的玉米植株的营养物质、次生代谢物质、植物激素的差异。**【结果】** 玉米内生菌 GX5 显著延长了玉米蚜的发育历期（P=0.003），降低了其产卵量（P<0.001）及存活率（P<0.001），其变化率分别为 10.02%、43.55%和 46.72%，并显著增加了玉米植株的鲜重（P<0.001）、可溶性糖（P<0.001）、单宁（P=0.029）、总酚（P=0.005）和水杨酸（Salicylic acid，SA）（P<0.001）含量，分别增加了 21.32%、48.36%、9.81%、42.86%和 14.41%；但显著降低了玉米植株的茉莉酸（Jasmonic acid，JA）（P<0.001）含量，降低了 22.47%。**【结论】** 玉米内生菌 GX5 定殖玉米后通过提高玉米植株中可溶性糖、次生代谢物质的含量及 SA 含量，抑制 JA 含量，进而抑制了玉米蚜的生长发育、产卵量及存活率。本研究对理解植物内生菌-植物-昆虫三者之间的互作关系具有重要意义，同时能够为农业生态系统中合理利用植物内生菌抗虫提供理论依据。

关键词 玉米蚜；玉米内生菌；次生代谢物质；害虫防治

Mechanism of maize endophytes against maize aphids

CUI Hong-Ying[1**] SUN Yi-Xin[2] MEN Xing-Yuan[1]
LÜ Su-Hong[1] YE Bao-Hua[2] LI Li-Li[1***]

(1. Shandong Key Laboratory for Green Prevention and Control of Agricultural Pests, Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China;
2. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

Abstract **[Aim]** To clarify the mechanism by which plant endophytes deter the herbivorous insect *Rhopalosiphum maidis*, and thereby provide a theoretical basis for the application of endophytes in the field. **[Methods]** The effect of the plant endophyte *Alternaria* GX5 on various maize nutrients, secondary metabolites and hormones was investigated, and the developmental period, fecundity, and survival rate of *R. maidis* populations feeding on maize plants with, and without, the GX5 endophyte, were measured. **[Results]** The GX5 endophyte significantly extended the developmental time of *R. maidis* by 10.02% (P=0.003), and significantly reduced its fecundity (P<0.001) and survival rate (P<0.001), by 43.55% and 46.72%, respectively. The endophyte also significantly increased the fresh weight (P<0.001), soluble sugar (P<0.001), tannin (P=0.029), total phenol (P=0.005), and salicylic acid (SA) (P<0.001) content of maize plants by 21.32%, 48.36%, 9.81%, 2.86%, and 14.41%, respectively. However, it significantly reduced their jasmonic acid (JA) (P<0.001) content by 22.47%. **[Conclusion]** The GX5 endophyte significantly increased the amount of soluble sugar and secondary metabolites in maize plants, activated SA content, and inhibited JA content, thereby significantly suppressing the growth, development, fecundity and survival of *R. maidis* feeding on these plants. This study is of great significance for understanding the interaction among plant endophytes, plants, and herbivorous insects and provide a theoretical basis for the rational use of plant endophytes in pest control.

Key words *Rhopalosiphum maidis*; maize endophytes; secondary metabolites; pest control

---

*资助项目 Supported projects：国家重点研发计划资助（2023YFD1400800）；山东省农业科学院农业科技创新工程（CXGC2025F05）

**第一作者 First author，E-mail：cuihongying12345@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：zbsli3@163.com

收稿日期 Received：2025-02-05；接受日期 Accepted：2025-02-28

植物内生菌是指一类特殊的微生物，定殖于健康植物的某一阶段或全部阶段，在宿主植物的各种组织中均可定殖，并与宿主植物协同进化互惠共生，不会对植物产生任何负面影响（Zhang *et al*., 2019; dos Santos *et al*., 2022）。寄主植物为植物内生菌提供稳定的生长环境和营养物质，植物内生菌能够诱导植物系统抗性，通过次生代谢物质、植物激素信号通路等调控植物防御反应，提高植物抗虫能力（Brader *et al*., 2017）。接种方式主要有浸种、包衣、灌根、叶面喷施和茎部注射等，从而实现内生菌在植物的定殖（Tefera and Vidal, 2009; 费泓强等, 2016）。目前，内生菌研究已经成为植物学、植物保护学、农学、生物学等学科领域的热点，其在农业及林业等领域具有重要的研究开发价值。

随着研究的深入，人们发现与寄主植物共生的内生菌，是一种植物病虫害长期防控的有效手段，内生菌与植物共生能够改变植食性昆虫的发育及行为，甚至会导致昆虫死亡，对植物起到间接的保护作用（Vidal and Jaber, 2015）。例如，隋丽等（2020）将植物内生菌球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 通过灌根的方式定殖在玉米体内，显著降低了亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 幼虫取食量及产卵量。当植物内生菌球孢白僵菌 *B. bassiana* 定殖到马铃薯后，其上的害虫马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* 的蛹重、产卵量及存活率显著降低，死亡率达到 80%（Zhang *et al*., 2023）。当番茄植株被植物内生菌 B15 菌株种子包衣处理后，相较于对照，棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的平均存活时间及其对番茄植株的为害显著降低（Toffa *et al*., 2021）。但是，植物内生菌如何通过植物影响昆虫及其作用机理仍有待于进一步研究。

玉米 *Zea mays* 作为我国三大主粮作物之一，是我国所有作物中播种面积最大、产量最高的作物（Zhao and Yang, 2018）。2023 年我国玉米种植面积达到 4.42×10^7 hm^2，产量达 2.89×10^8 吨，已经远超水稻和小麦产量（国家统计局, 2023）。在实际生产中，玉米极易受到病虫害威胁，造成大面积减产（王振营和王晓鸣, 2019）。玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 属半翅目 Hemiptera 蚜总科 Aphidoidea，是一种世界性害虫，主要为害以玉米为主的多种禾谷类作物，种群繁殖力高，易对农药产生抗性（白树雄等，2014）。随着作物布局、玉米集约化种植的改变，玉米蚜的发生为害逐渐加重，严重影响玉米的产量和品质（李丽莉等, 2007）。目前，玉米害虫（如玉米蚜）的防治主要以化学防治为主，但其防治效果差、环境污染严重，亟需新的环境友好的防治技术及方法。

高效防虫内生菌 GX5 通过包衣接种在玉米植株内的定殖率可达到 44%-52%（孙艺昕等, 2019）。为确定植物内生菌对为害玉米植株的玉米蚜的作用机理，本实验以内生菌 GX5、玉米和玉米蚜为研究对象，通过对玉米营养物质、次生代谢物质、激素信号物质及玉米蚜生物学参数的研究，明确植物内生菌对玉米蚜的间接作用机理，为揭示内生菌-植物-昆虫之间的互作关系提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫、植物及菌株

供试玉米蚜为山东省农业科学院植物保护研究所农业昆虫监测与防控创新团队饲养的室内种群（实验室连续培养 10 代以上），寄主植物为玉米，种群饲养与试验开展均在光照培养箱（RXZ-500，宁波江南仪器厂）中进行，温度（24±1）℃，光周期 16L：8D、湿度 70%±5%。选取健康 4 日龄成虫作为供试虫源。

供试植物的玉米苗，品种为郑单 958（山东鲁研农业良种有限公司生产），无包衣，将玉米种子播种于花盆中（16 cm×12 cm），玉米出苗待长到 2-3 cm 后，选取长势良好的玉米苗进行试验。

供试菌株内生型链格孢菌 GX5（链格孢属 *Alternaria*）由本实验室于 2018 年在山东省德州、聊城等地区采集的玉米叶片上分离得到（孙艺昕等, 2019），现由本实验室保存。

1.2 内生型链格孢菌 GX5 分生孢子悬液制备

供试菌株为内生型链格孢菌 GX5，将活化的 100 μL 菌株 GX5 涂到马铃薯葡萄糖肉汤（Potato

dextrose agar, PDA）固体培养基培养，平板置于培养箱 26 ℃室温光照培养 7 d，待培养基表面长出分生孢子时，收集其于新的无菌 50 mL 离心管中，加入适量 0.05% Tween-80 悬液后用涡旋震荡器中震荡 1 min，利用血球计数板将 GX5 的浓度定为 1×10^7 个孢子/mL，4 ℃保存。

1.3　内生型链格孢菌 GX5-玉米共生体构建

玉米出苗后，采用灌根法对玉米进行处理。共分为 2 组处理，对照组 CK，0.05% Tween-80 悬液灌根；处理组，1×10^7 个孢子/mL 的内生型链格孢菌 GX5 孢子悬液灌根。每株玉米灌根悬液 20 mL，每隔 2 d 灌根 1 次，共灌根 3 次。

1.4　内生型链格孢菌 GX5 对玉米蚜生物学参数的影响

灌根完第 2 天，每株玉米植株接 2 头 4 日龄蚜虫成虫，用 80 目的纱布罩子（30 cm×40 cm）将玉米植株罩住。接虫后每 24 h 观察 1 次，子代若蚜产出后去除成蚜，每株玉米留 1 头新产的若蚜，每天进行观察记录数据，直至蚜虫死亡，详细记录玉米蚜的产卵量、存活数、发育历期等，每个处理重复 30 次。

1.5　内生型链格孢菌 GX5 对玉米植株生物量、营养物质可溶性糖、次生代谢物质单宁和总酚、植物激素水杨酸和茉莉酸含量的影响

内生菌 GX5 灌根接种玉米 30 d 后，用清水将玉米植株洗净、晾干，电子秤称量玉米植株的鲜重。

内生菌 GX5 灌根接种玉米 30 d 后，将植株清洗干净，吸干表面水分，对玉米叶片进行取样，每个处理 4 个重复。使用试剂盒对营养物质可溶性糖（北京索莱宝科技有限公司）、次生代谢物质单宁和总酚（北京索莱宝科技有限公司）、植物激素水杨酸（Salicylic acid，SA）和茉莉酸（Jasmonic acid，JA）（江苏酶免实业有限公司）含量进行测定。

1.6　数据分析

采用 SPSS 25.0 软件对数据进行统计分析。内生菌 GX5 定殖后，对玉米蚜的单雌产卵量、存活数、发育历期及玉米植株的生物量、可溶性糖、单宁、总酚、SA、JA 含量的影响数据进行单因素方差分析，并利用 Tukey 法比较差异显著性（P<0.05）。

2　结果与分析

2.1　内生菌 GX5 对玉米蚜生物学参数的影响

对于发育历期来说，内生菌 GX5 显著延长了玉米蚜的发育历期（初孵若蚜到最终死亡的时间）（F=9.789, P=0.003），相较于对照，其增长率为 10.02%（图 1：A）。对于单雌产卵量来说，内生菌 GX5 显著降低了玉米蚜的产卵量（F=23.180, P<0.001），相较于对照，其产卵量降低

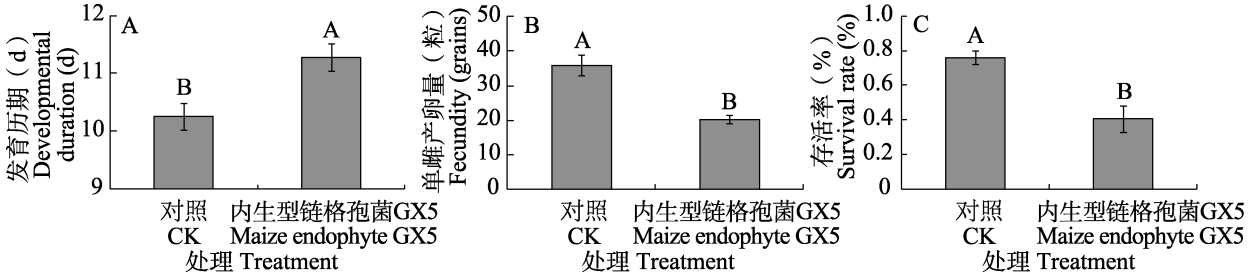

图 1　内生菌链格孢菌 GX5 对玉米蚜发育历期（A）、单雌产卵量（B）及存活率（C）的影响

Fig. 1　The effects of maize endophyte GX5 on the developmental duration (A), fecundity (B) and survival rate (C) of *Rhopalosiphum maidis*

对照：0.05% Tween-80 悬液。图中数据为平均值±标准误。

柱上不同字母表示处理间显著差异（P<0.05，Tukey 检验）。下图同。

CK: 0.05% Tween-80 suspension. Data in the figure are mean±SE. Histograms with different letters indicate significant difference at P<0.05 level by Tukey test. The same below.

了 43.55%（图 1：B）。对于存活率来说，内生菌 GX5 显著降低了玉米蚜的存活率（F=17.579, P<0.001），相较于对照，其存活率降低了 46.72%（图 1：C）。

2.2 内生菌 GX5 对玉米植株鲜重及可溶性糖的影响

对于玉米植株的鲜重来说，内生菌 GX5 显著增加了玉米植株的鲜重含量（F=32.589, P<0.001），相较于对照，其增长率为 21.32%（图 2：A）。对于玉米植株中的可溶性糖含量来说，内生菌 GX5 显著增加了玉米植株中的可溶性糖含量（F=48.940, P<0.001），相较于对照，其增长率为 48.36%（图 2：B）。

2.3 内生菌 GX5 对玉米植株中次生代谢物质的影响

对于玉米植株中的单宁含量来说，内生菌 GX5 显著增加了玉米植株中的单宁含量（F=11.127, P=0.029），相较于对照，其增长率为 9.81%（图 3：A）。对于玉米植株中的总酚含量来说，内生菌 GX5 显著增加了玉米植株中的总酚含量（F=33.029, P=0.005），相较于对照，其增长率为 42.86%（图 3：B）。

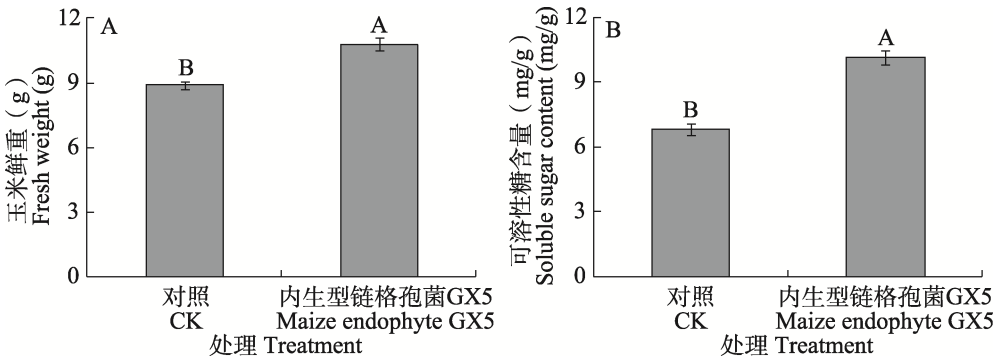

图 2 内生菌链格孢菌 GX5 对玉米植株鲜重（A）及可溶性糖含量（B）的影响

Fig. 2 The effects of maize endophyte GX5 on the fresh weight (A) and soluble sugar content (B) of maize plant

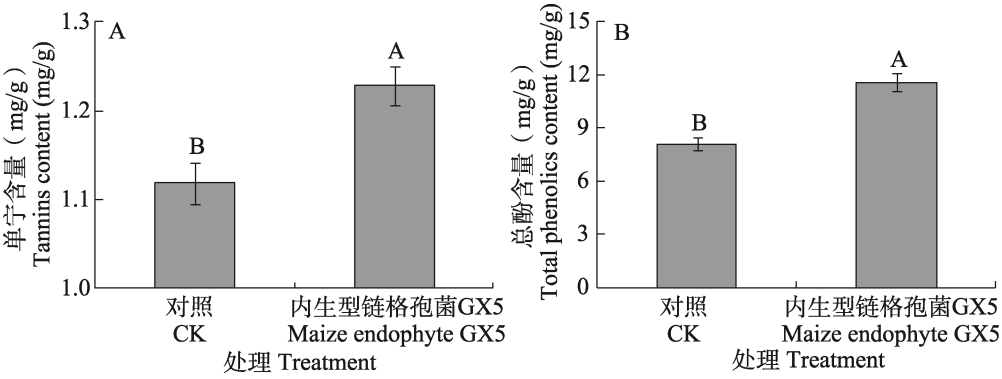

图 3 内生菌链格孢菌 GX5 对玉米植株中单宁（A）及总酚含量（B）的影响

Fig. 3 The effects of maize endophyte GX5 on the tannins content (A) and total phenolics content (B) of maize plant

2.4 内生菌 GX5 对玉米植株中激素含量的影响

对于玉米植株中的 SA 含量来说，内生菌 GX5 显著增加了玉米植株中的 SA 含量（F=129.008, P<0.001），相较于对照，其增长率为 14.41%（图 4：A）。对于玉米植株中的 JA 含量来说，内生菌 GX5 显著降低了玉米植株中的 JA 含量（F=75.198, P<0.001），相较于对照，其 JA 含量降低了 22.47%（图 4：B）。

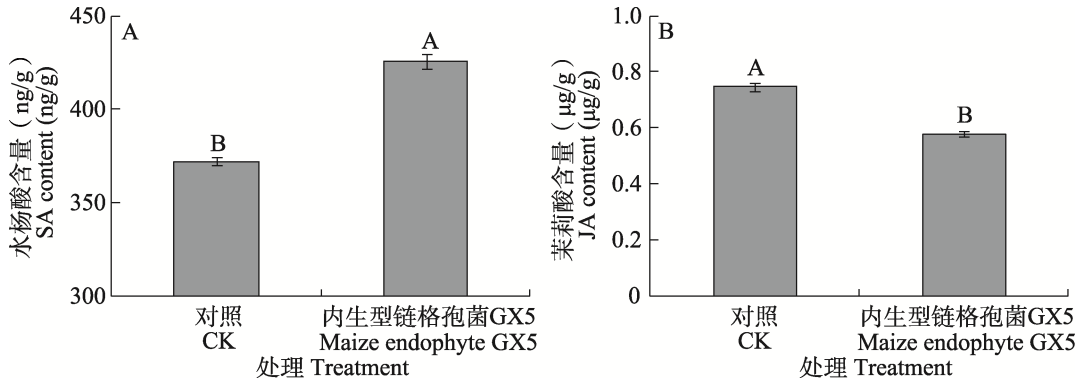

图 4　内生菌链格孢菌 GX5 对玉米植株中水杨酸（A）及茉莉酸含量（B）的影响

Fig. 4　The effects of maize endophyte GX5 on the salicylic acid content (A) and jasmonic acid content (B) of maize plant

3　结论与讨论

已有研究证明，植物内生菌能够帮助植物吸收传递营养元素，而植物可以通过光合作用为内生菌提供碳源供其生长，两者互利共生，促进植物的生长（Greenfield *et al*., 2016）。例如，植物内生菌球孢白僵菌 *B. bassiana* 侵染定殖小麦 20 d 后，与对照相比，小麦植株更加粗壮，小麦的干重显著提高了 2.25 倍（Gurulingappa *et al*., 2010）。玉米植株通过喷施或灌根的接种方式定殖植物内生菌球孢白僵菌 *B. bassiana* 后，玉米的株高、千粒重、生物量均显著增加（崔雨虹等, 2017; Russo *et al*., 2019），本研究结果与其一致，通过灌根处理定殖玉米内生菌链格孢菌 GX5 后，玉米植株的的鲜重显著增加，表明玉米内生菌链格孢菌 GX5 在玉米植株中的定殖有利于促进玉米植株的生长。研究发现，植物营养物质与抗蚜性相关。例如，棉花植株中可溶性糖的含量过高，会导致棉蚜 *Aphis gossypii* 的代谢压力增大，不利于蚜虫的生存和生长发育（刘旭明和杨奇华, 1993; 陈玉荼等, 2011）。本研究同样发现玉米内生菌 GX5 定殖后，玉米植株中营养物质可溶性糖的含量显著提高，玉米蚜的发育受到抑制。

植物内生菌具有双重特性，一方面促进宿主植物生长，另一方面可以在定殖的宿主植物中诱导代谢变化，有助于宿主植物在随后的虫害攻击中增强抗虫性（Pathak *et al*., 2022）。植物内生菌与植物的互作主要通过一些活性次生代谢产物来实现，如酚类物质、抗生素等，可以帮助植物抵抗虫害，促进植物的生长（Barelli *et al*., 2016）。酚类是植物为防御虫害而产生的一类次生物质，可通过降低昆虫体内消化酶的活性使昆虫产生拒食反应，从而减少昆虫对植物的危害（Dar *et al*., 2017）。例如，番茄植株中总酚含量的提高显著抑制了烟粉虱 *Bemisia tabaci* 的发育，其产卵量下降（Cui *et al*., 2012）。另一种很重要的次生代谢产物单宁，同样会对昆虫产生负面影响。例如，麦蚜对小麦取食为害后，小麦中的单宁含量显著升高，增加的单宁含量对麦蚜具有很强的拒食作用，导致麦蚜的发育受到抑制（Xu *et al*., 2021）。本研究结果同样发现玉米内生菌 GX5 定殖后，玉米植株中总酚及单宁的含量显著提高，玉米蚜的的存活率降低，发育延长，产卵量显著降低，表明内生菌 GX5 的定殖导致玉米植株中次生代谢物质的含量升高，进而对玉米蚜产生负面作用，抑制了蚜虫的生长发育。

植物内生菌能够直接刺激或通过分泌代谢产物间接诱导植物产生防御反应，保护植物免受昆虫为害（Qayyum *et al*., 2015）。植物内生菌的防御模式在于人为诱导的方式提前给予刺激，让植物能够提前启动自身防御系统，进而作用于靶标害虫，对植食性昆虫产生驱避性（González-Mas *et al*., 2021; Rasool *et al*., 2021）。植物应对外界胁迫因子的防御反应首先受相关植物激素的控制，如单一激素调控或不同激素间相互作用、

相互影响（Dubrovsky, 2005）。目前常见的植物激素为 SA、JA、生长素等（袁亮等, 2015）。研究发现，植物内生菌球孢白僵菌 *B. bassiana* 在番茄体内的定殖能够激活植物中 SA 信号通路及苯丙烷类防御代谢通路防御反应，对取食番茄的烟粉虱产生强烈的防御效果（Wei *et al*., 2020; 秦杨, 2023）。本研究发现玉米内生菌 GX5 定殖后，玉米植株中的 SA 含量显著升高，JA 含量显著降低，表明玉米内生菌 GX5 定殖能够提高玉米植株中的 SA 含量，抑制 JA 含量的表达，从而对玉米蚜的为害产生抗性防御反应。

综上所述，玉米内生菌 GX5 通过显著提高玉米植株中可溶性糖及次生代谢物质的含量，提高 SA 含量，抑制 JA 含量，进而显著抑制为害玉米植株的玉米蚜的生长发育、产卵量及存活率。本研究揭示了植物内生菌对植食性昆虫的间接调控及其作用机制，明确了植物内生菌定殖后，诱导植物产生防御反应，通过影响植物的营养和次生代谢，进而影响植食性昆虫的生长发育。本研究对理解植物内生菌-植物-昆虫三者之间的互作关系具有重要意义，同时能够为农业生态系统中合理利用植物内生菌抗虫提供理论依据。

参考文献 (References)

Barelli L, Moonjely S, Behie SW, Bidochka MJ, 2016. Fungi with multifunctional lifestyles: Endophytic insect pathogenic fungi. *Plant Molecular Biology*, 90(6): 657–664.

Brader G, Compant S, Vescio K, Mitter B, Trognitz F, Ma LJ, Sessitsch A, 2017. Ecology and genomic insights into plant-pathogenic and plant-nonpathogenic endophytes. *Annual Review of Phytopathology*, 55: 61–83.

Bai SX, Zhang C, Yan ZF, He KL, Wang ZY, 2014. Spatial dynamics of aphids in corn fields. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(3): 661–667. [白树雄, 张聪, 闫占峰, 何康来, 王振营, 2014. 玉米田蚜虫种群的空间动态. 应用昆虫学报, 51(3): 661–667.]

Chen YC, Cao CX, Huang ZJ, Wang T, Ji CM, Lei GH, 2011. Study on the nutrients materials and the resistance of cucumber aphid. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 27(16): 283–286. [陈玉荼, 曹辰兴, 黄治军, 王涛, 季春梅, 雷关红, 2011. 营养物质与黄瓜叶片抗蚜关系的研究. 中国农学通报, 27(16): 283–286.]

Cui HY, Sun YC, Su JW, Li CY, Ge F, 2012. Reduction in the fitness of *Bemisia tabaci* fed on three previously infested tomato genotypes differing in the jasmonic acid pathway. *Environmental Entomology*, 41(6): 1443–1453.

Cui YH, Bai Y, Cao N, Liu YH, Ghulam AB, Wang B, 2017. Effects of *Beauveria bassiana* inoculated with different methods on maize as growth promoter. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 38(2): 206–212. [崔雨虹, 白云, 曹娜, 刘亦豪, Ghulam AB, 王滨, 2017. 球孢白僵菌不同施用方式对玉米促生作用的研究. 热带作物学报, 38(2): 206–212.]

Dar SA, Rather BA, Wani AR, Ganie MA, 2017. Resistance against insect pests by plant phenolics and their derivative compounds. *Chemical Science Review and Letters*, 6(23): 1941–1949.

dos Santos RM, Desoignies N, Rigobelo EC, 2022. The bacterial world inside the plant. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 6: 830198.

Dubrovsky EB, 2005. Hormonal cross talk in insect development. *Trends in Endocrinology & Metabolism*, 16(1): 6–11.

Fei HQ, Sui L, Zhu H, Xu WJ, Chen RZ, Wang YZ, Li QY, Wang DL, 2016. Colonization of *Beauveria bassiana* in maize seedlings and its effect on their physiological-biochemical characteristics. *Chinese Journal of Biological Control*, 32(6): 721–727. [费泓强, 隋丽, 朱慧, 徐文静, 陈日婴, 汪洋洲, 李启云, 王德利, 2016. 球孢白僵菌在玉米苗期的定殖及其对玉米生理生化特性的影响. 中国生物防治学报, 32(6): 721–727.]

González-Mas N, Gutiérrez-Sánchez F, Sánchez-Ortiz A, Grandi L, Turlings TCJ, Manuel Muñoz-Redondo J, Moreno-Rojas JM, 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*, 12: 660460.

Greenfield M, Gómez-Jiménez MI, Ortiz V, Vega FE, Kramer M, Parsa S, 2016. *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* endophytically colonize cassava roots following soil drench inoculation. *Biological Control*, 95: 40–48.

Gurulingappa P, Sword GA, Murdoch G, McGee PA, 2010. Colonization of crop plants by fungal entomopathogens and their effects on two insect pests when in planta. *Biological Control*, 55(1): 34–41.

Li LL, Wang ZY, He KL, Bai SX, Hua L, 2007. Effects of transgenic corn expressing *Bacillus thuringiensis* cry1Ab toxin on population increase of *Rhopalosiphum maidis* Fitch. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18(5): 1079–1082. [李丽莉, 王振营, 何康来, 白树雄, 花蕾, 2007. 转 Bt 基因抗虫玉米对玉米

蚜种群增长的影响. 应用生态学报, 18(5): 1079–1082.]

Liu XM, Yang QH, 1993. Study on the physiological and biochemical mechanisms of cotton resistance to aphids and their relationship with the population dynamics of cotton aphids. *Journal of Plant Protection*, 20(1): 25–29. [刘旭明, 杨奇华, 1993. 棉花抗蚜的生理生化机制及其与棉蚜种群数量消长关系的研究. 植物保护学报, 20(1): 25–29.]

National Bureau of Statistics, 2023. The China Statistical Yearbook in 2023. https://www.stats.gov.cn/sj/ndsj/2023/indexch.htm [国家统计局, 2023. 2023 年中国统计年鉴. https://www.stats.gov.cn/sj/ndsj/2023/indexch.htm]

Pathak P, Rai VK, Can HS, Singh SK, Kumar D, Bhardwaj N, Roychowdhury R, de Azevedo LCB, Kaushalendra, Verma H, Kumar A, 2022. Plant-endophyte interaction during biotic stress management. *Plants*, 11(17): 2203.

Qayyum MA, Wakil W, Arif MJ, Sahi ST, Dunlap CA, 2015. Infection of *Helicoverpa armigera* by endophytic *Beauveria bassiana* colonizing tomato plants. *Biological Control*, 90: 200–207.

Qin Y, 2023. Effects of *Beauveria bassiana* colonization on five endogenous hormones in tomato. Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [秦杨, 2023. 球孢白僵菌定殖对番茄五种内源激素的影响. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]

Rasool S, C ά rdenas PD, Pattison DI, Jensen B, Meyling NV, 2021. Isolate-specific effect of entomopathogenic endophytic fungi on population growth of two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) and levels of steroidal glycoalkaloids in tomato. *Journal of Chemical Ecology*, 47(4/5): 476–488.

Russo ML, Scorsetti AC, Vianna MF, Cabello M, Ferreri N, Pelizza S, 2019. Endophytic effects of *Beauveria bassiana* on corn (*Zea mays*) and its herbivore, *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insects*, 10(4): 110.

Sui L, Xu WJ, Zhu H, Zhang ZK, Fei HQ, Chen RZ, Wang YZ, Li QY, Lu Y, 2020. Effects of *Beauveria bassiana*-corn endophytic symbionts on feeding behavior of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. *Chinese Journal of Biological Control*, 36(1): 46–51. [隋丽, 徐文静, 朱慧, 张正坤, 费泓强, 陈日曌, 汪洋洲, 李启云, 路杨, 2020. 球孢白僵菌-玉米共生体对亚洲玉米螟取食行为的影响. 中国生物防治学报, 36(1): 46–51.]

Sun YX, Men XY, Li C, Yu Y, Lü SH, Sun TL, Ye BH, Li LL, 2019. Screening of corn endophyte strains against *Rhopalosiphum maidis*. *Chinese Journal of Biological Control*, 35(4): 570–575. [孙艺昕, 门兴元, 李超, 于毅, 吕素洪, 孙廷林, 叶保华, 李丽莉, 2019. 抗玉米蚜玉米内生菌的筛选. 中国生物防治学报, 35(4): 570–575.]

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*, 54(5): 663–669.

Toffa J, Loko YLE, Kpindou OKD, Zanzana K, Adikpeto J, Gbenontin Y, Koudamiloro A, Adandonon A, 2021. Endophytic colonization of tomato plants by *Beauveria bassiana* Vuillemin (Ascomycota: Hypocreales) and leaf damage in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 31(1): 82.

Vidal S, Jaber LR, 2015. Entomopathogenic fungi as endophytes: Plant-endophyte-herbivore interactions and prospects for use in biological control. *Current Science*, 109(1): 46–54.

Wang ZY, Wang XM, 2019. Current status and management strategies for corn pests and diseases in China. *Plant Protection*, 45(1): 1–11. [王振营, 王晓鸣, 2019. 我国玉米病虫害发生现状、趋势与防控对策. 植物保护, 45(1): 1–11.]

Wei QY, Li YY, Xu C, Wu YX, Zhang YR, Liu H, 2020. Endophytic colonization by *Beauveria bassiana* increases the resistance of tomatoes against *Bemisia tabaci*. *Arthropod-Plant Interactions*, 14(3): 289–300.

Xu Y, Guo H, Geng GD, Zhang QQ, Zhang SQ, 2021. Changes in defense-related enzymes and phenolics in resistant and susceptible common wheat cultivars under aphid stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 43(2): 36.

Yuan L, Guo HJ, Sun YC, Xiao TG, Ge F, 2015. Plant immune responses to aphids. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 23–31. [袁亮, 郭慧娟, 孙玉诚, 肖铁光, 戈峰, 2015. 蚜虫诱导的植物免疫反应. 应用昆虫学报, 52(1): 23–31.]

Zhang MD, Wu SY, Yan JJ, Reitz S, Gao YL, 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*, 30(1): 197–207.

Zhang Y, Yu XX, Zhang WJ, Lang DY, Zhang XJ, Cui GC, Zhang XH, 2019. Interactions between endophytes and plants: Beneficial effect of endophytes to ameliorate biotic and abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Biology*, 62(1): 1–13.

Zhao J, Yang XG, 2018. Average amount and stability of available agro-climate resources in the main maize cropping regions in China during 1981-2010. *Journal of Meteorological Research*, 32(1): 146–156.