植物内生真菌增强作物抗虫与天敌控害的上行-下行协同生态机制*

王润瑶[1, 2**] 宋莹莹[2] 李丽莉[2] 尹淑艳[1***] 门兴元[2***]

（1. 山东农业大学，泰安 271018；2. 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）

摘 要 植物内生真菌广泛定殖于植物组织内部，能够通过调控植物生长发育、防御代谢和多营养级生物互作，在农业害虫绿色防控中发挥重要作用。内生真菌不仅可通过激活茉莉酸（Jasmonic acid, JA）、水杨酸（Salicylic acid, SA）等防御信号途径，促进苯并噁嗪类、生物碱和黄酮类等防御性次生代谢物积累，增强作物对刺吸式和咀嚼式害虫的直接抗性（上行调控）；还可通过重塑植食者诱导植物挥发物（Herbivore-induced plant volatiles, HIPVs）释放谱系，增强寄生蜂、捕食性天敌等自然天敌的定向搜寻与控害能力（下行调控），从而形成上行抗虫-下行控害协同放大效应。本文系统综述了植物内生真菌增强作物抗虫性和促进天敌控害的研究进展，重点阐述其在激素信号调控、次生代谢重编程、挥发物介导的信息传递以及多营养级互作中的生态机制；在此基础上，整合功能植物生态工程理论，构建内生真菌-作物-害虫-天敌-功能植物多维生态调控框架。最后，对内生真菌定殖稳定性、多菌株协同作用、田间应用效果及生态安全性等关键科学问题进行了展望，以期为农业害虫生态防控技术创新和可持续农业发展提供理论依据与实践参考。

关键词 植物内生真菌；作物抗虫性；天敌控害；上行-下行调控；生态防控

Endophytic fungi enhance crop resistance and natural enemy-mediated pest control through bottom-up, and top-down, synergistic ecological mechanisms

WANG Run-Yao[1, 2**] SONG Ying-Ying[2] LI Li-Li[2] YIN Shu-Yan[1***] MEN Xing-Yuan[2***]

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

Abstract Endophytic fungi are widely distributed within plant tissues and play a significant role in the control of agricultural pests by regulating plant growth and development, the plant defense metabolism and via multitrophic interactions. Endophytic fungi not only promote the accumulation of defensive secondary metabolites, such as benzoxazines, alkaloids and flavonoids, but by activating defense signaling pathways, like the jasmonic acid (JA) and salicylic acid (SA) pathways, enhance plants' resistance to sucking and chewing pests (bottom-up regulation). They can also reshape the release profile of herbivore-induced plant volatiles (HIPVs), thereby enhancing the targeted search and pest control capabilities of parasitic wasps, predatory insects and arachnids (top-down regulation). By doing this they create a synergy between "upward insect resistance and downward pest control." This paper systematically reviews progress in research on how endophytic fungi enhance the resistance of plants to insects and promotes the biological control of pests by their natural enemies, focusing on ecological mechanisms in hormonal signaling regulation, secondary metabolite reprogramming, volatile-mediated signal transduction and multitrophic interactions. From this basis, it integrates the theory of functional plant ecological engineering to construct a

*资助项目 Supported projects：国家重点研发计划专项（2017YFD0200400）；国家自然基金联合基金重点项目（U24A20412）

**第一作者 First author，E-mail：runyaowang0719@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：shuyany@163.com；menxy2000@hotmail.com

收稿日期 Received：2026-06-09；接受日期 Accepted：2026-07-27

multidimensional ecological regulation framework comprising “endophytic fungi, crops, pests, natural enemies and functional plants.” Finally, prospects for future research on key scientific issues, such as the stability of endophytic fungal colonization, the synergistic effects of multiple strains, field application effectiveness and ecological safety, are discussed, with the aim of providing theoretical support and a practical reference for future innovation in ecological pest control technology and sustainable agricultural development.

Key words endophytic fungi; crop resistance; natural enemy-mediated pest control; bottom-up and top-down regulation; ecological pest management

在全球气候变化背景下，农业集约化与单一种植模式的持续扩张正在加剧农田生态系统简化，削弱其稳定性与自然控害功能，并由此推动作物害虫暴发频率和危害程度的上升（Castle, 1999; Bianchi *et al.*, 2006; Lamichhane *et al.*, 2015; Skendžić *et al.*, 2021; Jaworski *et al.*, 2023）。长期以来，化学杀虫剂在害虫防治中发挥了重要作用，但高强度依赖化学防治导致害虫抗药性迅速演化，并造成非靶标生物受损、生态系统服务功能下降及环境污染等诸多问题（Chagnon *et al.*, 2014; Wan *et al.*, 2025）。植物内生真菌（Endophytic fungi）能够长期稳定定殖于植物组织内部，在不引发明显病害的前提下，通过调节植物生长、营养吸收、防御代谢及化学通讯等过程，提高植物对生物与非生物胁迫的适应能力（Lata *et al.*, 2018; Verma *et al.*, 2021; Kamran *et al.*, 2022）。近年来研究发现，内生真菌不仅能够增强植物直接抗虫性，还能够通过改变植物挥发物释放及害虫行为，增强寄生蜂、捕食性天敌等自然天敌的控害能力（Jallow *et al.*, 2008; Coppola *et al.*, 2017; Fuchs and Krauss, 2019; González-Mas *et al.*, 2021; Munawar *et al.*, 2025）。在作物体内建立互利型内生关系的植物内生真菌被认为具有巨大的害虫防治潜力，是害虫生态防控的重要组成部分（Panwar and Szczepaniec, 2024）。植物内生真菌不仅能够直接影响植物防御，而且可通过改变昆虫生理而间接影响植食性昆虫的行为与适合度，从而重塑植物-昆虫互作的基础过程（Shikano *et al.*, 2017）。若植物内生菌能同时触发作物抗性并影响害虫行为，则其效应有可能在更高营养级的天敌放大。植物内生菌介导的作物挥发物可在害虫取食背景下释放，而这些会挥发物与吸引自然天敌有关，这为内生真菌-植物-天敌系统防御链条提供了关键机制接口（González-Mas *et al.*, 2021）。因此，围绕植物内生真菌介导的多营养级互作开展机制整合，既可解释害虫种群受控机理，也可为基于植物内生真菌的绿色防控技术研发提供依据。

目前的研究多聚焦于植物内生菌对植物与害虫互作关系的影响，而忽视了内生真菌在多营养级生态网络中的枢纽作用。本文基于上行-下行协同调控理论，系统综述植物内生真菌在增强作物抗虫与促进天敌控害中的协同生态机制，进一步引入功能植物扩展景观尺度生态调控过程，构建内生真菌-作物-害虫-天敌多维生态调控体系，以期为农业绿色防控与可持续生态管理提供理论依据。

1 内生真菌的生态枢纽作用

1.1 内生真菌的定殖与生态功能

植物内生真菌广泛存在于植物根、茎、叶、种子等组织中，其定殖方式包括细胞间隙定殖、维管束扩散及胞内共生等（Yan *et al.*, 2019; Lu *et al.*, 2021; Waqar *et al.*, 2023）。内生真菌成功定殖后，可通过菌丝网络与植物形成稳定信息交换体系，进而调控植物代谢、生长及防御过程，在农业生态系统中发挥关键生态枢纽作用（Christian and Perli, 2024）。内生真菌能够促进植物根系发育，提高氮、磷等营养元素吸收效率，并增强叶绿素含量和光合作用能力，从而提升作物整体生长势（Verma *et al.*, 2021; Baron and Rigobelo, 2022）。与此同时，内生真菌能够通过调节茉莉酸（Jasmonic acid, JA）、水杨酸（Salicylic acid, SA）和乙烯（Ethylene, ET）等信号途径，诱导植物系统性防御反应（van der

Ent *et al.*, 2009）。除激素调控外，内生真菌还能显著影响植物次生代谢过程，诱导黄酮类、生物碱、酚类及 2,4-二羟基-7-甲氧基-1,4-苯并噁嗪(DIMBOA)等防御性化合物积累，提高害虫取食成本（Fuchs and Krauss, 2017; Batool *et al.*, 2024; Qin *et al.*, 2024）。更重要的是，内生真菌可改变植食者诱导植物挥发物（Herbivore-induced plant volatiles, HIPVs）的组成和释放节律，形成由植物向天敌传递的信息流，从而影响植物-害虫-天敌间的生态通讯网络（Coppola *et al.*, 2017; Fuchs and Krauss, 2017; González-Mas *et al.*, 2021）。

1.2　上行-下行协同调控理论框架

植物抗性理论与保护性生物防治理论分别构成农业害虫生态调控的两大理论基础。前者强调植物通过防御代谢物积累、诱导抗性和营养调控等机制降低害虫适合度，属于典型的上行（Bottom-up）调控；后者强调利用寄生蜂、捕食性昆虫等自然天敌抑制害虫种群增长，属于典型的下行（Top-down）调控。然而，传统研究多将二者视为相对独立的生态过程，对其耦合机制及协同效应关注不足。经典植物-害虫-天敌三营养级理论虽然揭示了植物挥发物介导的间接防御作用，但主要关注植物与植食者互作对天敌行为的影响，尚未充分考虑植物共生微生物在多营养级调控中的关键作用。

内生真菌不仅能够通过激活 JA、SA 等防御信号途径增强植物抗虫性，还能够通过调控植食者诱导植物挥发物（HIPVs）释放、改变害虫行为特征和提高天敌搜寻效率，促进自然天敌控害功能发挥。因此，内生真菌同时作用于植物、害虫和天敌多个营养级，成为连接上行调控与下行调控的重要生态枢纽。基于此，本文提出上行-下行协同调控（Bottom-up and top-down synergistic regulation）理论框架（图 1）。该框架认为，内生真菌驱动的植物抗性增强与天敌控害强化并非彼此独立，而是通过防御信号传导、挥发物

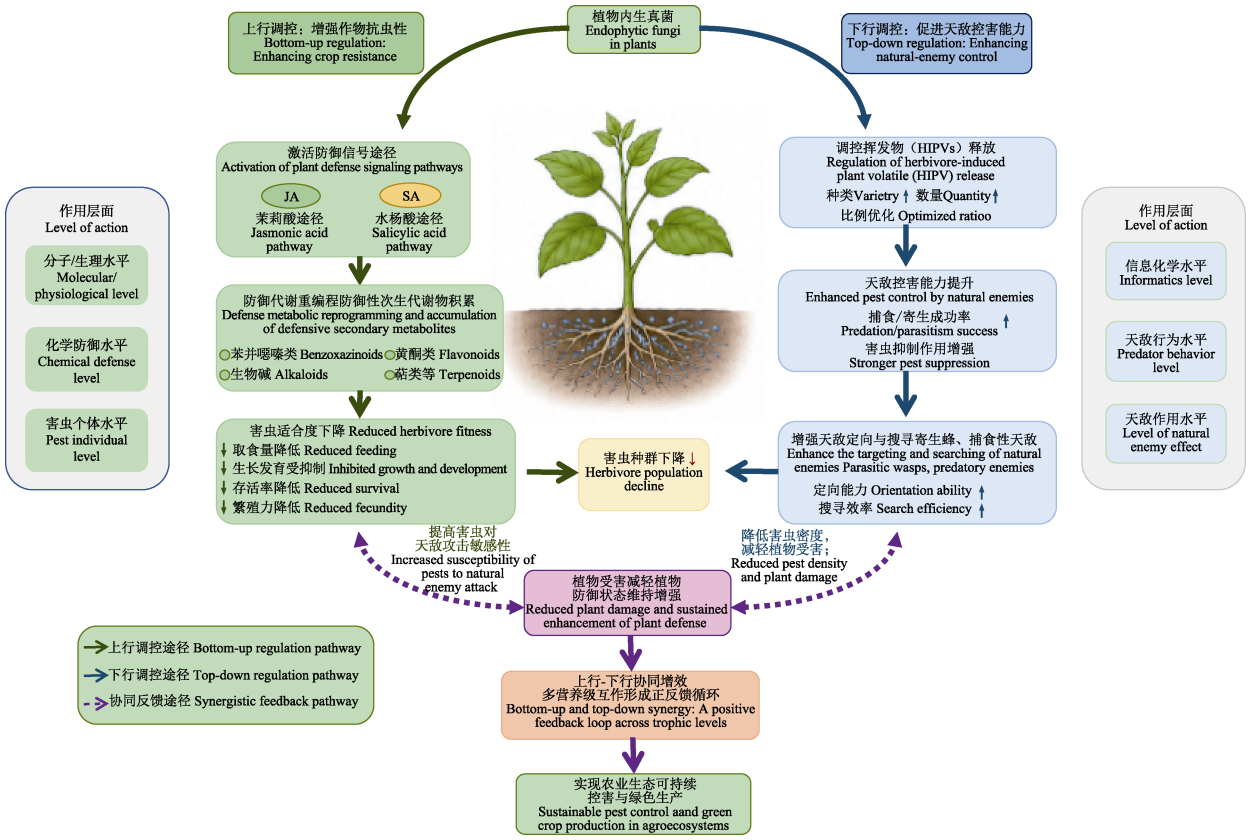


图 1　植物内生真菌驱动的上行-下行协同调控理论框架

Fig. 1　Conceptual framework of bottom-up and top-down synergistic regulation mediated by endophytic fungi

信息交流及害虫适合度变化形成跨营养级联动。植物抗性产生的上行压力可提高害虫对天敌攻击的敏感性，而天敌控害形成的下行压力又进一步减轻植物受害，促进植物维持稳定防御状态，最终形成植物抗性增强-害虫适合度下降-天敌控害增强-害虫进一步减少的协同放大效应。与传统三营养级理论相比，该框架将内生真菌纳入植物-害虫-天敌互作体系，构建了内生真菌-植物-害虫-天敌四维生态网络，揭示了植物抗性与生物防治协同增效的内在机制，为整合微生物调控、天敌利用和生境管理提供了新的理论框架。

2 增强作物抗虫性的上行调控

2.1 激素信号调控（JA/SA）与防御网络重构

茉莉酸（JA）和水杨酸（SA）是植物抵御植食性昆虫侵害最重要的两条防御信号通路，其动态平衡决定了植物防御资源的分配效率和抗虫能力，其中，茉莉酸（JA）信号途径是调控萜类化合物、绿叶挥发物（Green leaf volatiles, GLVs）和部分芳香族化合物释放的核心途径，而水杨酸（SA）则通过与 JA 信号的交互作用参与挥发物谱的动态调节（Pieterse *et al.*, 2012; Erb and Reymond, 2019）。近年来大量研究表明，内生真菌定殖后并非简单诱导单一防御途径，而是通过重塑 JA/SA 信号网络，建立一种具有低成本、高响应特征的预警与激活的防御体系，从而显著提高植物对后续害虫侵袭的适应能力。目前普遍认为，JA 信号途径是内生真菌增强植物抗虫性的核心调控模块。白僵菌 *Beauveria bassiana*、绿僵菌 *Metarhizium anisopliae*、木霉菌 *Trichoderma* spp.以及禾草内生真菌 *Epichloë* spp.等在植物组织内定殖后，可激活脂氧合酶（Lipoxygenases, LOX）、丙二烯氧化物合成酶（Allene oxide synthase, AOS）、丙二烯氧化物环化酶（Allene oxide cyclase, AOC）和 12-氧代植物二烯酸还原酶（12-Oxo-phytodienoic acid reductase, OPR）等 JA 生物合成关键基因，提高 JA 及其活性形式茉莉酸-异亮氨酸（Jasmonic acid-isoleucine, JA-Ile）的积累水平（Jaber and Ownley, 2017; Ambele *et al.*, 2020）。随后，JA 受体 COⅡ介导 JAZ 蛋白（Jasmonate ZIM-domain proteins, JAZ）抑制蛋白降解，释放转录因子 MYC2，从而启动蛋白酶抑制剂、苯丙烷代谢物、萜类化合物及挥发性有机物等一系列防御基因表达，最终降低害虫取食效率和营养利用能力。内生真菌的定殖首先需要被植物感知。研究表明，植物细胞膜上的受体类激酶可识别内生真菌细胞壁衍生的微生物相关分子模式，触发基础免疫反应（Miya *et al.*, 2007）。除 JA 和 SA 外，乙烯（ET）等激素信号途径也参与内生真菌介导的植物防御调控。ET 信号途径通过 EIN3/EIL1 转录因子与 JA 信号协同调控萜类合成基因和防御蛋白表达，在内生真菌诱导的间接防御（挥发物释放）中发挥重要作用（González-Mas *et al.*, 2021）。

内生真菌的作用并非持续激活防御，而是诱导植物形成防御预激化（Defense priming）状态。与持续高水平防御相比，预激化植物在正常生长阶段仅维持较低的防御代谢投入，而在受到害虫侵袭时能够更快、更强烈地激活 JA 信号级联反应（Martinez-Medina *et al.*, 2016）。这种机制有效解决了植物生长与防御权衡问题，被认为是内生真菌长期稳定存在于植物体内的重要生态学基础。与此同时，越来越多证据表明内生真菌还能够调节 JA 与 SA 之间复杂的信号串扰（Crosstalk）。传统理论认为 JA 主要介导咀嚼式害虫防御，而 SA 主要响应刺吸式害虫及生物营养型病原物侵染，两者之间存在明显拮抗关系（Thaler *et al.*, 2012）。然而在内生真菌参与下，这种二元对立模式被重新塑造。一方面，部分内生真菌通过增强 JA 信号并抑制 SA 途径，提高植物对鳞翅目幼虫等咀嚼式害虫的抗性；另一方面，在一些植物-内生真菌体系中，JA 和 SA 途径表现出同步激活现象。例如白僵菌定殖玉米后，JA 和 SA 相关基因均显著上调，使植株同时获得对草地贪夜蛾和蚜虫等不同功能类群害虫的防御能力（Batool *et al.*, 2024; Song *et al.*, 2024）。这种由内生真菌驱动的激素网络重构突

破了传统 JA-SA 拮抗模型，体现出更高层次的防御协调机制。

转录组学、代谢组学和微生物组学研究进一步揭示，内生真菌诱导的 JA/SA 重编程涉及多个关键调控节点，包括 MYC2、WRKY33、WRKY70、NPR1 和 TGA 等转录因子，以及表观遗传修饰和根际微生物群落重塑过程（Stringlis *et al.*, 2018）。其中，WRKY 转录因子家族在内生真菌-植物-害虫三元互作中发挥核心调控作用：WRKY36 可调控玉米免疫信号网络，增强对草地贪夜蛾的抗性（Batool *et al.*, 2024）。WRKY70 则参与 JA/SA 信号串扰的精细调控，决定防御资源的分配方向。MYB 转录因子（如 MYB72）不仅参与香豆素类化合物合成调控，还通过根系分泌物塑造根际微生物群落，间接影响植物整体防御能力（Stringlis *et al.*, 2018）。这些调控因子共同构成连接植物、内生真菌和害虫之间的信息枢纽，使植物能够根据害虫压力动态调整防御策略。总体而言，内生真菌通过诱导 JA 积累、优化 JA/SA 信号平衡以及建立防御预激化状态，实现植物防御体系的系统重编程，这是其增强作物抗虫能力并驱动上行调控效应的关键分子基础。

2.2　次生代谢重编程（DIMBOA、生物碱、黄酮类等）

植物内生真菌定殖后，能够通过重塑宿主代谢网络，诱导多种防御性次生代谢物积累，从而提高植物对植食性昆虫的抵抗能力。研究表明，内生真菌不仅能够激活植物防御相关基因表达，还可通过调节苯丙烷途径、苯并噁嗪途径、萜类合成途径及生物碱代谢途径，实现植物化学防御体系的系统性增强（Hartley and Gange, 2009）。

在禾本科作物中，苯并噁嗪类化合物（Benzoxazinoids）是抵御害虫的重要化学屏障，其中 DIMBOA（2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one）是研究最为深入的代表性物质。DIMBOA 及其衍生物具有拒食、抑制生长和降低繁殖能力等作用，可显著降低蚜虫、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 等害虫对寄主的适口性（Cambier *et al.*, 2001; Glauser *et al.*, 2011; Wouters *et al.*, 2016）。研究发现，部分禾草内生真菌能够促进苯并噁嗪合成相关基因表达，提高叶片中 DIMBOA 及其前体物质含量，从而增强植物对咀嚼式和刺吸式害虫的防御能力（Ahmad *et al.*, 2010）。这种代谢重编程效应通常与 JA 信号激活密切相关，体现出激素调控与次生代谢协同增强的特点。

除苯并噁嗪类物质外，内生真菌诱导的生物碱积累也是植物抗虫的重要机制。以禾草-麦角菌类（Claviceps purpurea）共生体系为代表，内生真菌可直接或间接促进麦角生物碱（Ergot alkaloids）、吡咯里西啶生物碱（Pyrrolizidine alkaloids）、吡咯并吡嗪类化合物及过胺生物碱（Peramine）等抗虫活性物质的产生（Schardl *et al.*, 2013）。这些化合物能够影响昆虫神经系统、消化代谢和生殖能力，对蚜虫、叶蝉、夜蛾等多种害虫表现出显著抑制作用。携带 *Epichloë* 内生真菌的黑麦草和羊茅草对植食性昆虫具有更高的抗性，其核心机制即来源于内生真菌诱导的生物碱积累（Clay and Schardl, 2002; Johnson *et al.*, 2013）。

黄酮类化合物是另一类受内生真菌调控的重要防御代谢物。内生真菌定殖后可激活苯丙烷代谢途径，提高槲皮素、山奈酚、芦丁及儿茶素等黄酮类物质含量（Ludwig-Müller, 2015）。这些化合物不仅具有抗氧化功能，还能抑制昆虫消化酶活性、干扰营养吸收并降低害虫生长发育速率。近年来代谢组学研究进一步表明，内生真菌诱导的黄酮类代谢重编程通常伴随着酚酸、木质素和木脂素等防御物质同步积累，从而形成更加稳定的化学防御网络（Ray *et al.*, 2020; Pan *et al.*, 2023）。

内生真菌对植物化学防御的调控不仅体现在直接防御层面，还能够影响植物挥发性有机物（Volatile organic compounds, VOCs）的释放模式，实现与间接防御机制的协同。研究发现，内生真菌可改变萜烯类、绿叶挥发物（GLVs）、芳香族化合物及甲基水杨酸酯等挥发物的组成和释放动态，使受害植物释放更加特异化的植食者

诱导挥发物（HIPVs），增强寄生蜂等天敌对受害植株的识别能力（Coppola *et al.*, 2017; González-Mas *et al.*, 2021; Agbessenou *et al.*, 2022）。因此，内生真菌驱动的次生代谢重编程不仅降低害虫适合度，而且通过优化植物化学信号传递强化天敌招募过程，实现直接防御与间接防御的协同增效，为构建上行-下行协同调控生态防控体系提供了重要机制基础。

2.3 不同取食类型害虫的响应

内生真菌诱导的植物防御效应并非对所有植食性昆虫均表现一致，而是受到害虫取食方式和营养利用策略的显著影响。对于刺吸式害虫，以蚜虫为代表，其主要取食植物韧皮部汁液，对寄主营养质量变化极为敏感。内生真菌定殖后可调节植物初生代谢与防御代谢过程，改变韧皮部中可溶性糖、游离氨基酸及次生代谢物的组成，降低寄主适口性和营养价值（González-Guzmán *et al.*, 2022）。在小麦-禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 体系中，内生真菌定殖显著提高植株 JA 水平和 DIMBOA 等防御物质含量，导致蚜虫取食时间缩短、刺吸频率增加、发育历期延长，并最终降低种群增长率和繁殖力（Song *et al.*, 2024）。在玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 体系，玉米内生菌 GX5 显著提高了玉米植株 JA 水平以及总酚和单宁的含量，对玉米蚜产生负面作用，抑制了蚜虫的生长发育（崔洪莹等，2025）。类似现象也在棉蚜 *Aphis gossypii* 等多种刺吸害虫中得到验证（González-Mas *et al.*, 2019）。对于咀嚼式害虫，内生真菌诱导的抗虫作用主要来源于防御代谢物积累和毒性化合物产生。内生真菌可促进生物碱、酚类化合物、黄酮类及萜类物质合成，并激活 JA 介导的诱导防御体系，从而抑制幼虫取食和生长发育（Vega, 2018; Grabka *et al.*, 2022）。研究发现，草地贪夜蛾取食内生真菌处理玉米后，其存活率、体重增长和取食效率均显著下降（秦华伟等, 2021）；棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和粘虫 *Mythimna separata* 在白僵菌定殖植物上的幼虫发育历期延长、蛹重下降，表现出明显的生长迟缓现象（Liu *et al.*, 2025）。总之，内生真菌通过重塑植物营养品质和化学防御体系，对刺吸式和咀嚼式害虫均具有显著抑制作用，但其作用机制和响应强度因害虫取食方式不同而存在明显差异。

3 增强天敌控害的下行调控

3.1 挥发物调控（HIPVs）与天敌行为响应

植食者诱导植物挥发物（Herbivore-induced plant volatiles, HIPVs）是植物与天敌之间进行跨营养级信息传递的重要媒介，在天敌搜寻寄主和定位猎物过程中发挥关键作用。内生真菌不仅能够增强植物直接抗虫能力，还可通过重塑 HIPVs 释放模式，强化植物的间接防御功能（Fuchs and Krauss, 2019; González-Mas *et al.*, 2021; Grabka *et al.*, 2022; Rivero *et al.*, 2025）。内生真菌定殖后，可调节植物激素信号网络和次生代谢途径，进而改变挥发物的组成、浓度及释放动态，使植物在遭受害虫取食时释放更强烈、更稳定或更具特异性的化学信号。白僵菌 *Beauveria bassiana*、绿僵菌 *Metarhizium robertsii* 和木霉 *Trichoderma* spp.等内生真菌均能够显著影响植物挥发物谱组成（Vega, 2018; González-Mas *et al.*, 2021）。在玉米、番茄等作物中，内生真菌定殖后可促进萜烯类化合物、绿叶挥发物（Green leaf volatiles, GLVs）、芳香族化合物及甲基茉莉酸酯等防御相关挥发物释放，从而提高天敌对受害植株的识别能力（Coppola *et al.*, 2019; Nawakht *et al.*, 2026）。此外，玉米在受到害虫取食后可释放以(*E*)-β-石竹烯和芳樟醇等为代表的萜类化合物以及(*Z*)-3-己烯醛等绿叶挥发物，这些物质对寄生蜂等天敌具有显著的嗅觉引导作用（Ngi-Song *et al.*, 2000; Köllner *et al.*, 2008）；小麦受害后同样诱导产生包含 β-石竹烯、芳樟醇在内的挥发物组合，并对麦田害虫天敌的趋化定向行为产生影响（Piesik *et al.*, 2013）。

内生真菌介导的植物挥发物信号改变进一步调控天敌的行为响应。多营养级互作研究表明，内生真菌可显著增强寄生蜂、捕食性昆虫及捕食性螨类对受害植株的行为偏好，提高其搜寻效率和控害能力（Quesada-Moraga *et al.*, 2022; Munawar *et al.*, 2025; Safavi and Jarrahi , 2026）。

白僵菌等内生真菌定殖作物后，可增强害虫取食诱导挥发物的释放水平，提高寄生蜂和捕食性天敌对目标植株的识别能力（González-Mas *et al.*, 2021; Quesada-Moraga *et al.*, 2022; Zhu *et al.*, 2022）。对于寄生性天敌，内生真菌定殖后诱导形成的特异性挥发物信号可增强寄生蜂对寄主植物的定向识别能力。Pec Hernández（2025）发现，绿僵菌 *Metarhizium robertsii* 定殖甘蔗后显著改变了甘蔗螟 *Chilo sacchariphagus* 取食诱导挥发物组成，提高了寄生蜂 *Cotesia flavipes* 对受害植株的趋向行为和停留时间。内生真菌增强的 HIPVs 信号能够刺激寄生蜂表现出更积极的搜寻和产卵行为，从而提高寄生效率（González-Mas *et al.*, 2021）。对于捕食性天敌，内生真菌既能够增强植物对天敌的吸引力，也能够通过削弱害虫适合度间接提高捕食成功率。这种由内生真菌驱动的挥发物重塑作用并非简单增加挥发物总量，而是优化信息组成和释放时机，使植物能够在害虫发生时释放更精准、更可靠的化学信号。

3.2　害虫亚致死效应与天敌控害增效

除了增强天敌对受害植株的定向识别能力外，内生真菌还能够通过改变害虫的生理状态和行为特征，进一步提高天敌的捕食和寄生成功率。营养级生态学研究表明，植物抗虫性与天敌控害作用并非彼此独立，而是通过害虫行为与生理状态的变化紧密耦合，形成跨营养级的协同调控效应。植物化学性状在三营养级互作中居于核心地位，既通过直接降低害虫适合度实现底部向上（Bottom-up）调控，也借助诱导挥发物吸引天敌实现顶部向下（Top-down）控害，二者共同决定着植物抗性与生物防治的兼容性（Ode, 2006）。实验证据表明，植物诱导抗性所导致的害虫发育迟缓，可通过延长幼虫敏感龄期而显著提高天敌的捕食与寄生概率，自下而上与自上而下两种力量对害虫种群的协同抑制效果远强于任何一种单独作用（Kaplan *et al.*, 2007）。然而，诱导抗性性状与天敌的关系并非总是正向协同，部分防御性代谢物在压制害虫的同时也可能干扰捕食性和寄生性天敌的取食与繁殖，揭示了在作物保护实践中整合植物抗性与生物防治时需权衡潜在冲突的必要性（Pappas *et al.*, 2017）。

内生真菌定殖后诱导植物激活 JA/SA 防御信号和次生代谢途径，内生真菌诱导的植物防御反应往往不会立即导致害虫死亡，而是产生一系列亚致死效应，包括取食活性下降、生长发育延迟、繁殖力降低以及运动能力减弱等（Vega, 2018; Grabka *et al.*, 2022）。这些变化显著增加了害虫在农田中的暴露风险，为天敌捕食创造了有利条件。

对于刺吸式害虫，内生真菌诱导的植物防御会降低韧皮部营养质量并增加防御化合物积累，导致蚜虫等害虫取食频率下降、探针次数增加以及取食效率降低（Song *et al.*, 2024）。由于持续受到营养胁迫，害虫活动能力减弱，逃避行为和扩散能力下降，从而增加被瓢虫、草蛉及捕食蝽等天敌发现和捕食的概率。González-Mas 等（2019）报道，白僵菌内生定殖可降低棉蚜的繁殖能力和种群增长速率，从而提高自然天敌的控害潜力。

对于咀嚼式害虫，内生真菌诱导产生的苯并噁嗪类、生物碱及酚类等防御物质可显著抑制幼虫取食和生长，导致幼虫体重下降、发育历期延长以及行为活性降低（McGee, 2002; Russo *et al.*, 2020）。这些亚致死效应延长了害虫暴露于天敌攻击的时间窗口，并降低其躲避寄生蜂和捕食性昆虫攻击的能力，从而提高寄生蜂和捕食性天敌的寄生率与捕食成功率（Kaur *et al.*, 2015）。从能量分配角度看，害虫在抗性植物上需要投入更多能量用于解毒代谢和维持基础生理活动，导致用于运动、防御和逃逸的能量储备减少（Pokharel, 2023）。因此，受到植物防御压力的害虫往往更容易成为天敌的优先攻击目标。该过程体现了植物抗性与生物防治之间的功能互补，即植物通过削弱害虫适合度间接增强天敌控害效率，形成植物抗性促进天敌捕食的协同效应。这种由上行抗虫向下行控害传递的生态过程，是内生真菌驱动上行-下行协同耦合理论的重要基础。

内生真菌不仅能够增强植物对植食性害虫的直接抗性，而且能够通过调控植物挥发物释放和影响天敌行为促进自然控害功能发挥。相关代表性研究见表 1。

表 1 植物内生真菌增强作物抗虫与天敌控害的典型案例

Table 1 Typical cases of endophytic fungi in plants enhancing crop insect resistance and biological control by natural enemies

目标害虫 Target pest	天敌类群 Natural enemy taxa	主要调控机制 Main regulatory mechanism	调控效应 Regulatory effect	参考文献 References
甘蔗螟 *Diatraea saccharali*	螟黄足盘绒茧蜂 *Cotesia flavata*	内生定殖提高 JA/SA 水平，改变植株挥发物组成，虫害胁迫下增强间接防御信号 Endophytic colonization elevates JA/SA levels, alters plant volatile composition, and enhances indirect defense signaling under herbivore attack	无虫害时减少产卵，受虫害后增强对寄生蜂的引诱 Reduces oviposition in the absence of herbivory and enhances parasitoid attraction after herbivore damage	Pec *et al.*, 2024
瓜蚜 *Aphis gossypii*	草蛉 *Chrysoperla carnea*	真菌定殖叶片直接杀虫；与天敌捕食相容 Fungal colonization renders leaves directly insecticidal and compatible with predator predation	叶面喷施内生定殖叶造成 70%蚜虫死亡；拌种处理造成 55%蚜虫死亡；内生叶片上捕食量显著提升 Foliar spray of endophyte-colonized leaves resulted in 70% aphid mortality and seed dressing 55%; predation on colonized leaves increased significantly	Cuenca-Medina *et al.*, 2025
二斑叶螨 *Tetranychus urticae*	捕食螨 *Phytoseiulus persimilis*	内生定殖降低害螨适合度；吸引天敌偏好 Endophytic colonization reduces herbivorous mite fitness and enhances natural enemy preference	内生定殖叶片上二斑叶螨 *T. urticae* 内禀增长率显著降低；天敌消耗量提高 Intrinsic rate of increase of *T. urticae* on colonized leaves decreases significantly, and prey consumption by the predator increases	Safavi and Jarrahi, 2026
桃蚜 *Myzus persicae*	蚜茧蜂 *Aphidius colemani*	改变挥发物谱，降低蚜虫取食，与寄生蜂相容 Alters volatile profiles, reduces aphid feeding, and is compatible with parasitoids	蚜虫死亡率提高、繁殖率降低；与寄生蜂相容 Increases aphid mortality and reduces reproduction; compatible with parasitoids	Jaber and Araj, 2018; González-Mas *et al.*, 2019
桃蚜 *Myzus persicae*	阿维蚜茧蜂 *Aphidius ervi*	诱导植物系统性防御，改变植株挥发物释放谱 Induces systemic plant defense and modifies plant volatile emission profiles	蚜虫种群数量降低，并增强对阿维蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 的间接吸引；植株挥发物谱显著改变 Reduces aphid population density and enhances the indirect attraction of *A. ervi*; plant volatile profiles change significantly	Coppola *et al.*, 2017
禾谷缢管蚜 *Metopolophium dirhodum*	寄生蜂（间接防御） Parasitic wasps (indirect defense)	产生生物碱等次生代谢物，直接影响害虫适合度；改变植物挥发物 Produces alkaloids and other secondary metabolites that directly affect herbivore fitness, and alters plant volatiles	内生 *Epichloë* 侵染禾草降低蚜虫存活率与繁殖力；同时增强直接与间接防御 Epichloë infection of grasses reduces aphid survival and fecundity and enhances both direct and indirect defenses	Clay and Schardl, 2002; Fuchs and Krauss, 2017, 2019

续表 1 (Table 1 continued)

目标害虫 Target pest	天敌类群 Natural enemy taxa	主要调控机制 Main regulatory mechanism	调控效应 Regulatory effect	参考文献 References
草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	寄生蜂(间接防御潜力) Parasitic wasps (indirect defense potential)	诱导植物免疫，激活 JA/SA 信号通路，提高防御性次生代谢物积累，影响害虫生长发育 Induces plant immunity and JA/SA signaling, increases the accumulation of defensive secondary metabolites, and affects herbivore growth and development	显著抑制草地贪夜蛾幼虫生长发育；影响取食偏好 Significantly inhibits larval growth and development of the fall armyworm and affects its feeding preference	Russo *et al.*, 2020, 2021; 秦华伟等, 2021; Batool *et al.*, 2024
麦长管蚜 *Rhopalosiphum padi*	天敌(间接效应待评估) Natural enemies (indirect effects to be evaluated)	内生定殖降低蚜虫取食效率，影响蚜虫种群增长 Endophytic colonization reduces aphid feeding efficiency and affects aphid population growth	显著降低取食效率与种群适合度 Significantly reduces feeding efficiency and population fitness	Song *et al.*, 2024; Liu *et al.*, 2025
番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*	天敌 (间接防御，寄生蜂等) Natural enemies (indirect defense, parasitic wasps, etc.)	诱导释放 MeSA 和 (*Z*)-Jamone，干扰害虫寄主定位行为 Induces the release of MeSA and (*Z*)-jasmone, disrupting host-location behavior of the pest	干扰害虫寄主定位与取食行为 Disrupts host location and feeding behavior of the pest	Agbessenou *et al.*, 2022

3.3　上行-下行协同放大效应

传统植物抗虫研究通常将植物抗性和天敌控害视为相互独立的生态过程，而近年来越来越多的证据表明，两者之间存在紧密耦合关系，并能够形成显著的协同增效作用（Hartley and Gange, 2009）。内生真菌定殖后，一方面通过激活 JA/SA 信号通路、促进防御性次生代谢物积累以及改善植物营养分配策略，提高植物对害虫的直接抗性；另一方面，通过调控植食者诱导植物挥发物（HIPVs）释放、改变害虫行为特征及增强天敌定向能力，提高自然天敌的控害效率（Jaber and Ownley, 2017）。这种由植物抗性与天敌捕食共同作用形成的双重生态压力，构成了典型的上行-下行协同调控过程。

从信息生态学角度来看，内生真菌实际上充当了植物防御信息网络的放大器。其通过增强植物对害虫侵害的感知能力，提高关键挥发信息的产生，降低天敌搜寻目标寄主所需要的时间和能量成本，从而提高天敌对目标害虫的搜索效率。这种信息放大效应不仅强化了植物与天敌之间的化学通讯，而且提高了农业生态系统中多营养级信息传递的稳定性和可靠性。

从生态学机制来看，内生真菌诱导的植物抗性首先降低了害虫适合度，使害虫在发育、生长和繁殖过程中承受持续的生理胁迫。受胁迫害虫往往表现出取食量下降、发育历期延长、体重减轻及运动能力减弱等亚致死效应（Russo *et al.*, 2021）。这些变化不仅直接抑制害虫种群增长，而且提高了害虫暴露于捕食者和寄生蜂攻击的概率。同时，内生真菌诱导植物释放更多具有吸引作用的萜类、绿叶挥发物及芳香族化合物，增强了天敌对受害植株的识别能力和定向搜索效率，从而进一步提高捕食和寄生成功率（Guerrieri *et al.*, 2002; Jaber and Araj, 2018）。因此，植物抗性所产生的上行压力能够转化为促进天敌控害的下行压力，形成跨营养级联动效应。而且双重作用并非简单叠加，而是形成正反馈循环。随着害虫种群受到植物防御和天敌捕食的持续抑制，害虫对植物造成的损伤进一步降低，植物能

够将更多资源投入生长和防御体系维持；与此同时，稳定的天敌种群又持续强化对害虫的自然控制作用，从而实现植物抗性增强-害虫适合度下降-天敌控害增强-害虫进一步减少的循环过程。这种协同放大效应体现出明显的 1+1>2 特征，其生态效益往往超过单独依赖植物抗性或天敌控害所能达到的水平。在农业生态系统中，这种由内生真菌驱动的协同机制不仅有助于降低害虫暴发风险，还能够减少农药投入、促进生物多样性保护并增强农田生态系统韧性。因此，构建基于内生真菌的植物-害虫-天敌协同调控体系，有望成为未来生态防控和可持续农业发展的重要方向，为实现高效、稳定和环境友好的害虫管理提供新的理论基础与技术路径。

4 内生真菌与功能植物协同驱动的多尺度生态调控

前述研究表明，植物内生真菌能够通过增强植物抗虫性和促进天敌控害功能，构建上行-下行协同调控机制。然而，内生真菌的作用主要发生于植株内部及其周围微环境，其调控效应更多体现在植株尺度和田块尺度。相比之下，功能植物通过为天敌提供花蜜、花粉、替代寄主（猎物）以及栖息场所等资源，改善农田生境质量，维持天敌种群持续存在和生态系统服务功能，其作用范围通常扩展至田块边缘乃至景观尺度。因此，内生真菌与功能植物分别代表农业生态系统中植株内部调控和生境外部调控两种互补的生态防控途径，共同构成多尺度生态调控体系。

近年来，随着生态工程（Ecological engineering）和保护性生物防治（Conservation biological control）理论的发展，功能植物已成为提升农业生态系统调控能力的重要生态基础设施（Gurr *et al.*, 2017; 戈峰等, 2025; 门兴元和戈峰, 2025; Dong *et al.*, 2026）。功能植物通常包括蜜源植物、银行植物、覆盖植物和生境植物等类型，其主要作用是为寄生蜂、捕食性昆虫和授粉昆虫提供花粉、花蜜、替代寄主（猎物）以及越冬和栖息场所，从而增强有益生物种群的存活能力和持续控害功能（Landis *et al.*, 2000; Parolin *et al.*, 2012）。大量研究表明，在农田边缘或作物行间配置功能植物，可显著提高瓢虫、草蛉、食蚜蝇、蜘蛛及寄生蜂等天敌的种群密度和生物多样性，增强对蚜虫、粉虱及鳞翅目害虫等重要农业害虫的自然控制作用（Gurr *et al.*, 2017; 戈峰等, 2025; 门兴元和戈峰, 2025; Dong *et al.*, 2026）。

从多营养级互作角度来看，内生真菌与功能植物具有显著的生态互补性。内生真菌主要通过激活 JA、SA 等防御信号途径、促进防御性次生代谢物积累以及调节植食者诱导植物挥发物（HIPVs）释放，增强植物对害虫的直接和间接防御能力；功能植物则通过持续供给资源、优化生境结构和提高景观连通性，维持和扩增天敌种群，增强生态系统的下行调控能力。前者主要强化害虫防控过程中的质量效应，后者主要强化天敌资源维持的数量效应；前者侧重植株和田块尺度的即时响应，后者侧重景观尺度的长期维持，两者在作用机制和空间尺度上形成互补协同。

在景观尺度上，由田埂植被、花带、覆盖作物及半自然生境构成的生态网络，可为天敌提供持续的资源补给和迁移通道，提高其在复杂农业景观中的扩散能力和定殖成功率（Tscharntke *et al.*, 2016）。当内生真菌增强植物抗虫性并提高天敌对害虫的引诱能力时，功能植物则进一步维持和放大天敌控害效应，使害虫种群同时受到来自植物抗性的上行压力和来自天敌捕食寄生的下行压力，形成跨营养级、跨空间尺度的协同调控机制。功能植物的引入使内生真菌驱动的上行-下行协同调控由植株尺度和田块尺度进一步扩展至景观尺度，从而显著提高生态系统控害功能的稳定性和持续性。

因此，未来农业害虫生态防控的发展方向不应局限于单一作物层面的抗虫改良，而应构建内生真菌-作物-害虫-天敌-功能植物多维生态调控网络，从而将植物微生物组调控、植物防御诱导、天敌保护利用与景观生态设计有机整合，实现从单一抗虫策略向多营养级、多尺度生态协同调控的转变，为减少农药依赖、提升生态系统服务功

能和促进农业可持续发展提供新的理论依据与技术路径。

5　应用前景与技术路径

农业绿色转型和农药减量需求的不断提升，内生真菌因兼具增强植物抗虫性、促进天敌控害和改善作物生长等多重生态功能，正逐渐成为新一代生物防治和生态调控技术的重要组成部分（Jaber and Ownley, 2018; Vega, 2018）。近年来，内生真菌的应用研究已从实验室机制解析逐步拓展至田间生态工程实践，其技术路径主要集中于种子包衣、生物工程菌株改良以及多措施集成生态调控等方向。

5.1　种子包衣技术

种子包衣是内生真菌农业应用的重要途径之一。通过将功能菌株包覆于种子表面，可在作物萌发初期实现稳定定殖，提高田间应用效率。该技术具有操作简便、成本低、对非靶标生物影响小等优势，但仍面临菌株存活率、田间稳定性及环境适应性等问题。

5.2　微生物工程与菌株改良

随着分子生物学、基因组学和合成生物学技术的快速发展，内生真菌功能改良进入精准设计阶段。近年来，CRISPR/Cas9 等基因编辑技术已成功应用于多种丝状真菌的遗传改造，通过调控次生代谢、生物碱合成、挥发物代谢以及环境适应相关基因，可显著提升内生真菌的抗逆性、定殖能力和生态调控效率（Nødvig *et al.*, 2015）。例如，通过增强 JA 诱导相关代谢途径或提高昆虫毒素合成能力，可进一步强化内生真菌对害虫的抑制作用；而通过调节挥发物代谢途径，则有望增强植物对寄生蜂和捕食性天敌的吸引能力，实现对多营养级互作过程的精准调控（Jaber and Araj, 2018）。与此同时，单一菌株往往难以满足复杂农田生态系统对抗虫、促生和抗逆等多重功能需求，因此构建合成菌群（Synthetic microbial communities）已成为当前研究热点。通过将具有不同生态功能的真菌和细菌进行组合，可形成稳定协同网络，实现病虫害抑制、养分吸收促进、抗逆增强以及植物免疫激活等多种功能集成（Compant *et al.*, 2019）。这种单菌株向微生物群落转变的技术路线被认为是未来农业微生物制剂发展的重要方向。

5.3　综合生态调控设计

尽管内生真菌能够显著增强植物抗虫性和天敌控害能力，但其生态效应仍受到农业景观结构、栽培管理措施以及天敌资源状况等多种因素影响。因此，未来害虫生态调控的发展方向应从单一技术应用转向多层次综合治理体系构建（门兴元和戈峰, 2025）。

在田间尺度上，可将内生真菌接种与功能植物配置相结合，通过种植功能植物，为寄生蜂、瓢虫和草蛉等天敌提供持续资源支持，从而放大内生真菌诱导的间接防御效应。在景观尺度上，应通过优化农田布局、增加生态廊道和半自然生境比例，提高天敌扩散能力和生态系统连通性，增强区域尺度生物防治服务功能（Tscharntke *et al.*, 2016）。此外，通过减少广谱杀虫剂使用、优化施肥和灌溉制度以及实施精准农艺管理，可有效降低人为干扰，维持内生真菌定殖稳定性和天敌群落多样性。

未来理想的生态调控体系应实现内生真菌诱导抗性-功能植物维持天敌-景观生境提供资源-农艺措施优化环境的多层次协同作用机制，构建覆盖植物、害虫、天敌和微生物群落的综合生态网络。该体系不仅能够充分发挥上行（植物抗虫）与下行（天敌控害）协同放大效应，而且有望显著降低农药依赖，提高农业生态系统韧性和可持续生产能力，为未来绿色农业和生态防控技术创新提供重要支撑。

6　关键科学问题与未来方向

尽管植物内生真菌在增强作物抗虫性和促进天敌控害方面展现出巨大的应用潜力，但其生态调控机制及田间应用基础仍存在诸多关键科学问题亟待突破。首先，当前关于植物-内生真菌-害虫三元互作的研究仍以现象描述为主，对

于内生真菌如何重塑植物信号网络、代谢通路以及害虫适应性响应的定量化认知仍然不足。尤其是在不同生态条件下，JA、SA 及乙烯（ET）等防御信号之间的交互作用，以及这些信号如何驱动植物防御代谢与挥发物释放协同变化，尚缺乏系统解析（Pieterse *et al.*, 2014）。其次，内生真菌在田间环境中的定殖稳定性和功能表达规律仍是制约其产业化应用的重要瓶颈。温度、水分、土壤养分状况、农业投入品使用以及宿主植物基因型等因素均可能影响内生真菌的定殖效率和生态功能表达，导致实验室条件下获得的控害效果难以在复杂农田环境中稳定重现（Vidal and Jaber, 2015; Jaber and Ownley, 2017）。因此，未来需要结合多组学技术和长期定位试验，系统评估内生真菌的生态适应机制及其长期生态效应。第三，随着植物微生物组研究的快速发展，人们逐渐认识到单一菌株难以充分模拟自然微生物群落功能。不同内生真菌之间以及内生真菌与根际细菌、丛枝菌根真菌等微生物之间普遍存在协同或拮抗作用，其对植物抗虫性和天敌控害功能的综合影响尚不明确。未来应加强合成菌群（Synthetic microbial communities）构建及群落组装机制研究，开发兼具抗虫、促生和抗逆等多重生态功能的新型微生物制剂（Compant *et al.*, 2019; Trivedi *et al.*, 2020）。此外，功能植物与内生真菌协同调控体系的兼容性及生态安全性仍需深入评估。不同功能植物可能通过资源竞争、化感作用或微生物组重塑影响内生真菌定殖效果，而大规模释放特定功能菌株也可能对本地微生物群落结构和非靶标生物产生潜在影响。因此，在推广应用过程中需要建立完善的生态风险评价体系，确保其生态安全性和可持续利用（Barratt *et al.*, 2018）。

未来研究应进一步突破田块尺度研究局限，从景观生态学和生态系统服务角度探讨内生真菌调控效应的空间扩散机制及其与功能植物、生境管理和天敌保护之间的协同关系。通过构建内生真菌-作物-害虫-天敌-功能植物-景观多维生态网络，实现从单一害虫治理向农业生态系统综合管理的转变，为农业绿色发展和可持续病虫害治理提供新的理论基础与技术路径。

7 结论

植物内生真菌作为连接植物、害虫与天敌的重要生态纽带，能够通过重塑植物防御信号网络、促进防御代谢物积累和调控植食者诱导挥发物释放，协同增强作物抗虫性与天敌控害能力，形成上行抗虫-下行控害的多营养级协同调控机制。功能植物的引入进一步强化了天敌资源供给与生态系统服务功能，使该调控效应由植株尺度扩展至景观尺度。本文构建的内生真菌-作物-害虫-天敌-功能植物多维生态调控框架，揭示了植物微生物组参与农业害虫生态防控的新机制，为整合植物抗性、生物防治和生境管理提供了新的理论基础。未来应加强多营养级互作机制解析及田间生态应用研究，推动内生真菌驱动的生态防控技术创新与农业绿色发展。

参考文献 (References)

Agbessenou A, Akutse KS, Yusuf AA, Khamis FM, 2022. The endophyte *Trichoderma asperellum* M2RT4 induces the systemic release of methyl salicylate and (Z)-jasmone in tomato plant affecting host location and herbivory of *Tuta absoluta*. *Frontiers in Plant Science*, 13: 860309.

Ahmad S, Gordon-Weeks R, Pickett JA, Ton J, 2010. Natural variation in priming of basal resistance: From evolutionary origin to agricultural exploitation. *Molecular Plant Pathology*, 11(6): 817–827.

Ambele CF, Ekesi S, Bisseleua HDB, Babalola OO, Khamis FM, Djuideu CTL, Akutse KS, 2020. Entomopathogenic fungi as endophytes for biological control of subterranean termite pests attacking cocoa seedlings. *Journal of Fungi*, 6(3): 126.

Baron NC, Rigobelo EC, 2022. Endophytic fungi: A tool for plant growth promotion and sustainable agriculture. *Mycology*, 13(1): 39–55.

Barratt BIP, Moran VC, Bigler F, van Lenteren JC, 2018. The status of biological control and recommendations for improving uptake for the future. *BioControl*, 63(1): 155–167.

Batool R, Gou XL, Dong H, Long XZ, Umer MJ, Rwomushana I, Ali A, Attia KA, Guo JF, Wang ZY, 2024. Endophytic fungi-mediated defense signaling in maize: Unraveling the role of WRKY36 in regulating immunity against *Spodoptera*

frugiperda. *Physiologia Plantarum*, 176(2): e14243.

Bianchi FJJA, Booij CJH, Tscharntke T, 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B*, 273(1595): 1715–1727.

Cambier V, Hance T, de Hoffmann E, 2001. Effects of 1,4-benzoxazin-3-one derivatives from maize on survival and fecundity of *Metopolophium dirhodum* (Walker) on artificial diet. *Journal of Chemical Ecology*, 27(2): 359–370.

Castle S, 1999. Agricultural intensification and pest outbreaks: A reappraisal of events in the Sudan Gezira. *Annals of the Entomological Society of America*, 92(6): 840–848.

Chagnon M, Kreutzweiser D, Mitchell EA, Morrissey CA, Noome DA, Van der Sluijs JP, 2014. Risks of large-scale use of systemic insecticides to ecosystem functioning and services. *Environmental Science and Pollution Research*, 21(1): 12984–12996.

Christian N, Perlin M, 2024. Plant-endophyte communication: Scaling from molecular mechanisms to ecological outcomes. *Mycologia*, 116(1): 1–16.

Clay K, Schardl C, 2002. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *The American Naturalist*, 160(S4): S99–S127.

Compant S, Samad A, Faist H, Sessitsch A, 2019. A review on the plant microbiome: Ecology, functions and emerging trends in microbial applications. *Journal of Advanced Research*, 19: 29–37.

Coppola M, Cascone P, Chiusano ML, Colantuono C, Lorito M, Pennacchio F, Rao R, Woo S, Guerrieri E, Digilio MC, 2017. *Trichoderma harzianum* enhances tomato indirect defense against aphids. *Insect Science*, 24(6): 1023–1033.

Coppola M, Cascone P, Di Lelio I, Woo SL, Lorito M, Rao R, Pennacchio F, Guerrieri E, Digilio MC**,** 2019. *Trichoderma atroviride* P1 colonization of tomato plants enhances both direct and indirect defense barriers against insects. *Frontiers in Physiology*, 10: 813.

Cuenca-Medina M, González-Mas N, Martínez-Anguita Ó, Sandoval-Lozano A, Quesada-Moraga E, 2025. A new aphid IPM strategy based on the use of endophytic entomopathogenic ascomycetes that reduces treatment risks to the generalist predator *Chrysoperla carnea* (Stephens). *Journal of Invertebrate Pathology*, 211: 108357.

Cui HY, Sun YX, Men XY, Lü SH, Ye BH, Li LL, 2025. Mechanism of maize endophytes against maize aphids. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 62(3): 619–625.[崔洪莹, 孙艺昕, 门兴元, 吕素洪, 叶保华, 李丽莉, 2025. 玉米内生菌 GX5 对玉米蚜的抗虫作用机理. 应用昆虫学报, 62(3): 619–625.]

Dong Z, Yang Q, Wyckhuys KAG, Ouyang F, Gurr GM, Han P, González-Chang M, van der Werf W, Men X, Ge F, 2026. Use of functional plants to enhance pest biological control in farming landscapes: Progress and prospects. *Entomologia Generalis*, 46(1): 21–37.

Erb M, Reymond P, 2019. Molecular interactions between plants and insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 70: 527–557.

Fuchs B, Krauss J, 2017. Herbivore-specific induction of defence metabolites in a grass-endophyte association. *Functional Ecology*, 31(1): 318–324.

Fuchs B, Krauss J, 2019. Can *Epichloë* endophytes enhance direct and indirect plant defence? *Fungal Ecology*, 38: 98–103.

Ge F, Men XY, Ju Q, Yu K, Zhang XR, Li Z, Liang XY, Zhang YJ, 2025. Construction principles, methods, and practical applications of agroecological service stations. *Acta Ecologica Sinica*, 45(24): 12518–12526. [戈峰, 门兴元, 鞠倩, 于凯, 张兴瑞, 李卓, 梁潇以, 张玉娇, 2025. 农田生态服务区构建原理、方法及应用. 生态学报, 45(24): 12518–12526.]

Glauser G, Marti G, Villard N, Doyen G, Wolfender JL, Turlings TCJ, Erb M, 2011. Induction and detoxification of maize 1,4-benzoxazin-3-ones by insect herbivores. *The Plant Journal*, 68(5): 901–911.

González-Guzmán A, Rey MD, Froussart E, Quesada-Moraga E, 2022. Elucidating the effect of endophytic entomopathogenic fungi on bread wheat growth through signaling of immune response-related hormones. *Applied and Environmental Microbiology*, 88(18): e00882.

González-Mas N, Sánchez-Ortiz A, Valverde-García P, Quesada-Moraga E, 2019. Effects of endophytic entomopathogenic ascomycetes on the life-history traits of *Aphis gossypii* and its interactions with melon plants. *Insects*, 10(6): 165.

González-Mas N, Gutiérrez-Sánchez F, Sánchez-Ortiz A, 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.

Grabka R, d'Entremont TW, Adams SJ, Walker AK, Tanney JB, Abbasi PA, Ali S, 2022. Fungal endophytes and their role in agricultural plant protection against pests and pathogens. *Plants*, 11(3): 384.

Guerrieri E, Poppy GM, Powell W, Rao R, Pennacchio F, 2002. Plant-to-plant communication mediating in-flight orientation of

Aphidius ervi. *Journal of Chemical Ecology*, 28(9): 1703–1715.

Gurr GM, Wratten SD, Landis DA, You MS, 2017. Habitat management to suppress pest populations: Progress and prospects. *Annual Review of Entomology*, 62: 91–109.

Hartley SE, Gange AC, 2009. Impacts of plant symbiotic fungi on insect herbivores: Mutualism in a multitrophic context. *Annual Review of Entomology*, 54: 323–342.

Jaber LR, Ownley BH, 2017. Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control? *Biological Control*, 116: 36–45.

Jaber LR, Ownley BH, 2018. Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens. *Biological Control*, 116: 36–45.

Jaber LR, Araj SE, 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*, 116: 53–61.

Jallow MFA, Dugassa-Gobena D, Vidal S, 2008. Influence of an endophytic fungus on host plant selection by a polyphagous moth via volatile spectrum changes. *Arthropod-Plant Interactions*, 2(2): 53–62.

Jaworski CC, Thomine E, Rusch A, Lavoir A, Wang S, Desneux N, 2023. Crop diversification to promote arthropod pest management: A review. *Agriculture Communications*, 1(1): 100004.

Johnson LJ, de Bonth ACM, Briggs LR, Caradus JR, Finch SC, Fleetwood DJ, Fletcher LR, Hume DE, Johnson RD, Popay AJ, 2013. The exploitation of epichloae endophytes for agricultural benefit. *Fungal Diversity*, 60(1): 171–188.

Kamran M, Imran QM, Ahmed MB, Falak N, Khatoon A, Yun BW, 2022. Endophyte-mediated stress tolerance in plants: A sustainable strategy to enhance resilience and assist crop improvement. *Cells*, 11(20): 3292.

Kaplan I, Lynch ME, Dively GP, Denno RF, 2007. Leafhopper-induced plant resistance enhances predation risk in a phytophagous beetle. *Oecologia*, 152(4): 665–675.

Kaur T, Singh B, Kaur A, Kaur S, 2015. Endophyte-mediated interactions between cauliflower, the herbivore *Spodoptera litura*, and the ectoparasitoid *Bracon hebetor*. *Oecologia*, 179(2): 487–494.

Köllner TG, Held M, Lenk C, Hiltpold I, Turlings TCJ, Gershenzon J, Degenhardt J, 2008. A maize (E)-β-caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties. *The Plant Cell*, 20(2): 482–494.

Lamichhane JR, Barzman M, Booij K, Boonekamp P, Desneux N, Huber L, Kudsk P, Langrell SRH, Ratnadass A, Ricci P, 2015. Robust cropping systems to tackle pests under climate change: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2): 43–54.

Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45: 175–201.

Lata R, Chowdhury S, Gond S, White JF, 2018. Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Letters in Applied Microbiology*, 67(3): 261–268.

Liu L, Liu S, Meng Q, Chen B, Zhang J, Zhang X, Lin Z, Zou Z, 2025. Evaluating *Beauveria bassiana* strains for insect pest control and endophytic colonization in wheat. *Insects*, 16(3): 287.

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.

Ludwig-Müller J, 2015. Plants and endophytes: Equal partners in secondary metabolite production? *Biotechnology Letters*, 37(7): 1325–1334.

Martinez-Medina A, Flors V, Heil M, Mauch-Mani B, Pieterse CMJ, Pozo MJ, Ton J, van Dam NM, Conrath U, 2016. Recognizing plant defense priming. *Trends in Plant Science*, 21(10): 818–822.

McGee PA, 2002. Reduced growth and deterrence from feeding of the insect pest *Helicoverpa armigera* associated with fungal endophytes from cotton. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 42(7): 995–999.

Men XY, Ge F, 2025. Approaches and applications of ecological pest management through farmland landscape optimization. *Plant Protection*, 51(5): 257–266, 355. [门兴元, 戈峰, 2025. 基于农田景观的害虫生态防控方法与实践. 植物保护, 51(5): 257–266, 355.]

Miya A, Albert P, Shinya T, Desaki Y, Ichimura K, Shirasu K, Narusaka Y, Kawakami N, Kaku H, Shibuya N, 2007. CERK1, a LysM receptor kinase, is essential for chitin elicitor signaling in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(49): 19613–19618.

Munawar A, Zhang H, Zhang J, Zhang X, Shi XX, Chen X, Li Z, He X, Zhong J, Zhu Z, Zheng Y, Zhou W, 2025. Entomopathogenic fungus treatment affects trophic interactions by altering volatile emissions in tomato. *Agronomy*, 15(5): 1161.

Nawakht NA, Mendoza-Mendoza A, Rostás M, 2026. Sesquiterpene biosynthetic gene vir4 from *Trichoderma virens* enhances direct herbivore resistance while maintaining indirect defense. *Journal of Chemical Ecology*, 52(2): 156–165.

Ngi-Song AJ, Njagi PGN, Torto B, Overholt WA, 2000.

Identification of behaviourally active components from maize volatiles for the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae). *International Journal of Tropical Insect Science*, 20(3): 181–189.

Nødvig CS, Nielsen JB, Kogle ME, Mortensen UH, 2015. A CRISPR-Cas9 system for genetic engineering of filamentous fungi. *PLoS ONE*, 10(7): e0133085.

Ode PJ, 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: Effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annual Review of Entomology*, 51: 163–185.

Pan X, Liu H, Li Y, Zhou P, Wen Y, Lu CX, Zhu Y, Yang M, 2023. The interactions between two fungal endophytes *Epicoccum layuense* R2-21 and *Alternaria alternata* XHYN2 and grapevines (*Vitis vinifera*) with de novo established symbionts under aseptic conditions. *Journal of Fungi*, 9(12): 1154.

Panwar N, Szczepaniec A, 2024. Endophytic entomopathogenic fungi as biological control agents of insect pests. *Pest Management Science*, 80(12): 6033–6040.

Pappas ML, Broekgaarden C, Broufas GD, Kant MR, Messelink GJ, Steppuhn A, Wäckers FL, Van Dam NM, 2017. Induced plant defences in biological control of arthropod pests: A double-edged sword. *Pest Management Science*, 73(9): 1780–1788.

Parolin P, Bresch C, Poncet C, Desneux N, 2012. Functional characteristics of secondary plants for increased pest management. *International Journal of Pest Management*, 58(4): 369–377.

Pec M, Salazar-Mendoza P, Magalhães DM, Delalibera I, Bento JMS, 2024. The endophytic entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* alters sugarcane plant defenses, reducing *Diatraea saccharalis* oviposition and enhancing the attraction of *Cotesia flavipes*. *Crop Protection*, 184: 106872.

Pec Hernández MM, 2025. Metarhizium robertsii alters sugarcane volatiles and their interactions with insects. Piracicaba: Universidade de São Paulo.

Piesik D, Pańka D, Jeske M, Wenda-Piesik A, Delaney KJ, Weaver DK, 2013. Volatile induction of infected and neighbouring uninfected plants potentially influence attraction/repellence of a cereal herbivore. *Journal of Applied Entomology*, 137(9): 737–748.

Pieterse CMJ, Van der Does D, Zamioudis C, Leon-Reyes A, Van Wees SCM, 2012. Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 28: 489–521.

Pieterse CMJ, Zamioudis C, Berendsen RL, Weller DM, Van Wees SC, Bakker PA, 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology*, 52: 347–375.

Pokharel P, 2023. No-cost meals might not exist for insects feeding on toxic plants. *Biology Open*, 12(6): bio059800.

Qin HW, Yao JJ, Men XY, Li C, Yu Y, Song YY, Guo WY, 2021. Effects of maize endophytic fungi on growth and development of *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, 47(5): 94–97, 125. [秦华伟, 姚嘉静, 门兴元, 李超, 于毅, 宋莹莹, 郭文秀, 李丽莉, 2021. 玉米内生真菌对草地贪夜蛾生长发育的影响. 植物保护, 47(5): 94–97, 125.]

Qin T, Shi X, Yin J, Qu Y, Deng Y, Wei X, Zhao N, Gao Y, Mace WJ, Ren A, 2024. Fungal endophytes enhanced insect resistance by improving the defenses of *Achnatherum sibiricum* before locust feeding. *Pest Management Science*, 80(7): 3479–3490.

Quesada-Moraga E, Garrido-Jurado I, Yousef-Yousef M, González-Mas N, 2022. Multitrophic interactions of entomopathogenic fungi in biocontrol. *BioControl*, 67(5): 527–543.

Ray S, Swapnil P, Singh P, Singh S, Sarma BK, Singh HB, 2020. Endophytic *Alcaligenes faecalis* mediated redesigning of host defense itinerary against *Sclerotium rolfsii* through induction of phenolics and antioxidant enzymes. *Biological Control*, 148: 104355.

Rivero J, Fernández I, Colina FJ, Touw A, Weinhold A, Rodríguez-Blanco PM, Kester K, Pozo MJ, van Dam NM, Martínez-Medina A, 2025. Microbe-induced resistance involves priming of direct or indirect defenses according to the stage of herbivory. *New Phytologist*, 246(4): 1120–1133.

Russo ML, Jaber L, Scorsetti AC, Vianna F, Cabello M, Pelizza S, 2020. Effect of entomopathogenic fungi introduced as corn endophytes on the development, reproduction, and food preference of the invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Pest Science*, 94(2): 327–340.

Russo ML, Pelizza SA, Cabello MN, Stenglein SA, Scorsetti AC, 2021. Endophytic colonization by entomopathogenic fungi affects insect herbivore performance and multitrophic interactions. *Biological Control*, 159: 104634.

Safavi S, Jarrahi A, 2026. Bottom-up effects of host plant colonization with endophytic entomopathogenic fungus strengthen the predator-driven top-down control of a pest. *Biological Control*, 206: 106007.

Schardl CL, Young CA, Hesse U, Amyotte SG, Andreeva K, Calie PJ, Fleetwood DJ, Haws DC, Moore N, Oeser B, Panaccione DG, Schweri KK, Voisey CR, Farman ML, Jaromczyk JW, Roe BA, O'Sullivan DM, Scott B, Tudzynski P, An Z, Arnaoudova EG, Bullock CT, Charlton ND, Chen L, Cox M, Dinkins RD, Florea S, Glenn AE, Gordon A, Güldener U, Harris DR, Hollin W, Jaromczyk J, Johnson RD, Khan AK, Leistner E, Leuchtmann A, Li C, Liu J, Liu M, Mace W, Machado C, Nagabhyru P, Pan J,

Schmid J, Sugawara K, Steiner U, Takach JE, Tanaka E, Webb JS, Wilson EV, Wiseman JL, Yoshida R, Zeng Z, 2013. Plant-symbiotic fungi as chemical engineers: Multi-genome analysis of the *Clavicipitaceae* reveals dynamics of alkaloid loci. *PLoS Genetics*, 9(2): e1003323.

Shikano I, Rosa C, Tan C, Felton GW, 2017. Tritrophic interactions: Microbe-mediated plant effects on insect herbivores. *Annual Review of Phytopathology*, 55: 313–331.

Skendžić S, Zovko M, Živković I, Lešić V, Lemić D, 2021. The impact of climate change on agricultural insect pests. *Insects*, 12(5): 440.

Song Y, Cui H, Guo W, Sindhu L, Lv S, Li L, Yu Y, Men X, 2024. Endophytic fungi improved wheat resistance to *Rhopalosiphum padi* by decreasing its feeding efficiency and population fitness. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 270: 115865.

Stringlis IA, Yu K, Feussner K, 2018. MYB72-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(20): E5213–E5222.

Thaler J, Humphrey P, Whiteman N, 2012. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends in Plant Science*, 17(5): 260–270.

Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa T, Singh BK, 2020. Plant-microbiome interactions: From community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 18: 607–621.

Tscharntke T, Karp DS, Chaplin-Kramer R, Batáry P, DeClerck F, Gratton C, Hunt L, Ives AR, Jonsson M, Larsen A, Martin EA, Martínez-Salinas A, Meehan TD, O'Rourke ME, Poveda K, Rosenheim JA, Rusch A, Schellhorn NA, Wanger TC, Wratten SD, Zhang W, 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control: Five hypotheses. *Biological Conservation*, 204: 449–458.

van der EntS, van Hulten M, Pozo MJ, Czechowski T, Udvardi MK, Pieterse CMJ, Ton J, 2009. Priming of plant innate immunity by rhizobacteria and β-aminobutyric acid: Differences and similarities in regulation. *New Phytologist*, 183(2): 419–431.

Vega FE, 2018. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: A review. *Mycologia*, 110(1): 4–30.

Verma SK, Sahu PK, Kumar K, Pal G, Gond SK, Kharwar RN, White JF, 2021. Endophyte roles in nutrient acquisition, root system architecture development and oxidative stress tolerance. *Journal of Applied Microbiology*, 131(6): 2711–2735.

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.

Wan NF, Fu L, Dainese M, Kiær LP, Hu YQ, Xin F, Goulson D, Woodcock BA, Vanbergen AJ, Spurgeon DJ, Shen S, Scherber C, 2025. Pesticides have negative effects on non-target organisms. *Nature Communications*, 16(1): 2891.

Waqar S, Bhat A, Khan A, 2023. Endophytic fungi: Unravelling plant-endophyte interaction and the multifaceted role of fungal endophytes in stress amelioration. *Plant Physiology and Biochemistry*, 203: 108174.

Wouters FC, Blanchette B, Gershenzon J, Vassão DG, 2016. Plant defense and herbivore counter-defense: Benzoxazinoids and insect herbivores. *Phytochemistry Reviews*, 15(6): 1127–1151.

Yan L, Zhu J, Zhao X, Shi J, Jiang C, Shao D, 2019. Beneficial effects of endophytic fungi colonization on plants. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(8): 3327–3340.

Zhu H, Fu J, Wang H, Bidochka MJ, Duan M, Xu W, Sui L, Ren B, Li Q, Zhang ZK, 2022. Fitness consequences of oviposition choice by an herbivorous insect on a host plant colonized by an endophytic entomopathogenic fungus. *Journal of Pest Science*, 95(4): 1065–1076.