



## Review

<https://doi.org/10.5564/pib.v39i1.3145>

PROCEEDINGS OF  
**PIB**  
THE INSTITUTE OF BIOLOGY

# Endophyte community interactions enhance stress tolerance and tackle climate change

Turbat ADIYADOLGOR<sup>1,2\*</sup> , Thu HUYNH<sup>3,4</sup> , Aruna VIGNESHWARI , Byambasuren BUMTSEND<sup>2</sup> 

<sup>1</sup>Institute of Biology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia

<sup>2</sup>Laboratory of Microbiology, Institute of Biology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia

<sup>3</sup>Department of Biotechnology, Faculty of Chemical Engineering, Ho Chi Minh University of Technology (HCMUT), Ho Chi Minh, Vietnam

<sup>4</sup>Vietnam National University, Ho Chi Minh, Vietnam

\*Corresponding author: [adiyadolgor\\_t@mas.ac.mn](mailto:adiyadolgor_t@mas.ac.mn), <https://orcid.org/0000-0003-1086-397X>

**Abstract.** Endophyte microorganisms are vital in protecting plants from pathogens and environmental stressors, such as abiotic and biotic stresses. They produce various useful compounds, including phytohormones, siderophores, and bioactive substances that can protect against insects, microbes, and viruses. Climate change is a significant threat to plant communities, but despite numerous studies investigating the impact of climate change on plants, there has been relatively little research on the role of the plant microbiome in helping plants adapt to changing conditions. This is a significant issue because global agriculture will face significant challenges due to worsening drought conditions caused by climate change. However, research has shown that plant microbiomes, particularly fungal endophytes, can help crops cope with drought stress. To understand the role of these endophytes and their diversity in plant symbiosis is essential to anticipate their function in a changing climate.

**Keywords:** Stress tolerance; climate change, fungal endophytes, plant defense, drought

Received 20 October 2023; received in revised form 22 October 2023; accepted 24 October 2023

© 2023 Author(s). This is an open access article under the [CC BY-NC 4.0 license](#). The authors have equal rights.

## Introduction

### Plant-endophytic interaction enhancing stress tolerance

The endophytic microorganisms are beneficial microorganisms that have no negative impact on the plant they live on. Thus, endophytic microorganisms produce biologically active secondary metabolites in the same or similar manner as their host plants, as well as participating in the growth and development of their hosts, and protecting them from external influences, such as biotic and abiotic stress.

Additionally, endophytic microorganisms and their diversity, distribution, how they form symbiotic relationships with plants, as well as their role in climate change, need to be studied. There has been little research into the role of microorganisms in helping plants adapt

to climate change, and most studies have focused on the effects of climate change on plants and their stress tolerance. An overview of endophytic microorganisms, their mechanisms of protection from stress, and their role in plant adaptation to climate change is provided in this review

### Potential of endophyte in tolerating biotic stress

Insects, worms, nematodes, bacteria, fungi, viruses, and other biotic stress cause negative impacts on agricultural production and the ecosystem. There has been a 10–40% decline in crop losses worldwide and food security has been threatened due to these factors [11], [15], [45]. Pathogenic invasions cause disadvantages to plants by regulating reactive oxygen species (ROS), hydroxyproline-rich glycoproteins (HPRGs), plasma

membrane H<sup>+</sup>-ATPases, and cell wall degrading enzymes (CWDE) [35].

It is considered that endophytes play an essential role in suppressing pests and phytopathogens, preventing pathogenic invasion, and reducing harmful damages caused by biotic stress by both directly and indirectly inhibiting activities [10], [24], [43]. Biocontrol has been characterized by the synthesis of phytohormones, defense enzymes, siderophores, bioactive, insecticidal, antimicrobial, antiviral, and volatile metabolites, competition for essential nutrients and space, as well as stimulation of host-plant defense systems such as ROS, induced systemic resistance (ISR) or systemic acquired resistance (SAR) [10], [23], [35], [43]. Through the use of signaling molecules, the SAR enhances the resistance of necrotizing pathogens in locally infected tissues, while the ISR enhances the resistance of various pathogens in the whole plant [24].

As biocontrol agents, endophytes synthesize CWDEs and peptaibols to attack pathogens. Their action activates the plant defense system's MAMP-triggered immunity (MTI) and effector-triggered immunity (ETI) responses. In addition to MTI and ETI, they can also synthesize direct responses such as acyl-homoserine lactone (AHL), AHL-acylase, AHL lactonase, and polyhydroxyanthraquinones for blocking these pathogenic quorum sensing signals [35]. Moreover, there is a cross-communication between endophytic 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) deaminase activity with jasmonic acid (JA) and ethylene (ET) regulation, which leads to lower ET accumulation or indirect inhibition of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase (ACS) expression against pathogens [35]. The accumulation of pathogenesis-related (PR) proteins, activation of hormone-dependent pathways, and elicitation of antioxidant machinery also contribute to inhibitory activity [33].

### **Antagonistic mechanisms of endophytes**

The host-pathogen-endophyte interaction is so complex that genetic, proteomic, and metabolomic activities occur simultaneously [45]. In the case of bacterial endophytes, plants attract them by releasing coumarins, triterpenes, camalexin, flavonoids, and strigolactones through their phosphotransferase system or by using periplasmic binding proteins [35]. Bacterial endophytes attach by using polysaccharides, proteins, CWDEs, and microbe-associated molecular patterns (MAMPs) including succinoglycans rhamnoses, outer membrane lipoproteins, muropeptide permease, arabinogalactan proteins, flagellins, cellulases, xylanases, pectinases, and endoglucanases [32], [35], [45]. The MAMPs and MTI are signal perception for bacteria.

Bacteria without type 3 or 6 secretory systems (T3SS) are recognized as pathogens and activated SAR using synergistic interaction of salicylic acid (SA) and JA-ET pathways. A synergistic interaction of salicylic acid (SA) and JA-ET pathways activates SAR against bacteria lacking type 3 or 6 secretory systems (T3SS). With T3SS, bacteria can surpass MTI, symbiotic relations, cellular reprogramming, and ISR to overcome pathogens using JA-ET pathways [27]. Besides, pathogens can be prevented by activated SAR and T3SS elicitor proteins [35].

As fungal endophytes grow within host plants, they release CWDEs and metabolites such as chitins, lipochitooligosaccharides (LCOs), elicitors, glucans, cerebrosides, ergosterols, and MAMPs, among others [35], [45]. It can be argued that MAMP signaling molecules and elicitors activate the plant immunity system to fight pathogens [32], [56]. In response to signals, mitogen-activated protein kinase (MAPK) activates the MTI and ETI systems, leading to the induction of ISRs by NPR1 [32], [36], [45]. In addition, phytohormones are also used to induce biocontrol activity: JA and ET regulate necrotrophic pathogens, while SA regulates biotrophic and hemibiotrophic pathogens [45].

This study reveals tremendous advantages of using antagonistic endophytes as biocontrol agents to control phytopathogens as biocontrol agents due to their greater colonization efficacy, reduction in chemical pesticides, and acclimatization to stressful conditions [11], [35], [43]. Biocontrol agents and substitutes for chemical pesticides, such as endophytes, have therefore been considered eco-friendly solutions in sustainable agriculture.

### **Effects of plant-endophytic interactions as a biocontrol agent**

The biocontrol effect of endophytes has been observed in **Table 1**. Regardingly, bacterial endophytes have been considered a promising biocontrol agent to inhibit vascular wilts, a serious disease damaging annual crops and woody perennials [14]. Regardingly, Endophytic *Paenibacillus* isolated from wheat seeds exhibited the most significant antagonistic activity against *Fusarium graminearum*, the causative pathogen of wheat head blight [12]. It was found that *Alcaligenes* strain EIL-2 associated with *Hvea brasiliensis* inhibits *Phytophthora meadii* in 62.5 % of the cases and reduces lesion size by 43% of the cases in *H. brasiliensis* leaves [1].

Additionally, endophytic *Bacillus* species have been considered to be a significant biocontrol agent against diverse pathogens, and a promising bioinoculant used widely in agrobiotechnology [15]. The SCB-1 strain of *B. subtilis* secretes antifungal surfactins and volatiles

that bind to *Saccharicola*, *Cochliobolus*, *Alternaria*, and *Fusarium* and inhibit their growth [19]. As a biocontrol agent, *B. subtilis* 7PJ-16 effectively eliminated sclerotiniosis in mulberry fruit (90.84%±1.41%). Moreover, their cell suspension and supernatant could stimulate mulberry seed germination and facilitate the growth of mulberry seedlings in greenhouse experiments [54].

The grapevine industry is threatened by downy mildew disease caused by *Plasmopara viticola*. However, *B. subtilis* GLB191 and *B. pumilus* GLB197 were effective in controlling this disease [58]. In another study, *B. velezensis* strains MZ-4, YN-23, and F14 from healthy maize plants were able to inhibit *Klebsiella pneumoniae*, which is a dangerous maize-top-rot pathogen. The control effects were around 81.2%, 74.7%, and 66.7%,

respectively [29]. Moreover, *B. velezensis* YW17 from *Pinus sylvestris* can inhibit root rot disease caused by *Fusarium oxysporum* in Panax ginseng. The strain exhibited two genes (*trpA-C* and *gatA*) in the synthesis of the phytohormone IAA, ten genes (*efp*, *hfq*, *epsA-O*, *spo0A*, *sinI/sinR*, *lysC*, *yjbB*, *flgK*, *fliD*, *srfABC*) in biofilm formation and root colonization, two genes (*ilvB* and *alsD*) in the biosynthetic pathway of acetoin, and 18 gene clusters in the synthesis of secondary metabolites concerning antifungal activities [53].

58 endophytes were isolated from the root system of one-year-old grafted *Vitis vinifera* plants. Among them, 15.5% displayed activity against *Diplodia seriata* while 13.8% exhibited activity against *Dactylonectria macrodidyma*. Accordingly, a significantly antagonistic *Streptomyces* sp. VV/E1 could decrease the infection

**Table 1.** Endophytes as biocontrol agents

Pathogen	Endophyte	Biocontrol effect	Reference
<i>C. gloeosporioides</i>	<i>Aspergillus terreus</i>	Inhibit the leaf spot on ginger	[18]
<i>C. gloeosporioides</i>	<i>Epicoccum dendrobii</i>	Inhibit a 50% growth rate of <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> , an anthracnose pathogen	[8]
<i>Dactylonectria macrodidyma</i>	<i>Streptomyces</i> sp. VV/E1	Inhibit 33.91% the growth rate of <i>Dactylonectria macrodidyma</i>	[5]
<i>Diplodia seriata</i>	<i>Streptomyces</i> sp. VV/E1	Inhibit 53.47% the growth rate of <i>Diplodia seriata</i>	[5]
<i>Exserohilum turcicum</i>	<i>T. harzianum</i> KUFA0710	Inhibit 55.70% of leaf blight disease in sweet corn	[30]
<i>Exserohilum turcicum</i>	<i>T. harzianum</i> KUFA0713	Inhibit 49.92% of leaf blight disease in sweet corn	[30]
<i>F. graminearum</i>	<i>Paenibacillus</i> sp.	Inhibit the growth of <i>F. graminearum</i> on wheat and barley kernels	[12]
<i>F. oxysporum</i>	<i>B. velezensis</i>	Inhibit <i>F. oxysporum</i> in Panax ginseng by secreting antifungal lipopeptides, proteins, and volatile substances	[53]
<i>Klebsiella pneumoniae</i>	<i>B. velezensis</i>	Inhibit maize-top-rot pathogen at up to 81.2 %	[29]
<i>Phaeoacremonium minimum</i>	<i>Trichoderma</i> sp. strain T154	Reduce colonization of the esca-related pathogen concerning grapevine trunk diseases	[9]
<i>Phytophthora meadii</i>	<i>Alcaligenes</i> strain EIL-2	Exhibit 62.5 % inhibition of <i>Phytophthora meadii</i> and 43% reduction of lesion size on infected <i>H. brasiliensis</i> leaves	[1]
<i>Plasmopara viticola</i>	<i>B. subtilis</i> GLB191	Reduce 69.0% of downy mildew disease in grapevine	[58]
<i>Plasmopara viticola</i>	<i>B. pumilus</i> GLB197	Reduce 57.5% of downy mildew disease in grapevine	[58]
<i>Pythium myriotylum</i>	<i>Rhizopycnis vagum</i>	Inhibit soft rot pathogen on ginger	[6]
<i>Saccharicola</i> <i>Cochliobolus</i> <i>Alternaria</i> <i>Fusarium</i>	<i>B. subtilis</i> SCB-1	Against sugarcane pathogens including the genera <i>Saccharicola</i> , <i>Cochliobolus</i> , <i>Alternaria</i> , and <i>Fusarium</i>	[19]
<i>Scleromitrula shiraiana</i>	<i>B. subtilis</i> 7PJ-16	Control up to 90.84 ± 1.41 % of sclerotiniose on mulberry fruit	[54]

rates of pathogens *Dactylonectria* sp., *Ilyonectria* sp., *Phaeomoniella chlamydospora*, and *Phaeoacremonium minimum* on young grapevine plants preventing the decline of young grapevines in nurseries and vineyards [5]. The wine and grape industry is facing a serious threat due to grapevine trunk diseases that result in a significant reduction in grape yields and quality and even plant death. To combat this, a study found that endophytic *Trichoderma* sp. strain T154 was able to inhibit *Phaeoacremonium minimum*, a fungus involved in grapevine trunk diseases, through spore adhesion, niche exclusion, and hypha coiling mechanisms. [9].

The endophytic fungi in wheat could reduce pustules' density and size in a susceptible wheat cultivar caused by leaf rust pathogen *Puccinia triticina* [13]. Endophytic *Trichoderma asperellum* KUFA0702, KUFA0703, *T. hamatum* KUFA0706, *T. harzianum* KUFA0710, and *T. harzianum* KUFA0713 isolated from healthy corn leaves could inhibit leaf blight disease caused by *Exserohilum turcicum*. Their antagonistic activity was demonstrated by their rapid growth, high competition for space and nutrients, and production of antifungal compounds. Accordingly, the fresh and dry formulations of *T. harzianum* KUFA0710 showed a disease reduction rate of 55.70% and 47.46%, respectively. Meanwhile, the fresh and dry formulations of *T. harzianum* KUFA0713 showed disease reduction rates of 49.92% and 43.84%, respectively [30].

An article by Anisha reports that *Rhizopycnis vagum*, a microbe found in *Zingiber officinale* Rosc. has the potential to antagonize the soft rot pathogen *Pythium myriotylum* [6]. In addition, *Aspergillus terreus* also found in the same plant, can control leaf spots on ginger that *Colletotrichum* causes gloeosporioides through the use of an active molecule terrene [18].

*Epicoccum dendrobii* strain SMEL1 was isolated from Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) and found to inhibit 50% growth of *Colletotrichum gloeosporioides*, an anthracnose pathogen [8].

### Plant-endophytic interaction to abiotic stress

Abiotic stresses such as nutrient deficiency, drought, cold, heat, heavy metals, salinity, and pH of soil along with climate change have become significant threats to crops [22], [45]. Environmental changes can lead to stress and trigger alterations in plant metabolomic and transcriptomic activities. As climate change has increased over the past few decades, plants have been exposed to more extreme weather and environmental conditions, leading to a reduction in crop yield and quality and damage [45].

#### Drought stress

Drought stress can severely impact plant growth and development based on onset time, duration, and severity [45]. When plants experience drought, they undergo significant changes in their physiology, biochemistry, and gene expression. These changes include producing more ABA, closing their stomata to reduce water loss through transpiration, increasing respiration, decreasing cell size and membrane integrity, slowing down growth and photosynthesis, and promoting leaf senescence. [45], [52]. Endophyte-mediated tolerance mechanisms include both direct and indirect methods to combat drought. This can be achieved through the accumulation of organic solutes in tissues, an increase in osmolytes, the formation of a thicker cuticle layer, reduction of leaf conductance, and slowing down transpiration. [40], [52]. In addition, endophytes can trigger an antioxidant defense system and osmotic adjustment to alleviate drought-induced stress [52]. The plants associated with symbiotic endophytes increase the production of phytohormones such as ABA, IAA, ethylene, gibberellin, and strigolactone. They also accumulate compatible solutes such as polysaccharides, glycine betaine, organic, and amino acids. Moreover, these plants have increased levels of ROS that include hydroxyl radical, hydrogen peroxide, superoxide anion radical, and singlet oxygen, along with oxidative enzymes such as superoxide dismutase, peroxidase, and catalase. [40]. Besides consuming less water, producing ACC deaminase and activating mitogen-activated protein kinase increases drought tolerance [40], [52].

#### High-temperature stress

In light of climate change, the average temperature is projected to increase by 1.1 to 5.4°C by 2100. [45]. The impact of heat stress on plants can be observed through a range of symptoms, including a reduction in photosynthesis, changes in plasma membrane activity, transpiration, enzymatic dysfunction, and a reduction in plant growth and development. [44], [50]. Under heat stress, the relationship between plants and their endophytes can increase the accumulation of phytohormones. These include gibberellin, cytokinin, SA, IAA, and ABA - which serve as endogenous growth regulators. ABA helps to close cellular stomata, preventing the loss of osmolytes through evaporation, reducing oxidative stress damage, and activating the defense system. Auxins enhance the defensive antioxidant system in plants, while gibberellins help regulate the development process at all stages. [4], [44]. In addition, endophyte-induced thermotolerance activates heat-shock transcription factors, heat-shock proteins (HSP), and ACC-deaminase production [44], [46]. Organic osmolytes induce thermotolerance by activating defense mechanisms, solubilizing nutrients,

and alleviating heat stress, while promoting plant growth through nitrogen fixation, siderophore production, and volatile compounds [44]. Nitrogen fixation is the natural process of converting atmospheric nitrogen into a usable form for plants and other organisms for energy metabolism, protein synthesis, and photosynthesis [44]. Siderophores are high-affinity iron-chelating compounds that transport iron across cell membranes via membrane receptors [44]. Volatile metabolites as growth inducers induce the defense system and the inhibition of oxidation against heat stress [44].

### Salinity stress

Insufficient precipitation, poor irrigation, soil pollution, and saline deposition cause ionic and osmotic stress, negatively impacting plants due to salinization and salinity stress [22], [52]. Under salinity stress, plants exhibit slow growth and closed stomata, leading to increased oxidative stress, damage to the photosynthetic system, and synthesis of harmful stress by-products [22]. Endophytes and their interaction with plants can help reduce the negative effects of salinity stress by producing various organic osmolytes (such as exopolysaccharides, trehalose, proline, glycine, and betaine). They can also regulate the antioxidant defense system, alter defense enzymes, and produce phytohormones (such as IAA, ABA, and gibberellin) for adaptive responses [22], [31], [38]. The antioxidant defense system plays an important role in scavenging ROS, using antioxidant metabolites such as glutathione, ascorbate, and tocopherol, as well as antioxidant enzymes such as superoxide dismutases (SOD), catalases (CAT), ascorbate- or thiol-dependent peroxidases (APX), glutathione reductases (GR), dehydroascorbate reductases (DHAR), and mono-dehydroascorbate reductases (MDHAR) [52]. Plant growth is affected by salinity stress, which can cause the accumulation of sodium ions. However, the high-affinity K<sup>+</sup> transporter (HKT1) plays a crucial role in regulating Na<sup>+</sup> homeostasis and can help reduce the accumulation of Na<sup>+</sup> in plants. When plants are under stress, the interaction between the plant and its endophytes works to regulate Na<sup>+</sup> homeostasis by down-regulating HKT1 expression in the roots and upregulating it in the shoots [22], [58]. The interaction induced essential transcripts: four of them (NADP-Me2, EREBP, SOSI, BADH, and SERK1) were up-regulated, and two of them (GIG and SAPK4) were repressed as well [31].

### Application of endophytes for mitigating abiotic stress

Rice is the most important food worldwide. Cooperation of *P. pseudoalcaligenes* and *B. pumilus* cooperated to enhance salinity tolerance in local paddy rice (*Oryza sativa* L.) variety GJ-17, by accumulating high

concentrations of glycine betaine-like compounds [21]. Under 2.5% salinity, rice exhibited a reduction of 55% in dry biomass and 65% in plant height. In comparison, *P. pseudoalcaligenes* and *B. pumilus* reduced the dry biomass of rice by only 33%, and plant height by 44% [21]. Fungus *Nigrospora oryzae* strain #2OSTUR9a was found in drought-resistant rice, producing IAA (351.01 ± 7.11 µg/mL), phosphate solubilization (PI 1.115 ± 0.02), siderophore (72.57 ± 0.19 %), antioxidant activity and ACC deaminase (305.36 ± 0.80 nmol α-ketobutyrate/mg/h). The strain was found to enhance rice growth salinity stress. The strain was found to enhance rice growth under salinity and drought stress. Specifically, it led to an increase in relative water content by 48.39% and 50.31%; chlorophyll content by 30.94% and 39.47%; phenolic content by 25.32% and 32.95%; and osmolyte content by 43.67% and 50.42% respectively, under salinity and drought stress. (the relative water, chlorophyll, phenolic, and osmolyte content increased by 48.39%, 30.94%, 25.32%, and 43.67%, respectively) and under drought stress (the relative water, chlorophyll, phenolic, and osmolyte content increased by 50.31%, 39.47%, 32.95%, and 50.42%, respectively) [48]. Expressing at least 14 genes in *B. amyloliquefaciens* NBRISN13 colonization promotes rice growth and salinity tolerance up to 200 mM NaCl. During times of stress, four genes (NADP-Me2, EREBP, SOSI, BADH, and SERK1) were up-regulated, while two genes (GIG and SAPK4) were down-regulated [31]. *Aspergillus flavus* strains ACJ-2 and ACJ-5, *Aspergillus* sp. strains SAP-3, SAP-6, and LAS-4, and *Chaetomium* sp. strain LAS-6 were isolated from plants in the Thar Desert, Rajasthan, India. They were able to survive at a temperature of 45°C. The strain *Chaetomium* sp. LAS-6 enhances the growth of rice cultivar IR-64 under drought and high temperatures at the early seedling stage [41].

Besides, various endophytes exhibited plant growth-promoting abilities under abiotic stress conditions. Fungal endophyte *Serendipita indica* can promote plant growth under abiotic stress conditions by increasing the systemic resistance, metabolite synthesis, antioxidant mechanism, phytohormone regulation, uptake of nutrients, maintaining ionic homeostasis and improving gene transcription for Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> homeostasis [50]. The endophyte *Enterobacter* sp. SA187 improved wheat tolerance to heat stress by enhancing H3K4me3 levels and ethylene signaling through transcription factors EIN3 and HSFA2. [47]. A strain of *Thermomyces*, isolated from the roots of hot desert-adapted delile (*Cullen plicata*), was found to be capable of inducing thermo-tolerance in cucumber plants during the summer season in Egypt. This was achieved by maintaining the maximum quantum efficiency of photosystem II and photosynthesis rate, inducing water use efficiency, increasing root length,

**Table 2.** Endophytes enhancing abiotic stress tolerance in plants

Stress	Endophyte	Host plant	Tolerance effect	References
Drought	<i>Chaetomium</i> sp. LAS-6	rice	promote survival percentage as well as shoot and root growth	[41]
Drought	<i>Nigrospora oryzae</i> strain #2OSTUR9a	rice	the relative water, chlorophyll, phenolic, and osmolyte content increased by 50.31%, 39.47%, 32.95%, and 50.42%, respectively	[48]
Drought	<i>Trichoderma hamatum</i> DIS 219b	cacao	enhance seedling growth, increase root weight, and root water content	[7]
High temperature	<i>Chaetomium</i> sp. LAS-6	rice	promote survival percentage as well as shoot and root growth	[41]
High temperature	<i>Curvularia crepinii</i> G1-29	rice	promote thermotolerance and decrease death rates of indica rice under 50°C for 4 days conditions	[59]
High temperature	<i>Enterobacter</i> sp. SA187	wheat	reprogram the transcriptome via HSFA2-dependent enhancement of H3K4me3 levels at heat stress memory gene loci	[47]
High temperature	<i>Paecilomyces formosus</i> LHL10	cucumber	total polyphenol, abscisic acid, fatty acids (C18:2 and C18:3), glutathione, and lipid peroxidation activities were decreased	[25]
High temperature	<i>Pseudomonas putida</i> AKMP7	wheat	increase the root and shoot length, dry biomass, tiller, spike let, and grain formation	[4]
High temperature	<i>Thermomyces</i> sp.	cucumber	promote cucumber plants grown well in the field during the hot summer season in Egypt	[3]
Salinity	<i>B. amyloliquefaciens</i> NBRISN13	rice	promote rice growth and salinity tolerance (NaCl 200 mM)	[31]
Salinity	<i>B. pumilus</i>	rice	enhance salinity tolerance in rice variety GJ-17 under 2.5% NaCl condition	[21]
Salinity	<i>B. subtilis</i> GB03	<i>Arabidopsis thaliana</i>	lowering Na <sup>+</sup> accumulation by down- and upregulates HKT1 expression in roots and shoots, respectively	[57]
Salinity	<i>Nigrospora oryzae</i> #2OSTUR9a	rice	the relative water, chlorophyll, phenolic, and osmolyte content increased by 48.39%, 30.94%, 25.32% and 43.67%, respectively	[48]
Salinity	<i>Pseudomonas pseudoalcaligenes</i>	rice	enhance salinity tolerance in rice variety GJ-17 under 2.5% NaCl condition	[21]

and accumulating polysaccharides, flavonoids, saponins, soluble proteins, and antioxidant enzymes [3]. Research has shown that *B. subtilis* has the ability to improve the ability of tomato plants to withstand drought and salinity.

After exposure to stress, plants associated with *B. subtilis* were found to have higher biomass and chlorophyll content. In addition, these plants had higher levels of K<sup>+</sup> and P<sup>+</sup> ions, and lower levels of Na<sup>+</sup> ions. The plants also exhibited less oxidative stress, as evidenced by lower activities of total polyphenol and enzymes catalase, peroxidase, and polyphenol oxidase. Furthermore, the plants had higher levels of SA accumulation and gibberellin content [28]. *B. subtilis* GB03 can promote the growth of *Arabidopsis thaliana* under the 100 mM NaCl

condition by down- and upregulating HKT1 expression in roots and shoots, respectively [57]. *Paecilomyces formosus* LHL10 enhanced the thermotolerance ability of cucumber (*Cucumis sativus*) at high temperatures (38°C). Regardingly, total polyphenol, abscisic acid, fatty acids (C18:2 and C18:3), glutathione, and lipid peroxidation activities were decreased in endophyte-associated plants [25]. *T. hamatum* DIS 219b improved *Theobroma cacao* growth under drought by enhancing seedling growth, root weight, and water content. [7]. The plants that were colonized by endophytes showed a 64% decrease in stomatal conductance, and a 46% decrease in net photosynthesis, as compared to the non-colonized seedlings, which showed an 85% decrease in stomatal

conductance and 76% decrease in net photosynthesis. Additionally, the colonized plants had increased Ala and GABA levels, while the Asp and Glu levels were decreased [7]. *Pseudomonas putida* strain AKMP7 can enhance wheat plant survival and growth under heat stress by increasing root and shoot length, dry biomass, and tiller, spikelet, and grain formation.

Besides, the interaction between plants and their endophytes induces the biosynthesis of various metabolites including chlorophyll, polysaccharides, proline, starch, amino acids, and proteins while inhibiting the activity of antioxidant enzymes such as SOD, APX, and CAT [4]. The positive effects of plant growth-promoting and thermotolerant *Curvularia crepinii* G1-29, isolated from the root of *Hedyotis diffusa* growing in geothermal ecosystems of Southwest China, was significantly investigated in indica rice under 50°C for 4 days conditions [59].

#### **Endophyte Community and Climate Change:**

Climate change significantly challenges global ecosystems, agriculture, and human societies. As we face unprecedented shifts in weather patterns, rising temperatures, and environmental degradation, it is imperative to explore innovative, sustainable solutions to mitigate its impact. Plant communities are threatened by rapid climate change. Less research has been done on the role of the plant microbiome in assisting plants' adaptation to climate change, even though numerous studies address the impact of climate change on plants and the mechanisms of their resilience to climatic stressors.

Global agriculture will face substantial challenges due to climate change, which is anticipated to worsen drought conditions globally. It has been shown that plant microbiomes can help crop species cope with drought stress [20]. Understanding endophytes and diversity and how they work in symbiosis with plants are essential components of anticipating their function in a changing climate [2]. Researchers have examined the effects of high and low soil moisture on the performance of 20 endophytes separated from wetter and drier regions in symbiosis with grass seedlings. The plasticity of plant attributes provided by the various fungal taxa varied by up to two orders of magnitude, indicating significant variation in how individual endophytic taxa altered plant features under high and low water availability [17].

A study showed that wheat inoculated with isolates from various target taxa, including *Curtobacterium flaccumfaciens* (Cf D3-25) and *Arthrobacter* sp. (Ar sp. D4-14), displayed the capacity to encourage growth under drought conditions. According to this study, the beneficial bacteria in the seed microbiomes of wheat

lines with different genetic backgrounds are enhanced in both line- and stress-responsive ways. As a result, seeds from stress-phenotyped lines are a priceless source for finding helpful microorganisms that have plant growth-promoting abilities and could boost the output of commercial crops [20].

Endophytes play a crucial role in the adaptive response of plants to climate change. They promote plant growth by fixing nitrogen, solubilizing minerals, producing phytohormones, and enhancing nutrient availability. Endophytes also induce systemic resistance in host plants by producing hydrolytic enzymes and antagonizing agents. Fungal endophytes, in particular, can transfer resistance to their hosts, aiding in fast-tracking plant adaptation to climate stressors. The plant microbiome, including endophytes, may be key to plants' ability to adapt to climatic stressors. Furthermore, endophytes can help mitigate the effects of abiotic stresses, such as high temperature, drought, and salinity, by promoting plant growth and development. Overall, understanding and harnessing the potential of endophytes can contribute to sustainable and productive agriculture in the face of climate change.

The secondary metabolites produced by endophytes have the potential to serve as a valuable adaptation strategy in the face of climate change. These metabolites can enhance stress tolerance in the host plants, allowing them to better withstand the adverse effects of changing environmental conditions. By utilizing the metabolites produced by endophytes, plants can potentially mitigate the repercussions of climate change and maintain their growth and productivity even under challenging circumstances [16]. The face of climate change. Additionally, the alteration of secondary metabolite composition by endophytes can also provide plants with enhanced defense mechanisms against microbial and insect attacks.

This means that plants harboring endophytes may have lower susceptibility to diseases and pests, further contributing to their resilience in the changing climate [34]. Furthermore, the use of endophytes or their metabolites in agriculture can potentially reduce the dependence on synthetic chemical fertilizers [16]. We can move towards a more sustainable and environmentally friendly agriculture system by incorporating these endophyte metabolites into agricultural practices.

Fungal endophytes, specifically Class 3 fungal endophytes, play a significant role in aiding plants' adaptation to climate change [49]. Further research is needed to improve our understanding of fungal endophytes and their potential contributions to plant resilience in the face of climate change.

Endophytic metabolites play a significant role in extreme heat conditions by enhancing nutrient

availability, providing protection against biotic and abiotic stresses, and modulating the defense mechanisms of host plants [39]. These metabolites are synthesized and supplied by microorganisms living in internal tissues of plants, and they improve the physical fitness of microorganisms by enhancing nutrient availability and protecting against predators and parasites. In arid ecosystems, the role of these metabolites increases due to the presence of biotic and abiotic stress conditions. Additionally, endophytic plant growth-promoting microorganisms are also exploited for the production of high-value biochemicals with commercial interest.

Numerous pieces of evidence show that soil and plant microbiomes are crucial in creating nutritional balance in the soil that is easily accessible to plants and that gives them resilience against various stresses. Microbial communities are effective biogeochemical cycle regulators, which makes them a superior strategy for reducing the effects of shifting climatic patterns and enabling optimum usage of greenhouse gases for metabolic processes.

Endophytes play a crucial role in nutrient cycling within plants. They enhance the assimilation of nutrients and aid in the uptake of essential elements such as nitrogen, phosphorus, potassium, and zinc. By forming a symbiotic relationship with the host plant, endophytes can access and mobilize nutrients that may be otherwise unavailable to the plant. This enhances the overall nutrient availability and promotes plant growth.

Endophytes also contribute to nutrient cycling through various mechanisms such as phosphate solubilization activity and indole acetic acid production. These mechanisms allow endophytes to break down complex, insoluble forms of nutrients into more readily available forms for the host plant. This increased availability of nutrients allows plants to efficiently utilize resources, leading to improved plant growth and development. Additionally, endophytes can facilitate organic matter's cycling by decomposing plant residues and releasing nutrients back into the soil. As a result, endophytes not only enhance nutrient uptake and utilization by the host plant but also contribute to the overall cycling of nutrients in the ecosystem. In summary, endophytes play a vital role in nutrient cycling by enhancing the assimilation and uptake of essential nutrients, promoting the breakdown of complex nutrients, and facilitating the recycling of organic matter in the ecosystem.

In studies conducted in soils where *Sorghum halepense* had invaded, researchers discovered long-lasting changes to eight biogeochemical cycles, including those involving nitrogen, phosphate, and iron. In this case, three bacterial isolates solubilized phosphate, and in vitro generated iron siderophores and IAA. In growth chamber studies, bacteria were transported vertically,

while endophytes were also recruited horizontally, according to a molecular study of bacterial community fingerprints from rhizomes. Antibiotic use inhibited bacterial activity, causing severe rhizome reductions and considerable drops in biomass and growth rate [37].

In particular, two features of fungal endophytes offer the potential to help plants adapt to climate change. The first has to do with generation time and genome size. Considering their relative Recombination, sexual reproduction, short generation times, and small genome mechanisms involved in reproduction, fungi are probably more likely to enable rapid evolution than as a result, plants respond to climate change more quickly [49]. Therefore, the effects of climate change could speed up evolution, and selection could then act to create populations that are better able to cope with stress. The grouping of these fungi Mycorrhizas or endophytes, could alter plant growth with plants. Community adaptation to climate change particularly in light of endophyte colonization of the host, is better. Numerous endophytes are the *Ascomycota subphylum Pezizomycotina* [51] which display mesosynteny, a unique type of chromosomal evolution in which "genes are conserved within homologous chromosomes, but with randomized orders and orientations" [51].

It is well-known that fungal endophytes can influence the plasticity of various plant phenotypes and increase the host plant's resistance to metals, heat, drought, and salt [3], insect pests (Raman), and salinity [55] as well as pathogens. This capacity to alter the characteristics of their host plants, as well as their ubiquity, wide range of hosts, and nonpathogenic nature of many fungal endophytes, provide a compelling reason in favor of using endophytes for stress relief in plants. For example, plants that are stressed by drought alone experience decreased leaf area, stem length, leaf water potential, stomatal conductance, net photosynthetic rate, and productivity. For bacterial endophytes, more knowledge is available regarding the mechanisms that increase plants' ability to withstand stress [26]. A few research have suggested some potential explanations, even though the precise mechanism underlying the fungal endophyte-induced abiotic stress tolerance is unclear. Antarctic plant species include *Cryptococcus victoriae*, *Cystobasidium laryngis*, *Rhotorula mucilaginosa*, *Sporidiobolus ruineniae*, and *Leucosporidium aff. golubevii* have leaf endophytic yeasts that boost their plant's growth [42].

## Conclusions

Scientific research has highlighted the importance of fungal endophytes in influencing plant responses to biotic and abiotic stresses. Endophytes are eco-friendly, non-toxic, easily applicable, and cost-effective. To better

control plant diseases, the metabolites of endophytes must be studied at the multiomics level. With climate change posing a continuous threat to plant communities, many studies have focused on the impact of climate change on plants and the role of endophyte microorganisms. Endophytes are crucial in the adaptive response of plants to climate change. They can even transfer resistance to their hosts, enabling fast-tracking of plant adaptation to climate stressors. Fungal endophytes, in particular, can induce systemic resistance in host plants by producing hydrolytic enzymes and antagonizing agents. As a result, the plant microbiome, including endophytes, may be key to plants' ability to adapt to climatic stressors. In general, understanding and harnessing the potential of endophytes can contribute to sustainable and productive agriculture in the face of climate change.

## References

1. Abraham, A., Philip, S., Kuruvilla Jacob, C., & Jayachandran, K. (2013). Novel bacterial endophytes from *Hevea brasiliensis* as biocontrol agent against *Phytophthora* leaf fall disease. *BioControl*, 58(5), 675–684. <https://doi.org/10.1007/s10526-013-9516-0>.
2. Ahlawat, Om Parkash, Dhinu Yadav, Prem Lal Kashyap, Anil Khippal, and Gyanendra Singh. 2022. "Wheat Endophytes and Their Potential Role in Managing Abiotic Stress under Changing Climate." *Journal of Applied Microbiology* 132 (4): 2501–20. <https://doi.org/10.1111/jam.15375>.
3. Ali, A. H., Abdelrahman, M., Radwan, U., El-Zayat, S., & El-Sayed, M. A. (2018). Effect of Thermomyces fungal endophyte isolated from extreme hot desert-adapted plant on heat stress tolerance of cucumber. *Applied Soil Ecology*, 124, 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.11.004>.
4. Ali, Shaik. Z., Sandhya, V., Grover, M., Linga, V. R., & Bandi, V. (2011). Effect of inoculation with a thermotolerant plant growth promoting *Pseudomonas putida* strain AKMP7 on growth of wheat (*Triticum* spp.) under heat stress. *Journal of Plant Interactions*, 6(4), 239–246. <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.545147>.
5. Álvarez-Pérez, J. M., González-García, S., Cobos, R., Olego, M. Á., Ibañez, A., Díez-Galán, A., Garzón-Jimeno, E., & Coque, J. J. R. (2017). Use of endophytic and rhizosphere actinobacteria from grapevine plants to reduce nursery fungal graft infections that lead to young grapevine decline. *Applied and Environmental Microbiology*, 83(24). <https://doi.org/10.1128/AEM.01564-17>.
6. Anisha, C., Jishma, P., Bilzamol, V. S., & Radhakrishnan, E. K. (2018). Effect of ginger endophyte *Rhizopycnis vagum* on rhizome bud formation and protection from phytopathogens. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 14, 116–119. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2018.02.015>.
7. Bae, H., Sicher, R. C., Kim, M. S., Kim, S.-H., Strem, M. D., Melnick, R. L., & Bailey, B. A. (2009). The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *Journal of Experimental Botany*, 60(11), 3279–3295. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp165>.
8. Bian, J. Y., Fang, Y. L., Song, Q., Sun, M. L., Yang, J.-Y., Ju, Y. W., Li, D. W., & Huang, L. (2021). The fungal endophyte *Epicoccum dendrobii* as a potential biocontrol agent against *Colletotrichum gloeosporioides*. *Phytopathology®*, 111(2), 293–303. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-20-0170-R>.
9. Carro-Huerga, G., Compant, S., Gorfer, M., Cardoza, R. E., Schmoll, M., Gutiérrez, S., & Casquero, P. A. (2020). Colonization of *Vitis vinifera* L. by the endophyte *Trichoderma* sp. strain T154: Biocontrol activity against *Phaeoacremonium minimum*. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01170>.
10. Chaudhary, P., Agri, U., Chaudhary, A., Kumar, A., & Kumar, G. (2022). Endophytes and their potential in biotic stress management and crop production. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.933017>.
11. De Silva, N. I., Brooks, S., Lumyong, S., & Hyde, K. D. (2019). Use of endophytes as biocontrol agents. *Fungal Biology Reviews*, 33(2), 133–148. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2018.10.001>.
12. Diaz Herrera, S., Grossi, C., Zawoznik, M., & Groppa, M. D. (2016). Wheat seeds harbour bacterial endophytes with potential as plant growth promoters and biocontrol agents of *Fusarium graminearum*. *Microbiological Research*, 186–187, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2016.03.002>.
13. Dingle, J., & Mcgee, P.A. (2003). Some endophytic fungi reduce the density of pustules of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in wheat. *Mycological Research*, 107(3), 310–316. <https://doi.org/10.1017/S0953756203007512>.
14. Eljounaidi, K., Lee, S. K., & Bae, H. (2016). Bacterial endophytes as potential biocontrol agents of vascular wilt diseases – Review and future prospects. *Biological Control*, 103, 62–68. <https://doi.org/10.1016/j.bioc.2016.07.013>.
15. Etesami, H., Jeong, B. R., & Glick, B. R. (2023). Biocontrol of plant diseases by *Bacillus* spp. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 126, 102048. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2023.102048>.
16. García-Latorre, Carlos, Sara Rodrigo, and Oscar Santamaría. 2021. "Effect of Fungal Endophytes on Plant Growth and Nutrient Uptake in *Trifolium Subterraneum* and *Poa Pratensis* as Affected by Plant Host Specificity." *Mycological Progress* 20 (9): 1217–31. <https://doi.org/10.1007/s11557-021-01732-6>.
17. Giauque, Hannah, and Christine V. Hawkes. 2013. "Climate Affects Symbiotic Fungal Endophyte Diversity and Performance." *American Journal of Botany* 100 (7): 1435–44.
18. Gupta, S., Choudhary, M., Singh, B., Singh, R., Dhar, M. K., & Kaul, S. (2022). Diversity and biological activity

- of fungal endophytes of *Zingiber officinale* Rosc. with emphasis on *Aspergillus terreus* as a biocontrol agent of its leaf spot. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 39, 102234. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102234>.
19. Hazarika, D. J., Goswami, G., Gautam, T., Parveen, A., Das, P., Barooah, M., & Boro, R. C. (2019). Lipopeptide mediated biocontrol activity of endophytic *Bacillus subtilis* against fungal phytopathogens. *BMC Microbiology*, 19(1), 71. <https://doi.org/10.1186/s12866-019-1440-8>.
  20. Hone, Holly, Ross Mann, Guodong Yang, Jatinder Kaur, Ian Tannenbaum, Tongda Li, German Spangenberg, and Timothy Sawbridge. 2021. "Profiling, Isolation and Characterisation of Beneficial Microbes from the Seed Microbiomes of Drought Tolerant Wheat." *Scientific Reports* 11 (1): 11916. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91351-8>.
  21. Jha, Y., Subramanian, R. B., & Patel, S. (2011). Combination of endophytic and rhizospheric plant growth promoting rhizobacteria in *Oryza sativa* shows higher accumulation of osmoprotectant against saline stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(3), 797–802. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0604-9>.
  22. Kamran, M., Imran, Q. M., Ahmed, M. B., Falak, N., Khatoon, A., & Yun, B.-W. (2022). Endophyte-mediated stress tolerance in plants: A sustainable strategy to enhance resilience and assist crop improvement. *Cells*, 11(20), 3292. <https://doi.org/10.3390/cells11203292>.
  23. Kandel, S., Joubert, P., & Doty, S. (2017). Bacterial endophyte colonization and distribution within plants. *Microorganisms*, 5(4), 77. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040077>.
  24. Kashyap, N., Singh, S. K., Yadav, N., Singh, V. K., Kumari, M., Kumar, D., Shukla, L., Kaushalendra, Bhardwaj, N., & Kumar, A. (2023). Biocontrol screening of endophytes: applications and limitations. *Plants*, 12(13), 2480. <https://doi.org/10.3390/plants12132480>.
  25. Khan, A. L., Hamayun, M., Radhakrishnan, R., Waqas, M., Kang, S. M., Kim, Y. H., Shin, J. H., Choo, Y. S., Kim, J. G., & Lee, I. J. (2012). Mutualistic association of *Paecilomyces formosus* LHL10 offers thermotolerance to *Cucumis sativus*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 101(2), 267–279. <https://doi.org/10.1007/s10482-011-9630-x>.
  26. Khare, E., Mishra, J., Arora, N.K., 2018. Multifaceted interactions between endophytes and plants development and prospects. *Front. Microbiol.* 9, 2732.
  27. Komal, Rani, Tyagi Mitali, Singh Akanksha, Shanmugam Vairamani, Shanmugam Annaian, Pillai Manoj, and Srinivasan Alagiri. 2019. "Identification of Annotated Metabolites in the Extract of *Centella asiatica*" *Journal of Medicinal Plants Research* 13 (5): 112–28. <https://doi.org/10.5897/JMPR2018.6711>.
  28. Kumar, M., Sharma, S., Gupta, S., & Kumar, V. (2018). Mitigation of abiotic stresses in *Lycopersicon esculentum* by endophytic bacteria. *Environmental Sustainability*, 1(1), 71–80. <https://doi.org/10.1007/s42398-018-0004-4>.
  29. Xiangsong Li Pengfei He, Pengbo He, Yongmei Li, Yixin Wu, Chan Mu, Shahzad Munir, & Yueqiu He. (2023). Native endophytes from maize as potential biocontrol agents against bacterial top rot caused by cross-kingdom pathogen *Klebsiella pneumoniae*. *Biological Control*, 178, 105131. <https://doi.org/10.1016/j.biocntrol.2022.105131>
  30. Limdolthamand, S., Songkumarn, P., Suwannarat, S., Jantasorn, A., & Dethoup, T. (2023). Biocontrol efficacy of endophytic *Trichoderma* spp. in fresh and dry powder formulations in controlling northern corn leaf blight in sweet corn. *Biological Control*, 181, 105217. <https://doi.org/10.1016/j.biocntrol.2023.105217>
  31. Nautiyal, C. S., Srivastava, S., Chauhan, P. S., Seem, K., Mishra, A., & Sopory, S. K. (2013). Plant growth-promoting bacteria *Bacillus amyloliquefaciens* NBRISN13 modulates gene expression profile of leaf and rhizosphere community in rice during salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 66, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.01.020>
  32. Newman, M.-A., Sundelin, T., Nielsen, J. T., & Erbs, G. (2013). MAMP (microbe-associated molecular pattern) triggered immunity in plants. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00139>
  33. Ohm RA, Feau N, Henrissat B, Schoch CL, Horwitz BA, et al. (2013) Correction: Diverse Lifestyles and Strategies of Plant Pathogenesis Encoded in the Genomes of Eighteen *Dothideomycetes* Fungi. *PLOS Pathogens* 9(3): 10.1371/annotation/fcca88ac-d684-46e0-a483-62af67e777bd. <https://doi.org/10.1371/annotation/fcca88ac-d684-46e0-a483-62af67e777bd>
  34. Omomowo and Babalola. 2019. "Bacterial and Fungal Endophytes: Tiny Giants with Immense Beneficial Potential for Plant Growth and Sustainable Agricultural Productivity." *Microorganisms* 7 (11): 481.<https://doi.org/10.3390/microorganisms7110481>
  35. Pathak, P., Rai, V. K., Can, H., Singh, S. K., Kumar, D., Bhardwaj, N., Roychowdhury, R., de Azevedo, L. C. B., Kaushalendra, Verma, H., & Kumar, A. (2022). Plant-Endophyte Interaction during Biotic Stress Management. *Plants*, 11(17), 2203. <https://doi.org/10.3390/plants11172203>
  36. Rodriguez, R. & Duran, P., 2020. Natural holobiome engineering by using native extreme microbiome to counteract the climate change effects. *Front. Bioeng. Biotechnol.* 8, 568. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2020.00568>
  37. Rout, Marnie E., and Thomas H. Chrzanowski. 2009. "The Invasive *Sorghum halepense* Harbors Endophytic N<sub>2</sub>-Fixing Bacteria and Alters Soil Biogeochemistry" *Plant and Soil* 315 (1): 163–72. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9740-z>.
  38. Rout, Marnie E., Thomas H. Chrzanowski, Tara K. Westlie, Thomas H. DeLuca, Ragan M. Callaway, and William E. Holben. 2013. "Bacterial Endophytes Enhance Competition by Invasive Plants." *American Journal of Botany* 100 (9): 1726–37. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200577>.
  39. Saikkonen, K, J Mikola, and M Helander. 2015. "Endophytic Phyllosphere Fungi and Nutrient Cycling in

- Terrestrial Ecosystems." *CURRENT SCIENCE* 109 (1).
40. Salvi, P., Mahawar, H., Aggarwal, R., Kajal, Gautam, V., & Deshmukh, R. (2022). Advancement in the molecular perspective of plant-endophytic interaction to mitigate drought stress in plants. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.981355>
41. Sangamesh, M. B., Jambagi, S., Vasanthakumari, M. M., Shetty, N. J., Kolte, H., Ravikanth, G., Nataraja, K. N., & Uma Shaanker, R. (2018). Thermotolerance of fungal endophytes isolated from plants adapted to the Thar Desert, India. *Symbiosis*, 75(2), 135–147. <https://doi.org/10.1007/s13199-017-0527-y>
42. Santiago, I.F., Rosa, C.A., Rosa, L.H., 2017. Endophytic symbiont yeasts associated with the Antarctic angiosperms *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*. *Polar Biol.* 40, 177e183. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1940-z>
43. Segaran, G., & Sathiavelu, M. (2019). Fungal endophytes: A potent biocontrol agent and a bioactive metabolites reservoir. In *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology* (Vol. 21). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.101284>
44. Shaffique, S., Khan, M. A., Wani, S. H., Pande, A., Imran, M., Kang, S. M., Rahim, W., Khan, S. A., Bhatta, D., Kwon, E. H., & Lee, I. J. (2022). A review on the role of endophytes and plant growth promoting rhizobacteria in mitigating heat stress in plants. *Microorganisms*, 10(7), 1286. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10071286>
45. Sharma, I., Raina, A., Choudhary, M., Apra, Kaul, S., & Dhar, M. K. (2023). Fungal endophyte bioinoculants as a green alternative towards sustainable agriculture. *Heliyon*, 9(9), e19487. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e19487>
46. Shekhawat, K., Almeida-Trapp, M., García-Ramírez, G. X., & Hirt, H. (2022). Beat the heat: plant- and microbe-mediated strategies for crop thermotolerance. *Trends in Plant Science*, 27(8), 802–813. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.02.008>
47. Shekhawat, K., Saad, M. M., Sheikh, A., Mariappan, K., Al-Mahmoudi, H., Abdulhakim, F., Eida, A. A., Jalal, R., Masmoudi, K., & Hirt, H. (2021). Root endophyte induced plant thermotolerance by constitutive chromatin modification at heat stress memory gene loci. *EMBO Reports*, 22(3). <https://doi.org/10.15252/embr.202051049>
48. Sodhi, G. K., & Saxena, S. (2023). Plant growth-promoting endophyte *Nigrospora oryzae* mitigates abiotic stress in rice (*Oryza sativa* L.). *FEMS Microbiology Ecology*, 99(9). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiad094>
49. Suryanarayanan, T. S., and R. Uma Shaanker. 2021. "Can Fungal Endophytes Fast-Track Plant Adaptations to Climate Change?" *Fungal Ecology* 50 (April): 101039. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2021.101039>.
50. Tyagi, J., Chaudhary, P., Mishra, A., Khatwani, M., Dey, S., & Varma, A. (2022). Role of endophytes in abiotic stress tolerance: with special emphasis on *Serendipita indica*. *International Journal of Environmental Research*, 16(4), 62. <https://doi.org/10.1007/s41742-022-00439-0>
51. U'Ren, J.M., Lutzoni, F., Miadlikowska, J., Arnold, A.E., 2010. Community analysis reveals close affinities between endophytic and endolichenic fungi in mosses and lichens. *Microb. Ecol.* 60, 340e353.
52. Verma, A., Shameem, N., Jatav, H. S., Sathyunarayana, E., Paray, J. A., Poczai, P., & Sayyed, R. Z. (2022). Fungal endophytes to combat biotic and abiotic stresses for climate-smart and sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.953836>
53. Wei, J., Zhao, J., Suo, M., Wu, H., Zhao, M., & Yang, H. (2023). Biocontrol mechanisms of *Bacillus velezensis* against *Fusarium oxysporum* from *Panax ginseng*. *Biological Control*, 182, 105222. <https://doi.org/10.1016/j.biocal.2023.105222>
54. Xu, W., Ren, H., Ou, T., Lei, T., Wei, J., Huang, C., Li, T., Strobel, G., Zhou, Z., & Xie, J. (2019). Genomic and functional characterization of the endophytic *Bacillus subtilis* 7PJ-16 strain, a potential biocontrol agent of mulberry fruit sclerotiniase. *Microbial Ecology*, 77(3), 651–663. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1247-4>
55. Yamaji, K., Watanabe, Y., Masuya, H., Shigeto, A., Yui, H., Haruma, T. 2016. Root fungal endophytes enhance heavy-metal stress tolerance of *Clethra barbinervis* growing naturally at mining sites via growth enhancement, promotion of nutrient uptake and decrease of heavy-metal concentration. *PloS One* 11, e0169089.
56. Yu, K., Pieterse, C. M. J., Bakker, P. A. H. M., & Berendsen, R. L. (2019). Beneficial microbes going underground of root immunity. *Plant, Cell & Environment*, 42(10), 2860–2870. <https://doi.org/10.1111/pce.13632>.
57. Zhang, H., Kim, M.-S., Sun, Y., Dowd, S. E., Shi, H., & Paré, P. W. (2008). Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, 21(6), 737–744. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-6-0737>.
58. Zhang, X., Zhou, Y., Li, Y., Fu, X., & Wang, Q. (2017). Screening and characterization of endophytic *Bacillus* for biocontrol of grapevine downy mildew. *Crop Protection*, 96, 173–179. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.02.018>.
59. Zhou, W. N., White, J. F., Soares, M. A., Torres, M. S., Zhou, Z. P., & Li, H.-Y. (2015). Diversity of fungi associated with plants growing in geothermal ecosystems and evaluation of their capacities to enhance thermotolerance of host plants. *Journal of Plant Interactions*, 10(1), 305–314. <https://doi.org/10.1080/17429145.2015.1101495>



## Тойм өгүүлэл

<https://doi.org/10.5564/pib.v39i1.3145>

PROCEEDINGS OF  
**PIB**  
THE INSTITUTE OF BIOLOGY

# Ургамал эндофит бичил биетэнтэй хамгаалсан үзүүлэх нь түүний уур амьсгалын өөрчлөлтөд дасан зохицох болон стресс тэсвэрлэх чадварт нөлөөлөх нь

Төрбат Адъяадолгор<sup>1,2\*</sup> , Тую Хоунг<sup>3,4</sup> , Ариуна Вигнэшвэри , Бямбасүрэн Бумцэнд<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Монгол Улс, Улаанбаатар, Шинжлэх ухааны академи, Биологийн хүрээлэн

<sup>2</sup>Монгол Улс, Улаанбаатар, Шинжлэх ухааны академи, Биологийн хүрээлэн, Микробиологийн лаборатори

<sup>3</sup>Вьетнам Улс, Хо Ши Мин хот, Хо Ши Мин Технологийн их сургууль, Биотехнологийн тэнхим, Химийн Инженерийн факультет

<sup>4</sup>Вьетнам Улс, Хо Ши Мин хот, Вьетнамын их сургууль

\*Холбоо барих зохиогч: [adiyadolgort@mas.ac.mn](mailto:adiyadolgort@mas.ac.mn), <https://orcid.org/0000-0003-1086-397X>

**Хураангуй.** Эндофит бичил биетнүүд нь өвчин үүсгэгчдээс болон хүрээлэн буй орчны абиотик, биотик стрессээс ургамлыг хамгаалдаг чухал ач холбогдолтой организмууд юм. Эдгээр бичил биетнүүд нь шавж, бактери болон вирусүүдийн эсрэг хамгаалах фитогормонууд, төмөр, фосфат болон биологийн идэвхт олон төрлийн бодисуудыг нийлэгжүүлдэг. Уур амьсгалын өөрчлөлт нь ургамлын бүлгэмдэлд томоохон аюулыг учруулж байгаа бөгөөд ургамалд үзүүлэх нөлөөллийг судалсан олон судалгаа байгаа хэдий ч ургамлын орчны өөрчлөлтөд дасан зохицоход ургамал доторх бичил биетний гүйцэтгэх үүргийн талаар харьцангуй бага судалгаа хийгдсэн байна. Уур амьсгалын өөрчлөлтөөс үүдэлтэй ган гачгийн нөхцөл байдал улам хүндэрч, дэлхийн хөдөө аж ахуй салбарууд томоохон сорилтуудтай нүүр тулгарах тул энэ нь их чухал асуудал болж байгаа юм. Гэсэн хэдий ч судлаачид ургамал дахь бичил биетнүүд ялангуяа эндофит мөөгөнцүүд нь үр тарианд гангийн стрессийг даван туулахад тусалдаг болохыг олж мэдсэн. Тиймээс эдгээр эндофит мөөгөнцүүдийн үүрэг, олон янз байдлыг ойлгож уур амьсгалын өөрчлөлтөд бэлэн байх нь нэн чухал юм.

**Түлхүүр үгс:** Стресс тэсвэрлэх, уур амьсгалын өөрчлөлт, эндофит мөөгөнцөр, ургамал хамгаалах, ган гачиг

Хүлээн авсан 2023.10.20; хянан тохиолдуулсан 2023.10.22; зөвшөөрсөн 2023.10.24

© 2023 Зохиогчид. [CC BY-NC 4.0 license](#). Бүх зохиогч тэнцүү эрхтэй.

## Оршил

Эндофит бичил биетэн нь эзэн ургамалдаа ямар нэгэн сөрөг нөлөө үзүүлдэггүй, ашигт шинж чанартай микроорганизмууд байдаг. Тухайлбал эндофит бичил биетнүүд нь эзэн ургамалтайгаа адилхан болон төстэй биологийн идэвхт хоёрдогч метаболитуудыг нийлэгжүүлэх төдийгүй, эзэн ургамлынхаа өсөлт хөгжилд тодорхой хэмжээгээр оролцооос гадна ургамлыг гадны нөлөөлөл, биотик болон абиотик стрессээс хамгаалдаг байна. Мөн эндофит бичил биетнүүд болон тэдгээрийн олон янз байдал, тархалт, ургамалтай хэрхэн симбиоз

хамгаалаа үүсгэдэг болон уур амьсгалын өөрчлөлт дахь тэдгээрийн үүргийг зайлшгүй олж мэдэх шаардлагатай байгаа. Уур амьсгалын өөрчлөлтөд дасан зохицох ургамалд тусалдаг бичил биетнүүдийн үүргийн талаар бага судалгаа хийгдсэн бөгөөд ихэнх судалгаа уур амьсгалын өөрчлөлт ургамалд үзүүлэх нөлөө тэдгээрийн стресс тэсвэрлэх механизмын талаар хийгдсэн. Энэхүү тойм өгүүллээр эндофит бичил биетэн ургамлыг хэрхэн яаж, ямар механизмаар стрессээс хамгаалдаг болон ургамлыг уур амьсгалын өөрчлөлтөд дасан зохицоход хэрхэн нөлөөлдөг талаар тоймлон хүргэхийг зорилоо.

## Биотик стрессийг тэсвэрлэх эндофит бичил биетний болзоо

Шавж, нематод, бактери, мөөгөнцөр, вирус болон бусад биотик стресс нь экосистем болон хөдөө аж ахуйн үйлдвэрлэлд сөрөг нөлөө үзүүлдэг. Эдгээр хүчин зүйлсээс шалтгаалан дэлхий даяар ургац алдагдал 10-40% хүрч хүнсний аюулгүй байдалд аюул учруулж байна [11], [15], [45]. Эмгэг төрүүлэгч нь реактив хүчилтөрөгчийн төрөл (ROS), гидроксипролиноор баялаг гликопротеин (HPRGs), плазмын мембранны H<sup>+</sup>-ATPases, эсийн ханыг задалдаг фермент (CWDE)-ийг зохицуулж ургамлыг гэмтээдэг [35]. Эндофитууд нь хортон шавж, фитопатогенийг дарангуйлах, эмгэг төрүүлэгчийн халдлагаас урьдчилан сэргийлэх, биотик стрессээс үүсэх хор хөнөөлийг бууруулахад чухал үүрэг гүйцэтгэдэг гэж үздэг [10], [24], [43]. Биоконтрол нь фитогормоны синтез, төмрийн ион зөөвөрлөлт, биологийн идэвхт бодисууд, ферментүүд, шавж бактери вирусийн эсрэг дэгдэмхий метаболитууд зэрээр тодорхойлогддог [10], [23], [35], [43]. SAR сигнал молекул нэмэгдсэнээр ургамлын тодорхой хэсгийн эдэд халдвартасан үхжил үүсгэгч эмгэг төрүүлэгчийн эсрэг эсэргүүцэл нэмэгддэг бол ISR нь ургамлын олон төрлийн эмгэг төрүүлэгчдийн эсрэг эсэргүүцлийг нэмэгдүүлдэг [24]. Биоконтрол болгон ашиглагддаг эндофитүүд нь CWDEs болон пептайболуудыг нийлэгжүүлэн эмгэг төрүүлэгчдэд нөлөөлдөг. Мөн MTI, ETI нь ацил-гомосерин лактон (AHL), AHL-ацилаза, AHL лактоназа, полигидрокси антракинон нийлэгжилд шууд оролцдог бөгөөд эмгэг төрүүлэгчийн кворум мэдрэгч дохионд саад учруулдаг байна [35]. PR ургуудыг хуримтлуулах, гормоны нийлэгжлийн замуудыг идэвхжүүлэх антиоксидант механизмыг өдөөх зэрэг эмгэг төрүүлэгчдийг дарангуйлах үйл ажиллагаанд оролцдог [33].

### Эндофит бичил биетний антагонист механизмууд

Эзэн-эмгэг төрүүлэгч-эндофитуудын харилцан үйлчлэл нь генетик, протеомик болон бодисын солилцооны үйл ажиллагаа зэрэгт тохиолддог нарийн механизм юм [45]. Ургамал нь фосфотрансферазын систем эсвэл периплазмын холбох ураг ашиглан кумарин, тритерпен, камалексин, флавоноид, стриголактонуудыг ялгаруулах замаар эндофит бактериудыг өөртөө татдаг [35]. Харин эндофит бактериуд нь полисахарид, уураг, CWDE, (MAMP) ашиглан ургамалтай холбогддог [32], [35], [45]. MAMPs болон MTI нь бактерийн дохио хүлээн авагчид юм. T3SS ялгаруулдаггүй бактериуд нь эмгэг төрүүлэгчид бөгөөд JA-ET бодисын солилцооны зам болон салицилийн хүчлийн (SA) синергант харилцан

үйлчлэлийг ашиглан SAR идэвхэждэг. Салицилийн хүчил (SA) ба JA-ET замуудын синергетик харилцан үйлчлэл T3SS байхгүй бактерийн эсрэг SAR-ийг идэвхжүүлдэг. T3SS уургийг агуулсан бактери нь JA-ET гормоны тусламжтай ISR, MTI болон симбиотик харилцааг давж чаддаг [27]. Үүнээс гадна элиситор уургууд T3SS болон SAR идэвхжэсэнээр эмгэг төрүүлэгчдээс урьдчилан сэргийлдэг [35]. Эндофит мөөгөнцөр нь эзэн ургамал дотор ургах үесээхэлэн CWDEs ферментийг болон хитин, липохитоолигосахарид (LCOs), элицитин, глюкан, цереброзид, эргостерол, MAMP зэрэг метаболитуудыг нийлэгжүүлдэг [35], [45]. MAMP дохионы молекулууд болон элиситорууд нь эмгэг төрүүлэгчдийн эсрэг ургамлын дархлааны системийг идэвхжүүлдэг [32], [56]. Дохионы молекулуудын хариуд(MAPK)фермент нь MTI болон ETI системийг идэвхжүүлж NPR1, ISR-ийг өдөөж өгдөг [32], [36], [45]. Түүнчлэн, фитогормонууд нь биоконтролын үйл ажиллагааг өдөөхөд ашигладаг: JA ба ET үхжил үүсгэгч эмгэг төрүүлэгчдийг зохицуулдаг бол SA нь биотрофик ба гемибиотроф эмгэг төрүүлэгчдийг зохицуулдаг [45]. Энэхүү судалгаа нь стрессийт нөхцөлд дасан зохицох, химиин пестицидийг бууруулах, фитопатогенийг хянахын тулд антагонист эндофитуудийг био контрол болгон ашиглах зэрэг олон давуу талуудыг харуулж байна [11], [35], [43]. Тиймээс эндофит бичил биетнүүд нь химиин хортой бодисуудыг орлож хортон шавж устгах, тогтвортой хөдөө аж ахуйн болон байгальд ээлтэй шийдэл гэж тооцогддог юм.

### Ургамал эндофитийн харилцан үйлчлэл нь биоконтролын төлоолол

Биоконтрол болгон ашигладаг эндофитуудыг хүснэгт 1-д үзүүлэв. Эндофит бактериуд нь нэг наст ургамал болон олон наст ургамлыг гэмтээдэг өвчнийг дарангуйлах идэвхтэй биоконтролд тооцогддог [14]. Мөн улаан буудайн үрээс ялгаж авсан эндофит бактери *Paenibacillus* нь улаан буудайн түрүүн өвчний үүсгэгч *Fusarium graminearum* ний эсрэг өндөр антагонист идэвхийг үзүүлж байсан [12]. *Hvea brasiliensis*-тэй төстэй EIL-2-ийн *Alcaligenes* омог нь *H. brasiliensis* модны навчны 62.5%-д *Phytophthora meadii*-ийг дарангуйлж, гэмтлийн хэмжээг 43%-иар бууруулдаг нь тогтоогдсон [1]. Нэмж дурдахад эндофит *Bacillus* төрлийн бактериуд нь төрөл бүрийн эмгэг төрүүлэгчдийн эсрэг биоконтрол агент гэж тооцогддог бөгөөд хөдөө аж ахуйн биотехнологид өргөн хэрэглэгддэг биоинокулянт юм [15]. *B. subtilis* ийн SCB-1 омог нь *Saccharicola*, *Cochliobolus*, *Alternaria*, болон *Fusarium* гэх мэт мөөгөнцүүдийн өсөлтийг дарангуйлах дэгдэмхий бодисууд болон

сурфактинийг өөрөөсөө ялгаруулдаг [19]. Мөн хүлэмжид хийсэн туршилтаар тэдгээрийн эсийн суспенз ба супернатант нь яlam жимсний үрийн соёололтыг идэвхжүүлэх болон өсөлт хөгжлийг нэмэгдүүлж байсан [54]. Усан үзмийн үйлдвэрлэлийн явцад *Plasmopara viticola* үүсгэгдэг мөөгөнцрийн өвчлөлд их өртдөг хэдий ч *B. subtilis* GLB191 болон *B. pumilus* GLB197 нь энэ өвчний хянах хамгийн үр дүнтэй биоконтрол омгууд юм [58]. Өөр нэг судалгаагаар эрдэнэ шишээс ялгаж авсан *B. velezensis* MZ-4, YN-23, болон F14 омгууд нь эрдэнэ шишийн оройн хэсгийг ялзруулдаг эмгэг төрүүлэгч *Klebsiella pneumoniae* дарангуйлдаг байв. Түүнчлэн *Pinus sylvestris*-аас ялгасан *B. velezensis* YW17 омог нь *Panax* хүн орхоодойн *Fusarium oxysporum* үүдэлтэй үндэс ялзрах өвчний дарангуйлдаг. Уг омогт IAA фитогормоны нийлэгжилтэд оролцдог 2 ген (*trpA-C* ба *gatA*), үндэс колоничлох болон биофилм үүсгэх 10 ген, (*efp*, *hfq*, *epsA-O*, *spo0A*, *sinI/sinR*, *lysC*, *yjbB*, *flgK*,

*fliD*, *srfABC*) ацетон биосинтезийн замд оролцдог 2 ген (*ilvB* ба *alsD*), болон мөөгөнцрийн эсрэг идэвхтэй хоёрдогч метаболитуудын нийлэгжилд оролцдог 18 гений кластерыг илрүүлсэн [53]. 1 жилийн настай *Vitis vinifera* усан үзмийн үндэсний системээс 58 эндофит ялгасан ба эдгээр эндофитуудын 15,5% *Diplodia seriata*-ийн эсрэг, 13.8% *Dactylonectria macrodidyma*-ийн эсрэг идэвхийг үзүүлсэн. Үнээс үзэхэд антагонист идэвх өндөр *Streptomyces* sp. VV/E1 омог нь усан үзмийн талбай болон үргүүлгийн газруудад залуу усан үзмийн мод өвчлөхөөс сэргийлж *Dactylonectria* sp., *Ilyonectria* sp., *Phaeomoniella chlamydospora*, болон *Phaeoacremonium minimum* зэрэг эмгэг төрүүлэгчдийн халдвартын түвшинг бууруулах боломжтой [5]. Усан үзмийн модонд халдвартладаг голлох өвчинүүдийн улмаас усан үзмийн ургац, чанар мэдэгдэхүйц буурч, тэр ч байтугай ургамлыг үхэлд хүргэж байгаа нь дарс

усан үзмийн үйлдвэрлэлд ноцтой аюул

## Хүснэгт 1. Эндофит биоконтрол агентууд

Эмгэг төрүүлэгч	Эндофит	Биоконтролын нөлөө	Ном зүй
<i>C. gloeosporioides</i>	<i>Aspergillus terreus</i>	Цагаан гааны навчны толбыг дарангуйлна.	[18]
<i>C. gloeosporioides</i>	<i>Epicoccum dendrobii</i>	Антрацинозын эмгэг төрүүлэгч <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> -ийн өсөлтийг 50% дарангуйлна.	[8]
<i>Dactylonectria macrodidyma</i>	<i>Streptomyces</i> sp. VV/E1	<i>Dactylonectria macrodidyma</i> -ийн өсөлтийг 33.91% дарангуйлдаг	[5]
<i>Diplodia seriata</i>	<i>Streptomyces</i> sp. VV/E1	<i>Diplodia seriata</i> -ийн өсөлтийн 53.47% дарангуйлдаг	[5]
<i>Exserohilum turcicum</i>	<i>T. harzianum</i> KUFA0710	Эрдэнэ шишийн навчны өвчнийг 55,70% дарангуйлдаг	[30]
<i>Exserohilum turcicum</i>	<i>T. harzianum</i> KUFA0713	Эрдэнэ шишийн навчны өвчнийг 49,92% дарангуйлдаг	[30]
<i>F. graminearum</i>	<i>Paenibacillus</i> sp.	Улаан буудай болон буудайн үрийн <i>F. graminearum</i> -ийн өсөлтийг саатуулна	[12]
<i>F. oxysporum</i>	<i>B. velezensis</i>	Panax хүн орхоодой дахь <i>F. oxysporum</i> -ийн мөөгөнцрийн эсрэг липопептид, уураг, дэгдэмхий бодис ялгаруулж дарангуйлна.	[53]
<i>Klebsiella pneumoniae</i>	<i>B. velezensis</i>	Эрдэнэ шишийн оройг ялзруулдаг эмгэг төрүүлэгчийг 81.2% хүртэл дарангуйлдаг.	[29]
<i>Phaeoacremonium minimum</i>	<i>Trichoderma</i> sp. strain T154	Усан үзмийн модны өвчлөлийн үед эскатай холбоотой эмгэг төрүүлэгчийг багасгах	[9]
<i>Phytophthora meadii</i>	<i>Alcaligenes</i> strain EIL-2	<i>H. brasiliensis</i> навчны <i>Phytophthora meadii</i> -г 62.5%-иар дарангуйлж, гэмтлийн хэмжээ 43%-иар буурдаг.	[1]
<i>Plasmopara viticola</i>	<i>B. subtilis</i> GLB191	Усан үзмийн модны мөөгөнцрийн өвчнийг 69.0%-иар бууруулна	[58]
<i>Plasmopara viticola</i>	<i>B. pumilus</i> GLB197	Усан үзмийн модны мөөгөнцрийн өвчнийг 57,5%-иар бууруулна	[58]
<i>Pythium myriotylum</i>	<i>Rhizopus</i> vagum	Цагаан гаа ялзруулдаг эмгэг төрүүлэгчийг дарангуйлдаг	[6]
<i>Saccharicola</i> <i>Cochliobolus</i> <i>Alternaria</i> <i>Fusarium</i>	<i>B. subtilis</i> SCB-1	<i>Saccharicola</i> , <i>Cochliobolus</i> , <i>Alternaria</i> , болон <i>Fusarium</i> зэрэг чихрийн нишингийн эмгэг төрүүлэгчдийн эсрэг	[19]
<i>Sclerotinia shiraiiana</i>	<i>B. subtilis</i> 7PJ-16	Яlam жимсний склеротиниозын $90.84 \pm 1.41\%$ хүртэл хянаж барина.	[54]

занал учруулж байна. Үүнтэй тэмцэхийн тулд эндофит мөөгөнцийн *Trichoderma sp.st* T154 омгийг усан үзмийн модонд өвчин үүсгэгч мөөгөнцөр *Phaeoacremonium minutum* ийг дарангуйлахад ашигладаг [9]. Улаан буудайн эндофит мөөгөнцүүд нь зэв өвчний үүсгэгч *Russinia triticina* тархалт нягтишилыг хэмжээг бууруулдаг [13]. *Trichoderma asperellum* KUFA0702, KUFA0703, *T. hamatum* KUFA0706, *T. harzianum* KUFA0710, болон *T. harzianum* KUFA0713 зэрэг эрдэнэ шишийн навчнаас ялгаж авсан эндофитүүд нь *Exserohilum turcicum*-ээс үүдэлтэй ургамлын өвчний дарангуйлж чаддаг. Үүний дагуу *T. harzianum* KUFA0710 цэвэр өсгөвөр нь ургамлын өвчлөлийг 55.70% -аас 47.46% хүртэл, *T. harzianum* KUFA0713 омог 49.92% -оос 43.84% хүртэл тус тус бууруулж байсан. *Zingiber officinale* Rosc-аас ялгасан *Rhizopucnis vagum* нь эмгэг үүсгэгч *Pythium myriotylum*-ийн эсрэг антагонист идэвхтэй байсан талаар Аниша өгүүлэлдээ бичсэн байв [6]. *Epicoccum dendrobii* SMEL1 омгийг (*Cunninghamia lanceolata*) гацуур модноос ялгаж авсан ба антрацноз эмгэг төрүүлэгч *Colletotrichum gloeosporioides*-ийн өсөлтийг 50% дарангуйлж байгааг олж тогтоов [8].

### Ургамал эндофитийн харилцан үйлчлэл ба абиотик стресс

Шим тэжээлийн дутагдал, ган гачиг, халуун, хүйтэн, хүнд металл, давсжилт, хөрсний pH зэрэг абиотик стрессүүд нь уур амьсгалын өөрчлөлттэй зэрэгцэн газар тариаланд ихээхэн аюул занал учруулж байна [22], [45]. Хүрээлэн буй орчны өөрчлөлт нь стресс бий болгож ургамлын метаболомик болон транскриптомийн үйл ажиллагаанд өөрчлөлт ордог. Ургамал нь цаг агаар, хүрээлэн буй орчны эрс тэс нөхцөлд илүү өртөж, ургац алдагдал болон чанар буурж байгаа нь сүүлийн арваад жилд уур амьсгалын өөрчлөлт хурдацтай өөрчлөгдсөнтэй холбоотой юм [45].

### Гангийн стресс

Гангийн стресс эхлэх болон үргэлжлэх хугацаанаас хамаарч ургамлын өсөлт хөгжилд ихээхэн нөлөөлдөг [45]. Гангийн үед ургамлын физиологи, биохими болон гений экспресц ихээхэн өөрчлөлт ордог. Эдгээр өөрчлөлтийн улмаас ургамал нь илүү их АВА нийлэгжүүлж навчны амсраа хааж амьсгалалтаа нэмэгдүүлснээр эсийн хэмжээ жижгэрч, мемброн бүрэн бүтэн байдлаа алдаж, навчны хөгшрөлт явагдаж ургалт болон фотосинтезийн процесс удаширдаг [45], [52]. Эндофит нь гангийн стресс тэсвэрлэх механизмыг шууд болон шууд бус гэж 2 ангилдаг. Үг механизм нь эд, эсэд органик бодисуудыг хуримтлуулах, осмосыг нэмэгдүүлэх,

илүү зузаан кутикулын давхарга бий болгох, транспирацийг удашруулснаар бий болгодог [40], [52]. Түүнчлэн эндофитууд нь ган гачгаас үүдэлтэй стрессийг багасгахын тулд осмосыг тэнцвэржүүлж, антиоксидант хамгаалалтын системийг өдөөж өгдөг [52]. АВА, ИАА, этилен, гиббереллин, стриголактон зэрэг фитогормонуудын нийлэгжлүүд нь ургамал эндофитийн симбиоз харилцааг сайжруулдаг. Тэд мөн полисахарид, глицин бетаин, органик нэгдлүүд болон амин хүчил зэрэг бодисуудыг хуримтлуулдаг. Түүнчлэн эдгээр ургамлууд нь гидроксил радикал, устөрөгчийн хэт исэл, супероксидын анионы радикал, супероксид дисмутаза, пероксидаза, каталаза зэрэг исэлдэлтийн ферментийг агуулснаар ROS-ийн хэмжээ нэмэгддэг [40]. Үүнээс гадна АСС деаминаза нийлэгжүүлж, митоген протенкиназаг идэвхжүүлснээр ган гачигт тэсвэртэй байдлыг нэмэгдүүлж усыг бага хэргэлдэг байна [40], [52].

### Ондөр температурын стресс

Уур амьсгалын өөрчлөлттэй холбоотойгоор 2100 он гэхэд дундаж температур 1.1-5.4 °C-аар нэмэгдэх төлөвтэй байна [45]. Ургамалд дулааны стрессийн нөлөөлөл нь фотосинтез буурах, плазмын мембранны идэвх өөрчлөгдөх, транспираци, ферментийн үйл ажиллагааны алдагдал, ургамлын өсөлт хөгжилт буурах зэрэг олон шинж тэмдгээр ажиглагдаж болно. [44], [50]. Дулааны стрессийн үед ургамал болон тэдгээрийн эндофитуудийн харилцаа хамаарлын дунд эндофитууд нь фитогормонуудыг ихээр хуримтлуулж эхэлдэг. Үүнд гиббереллин, цитокинин, SA, ИАА, АВА зэрэг эндоген өсөлт зохицуулагч гормонууд багтдаг. Ауксин гормон нь ургамлын антиоксидант чанарыг нэмэгдүүлдэг бол гиббереллин нь ургамлын хөгжлийн бүхий л үйл явцад тусалдаг [4], [44]. Мөн эндофитоор өдөөгдсөн термотолерант нь дулааны цочролын транскрипцийн фактор, HSP уураг, АСС-деаминазын нийлэгжүүлснээр идэвхэждэг [44], [46]. Органик осмолит молекуулуд нь ургамлын хамгаалалтын механизмыг идэвхжүүлж, шим тэжээлийн бодисыг уусгаж, дулааны стрессийг хөнгөвчлөх замаар халуунд тэсвэртэй байдлыг үүсгэдэг [44]. Төмрийн ион зөөвөрлөх нь төмрийг эсийн мемброн дундуур зөөвөрлөж мембранны рецепторт дамжуулдаг өндөр мэдрэмтгий төмрийн хелатор нэгдэл юм [44]. Өсөлтийг өдөөдөг дэгдэмхий нэгдлүүд нь дулааны стрессийн эсрэг исэлдэлтийг бууруулж ургамлын өөрийгөө хамгаалах системд нөлөөлдөг [44].

### Давсжилтын стресс

Хур тунадас хангалтгүй, усалгаа муу байх, хөрсний бохирдол, давсны хуримтлал нь ионы болон

осмосын стресс үүсгэж, давсжилт, давсжилтын стресс нь ургамалд сөргөөр нөлөөлөх шалтгаан болдог. [22], [52]. Давсны стрессийн үед ургамлын ургалт удааширч, навчны амсраа хааж, исэлдэлтийн стресс нэмэгдэж, фотосинтезийн системийг гэмтээж, хортой нэгдлүүдийг нийлэгжүүлдэг [22]. Ургамал болон эндофитуудийн харилцан үйлчлэлийн дунд эксополисахарид, трегалоз, пролин, глицин, бетаин гэх мэт янз бүрийн органик осмолитуудыг нийлэгжүүлж давсны стрессийн серөг нөлөөг бууруулахад тусалдаг. Мөн дасан зохицохын тулд IAA, ABA, гибберелин гэх мэт фитогормонуудыг нийлэгжүүлдэг ба антиоксидант хамгаалаах системийг зохицуулдаг [22], [31], [38]. Антиоксидант хамгаалаах систем нь антиоксидант метаболитууд болох глутатион, аскорбат, токоферол болон антиоксидант фермент супероксид дисмутаз (SOD), каталаз (CAT), аскорбат эсвэл тиолоос хамааралтай пероксидаз (APX), глутатион редуктаза (GR), дегидроаскорбат редуктаза (DHAR), моно-дегидроаскорбат редуктаза (MDHAR) ашиглан ROS-ийг цвэрлэхэд чухал үүрэг гүйцэтгэг [52]. Давсны стресс нь натрийн ионуудын хуримтлуулсаар бий болдог ба ургамлын өсөлт хөгжилд нөлөөлдөг. Гэсэн хэдий ч өндөр мэдрэмтгий K<sup>+</sup> зөөвөрлөгч (HKT1) нь Na<sup>+</sup> гомеостазыг зохицуулахад чухал үүрэг гүйцэтгэг ба ургамалд хуримтлагдсан Na<sup>+</sup>-ийг бууруулахад тусалдаг. Ургамал стресст орсон үед ургамал болон эндофитуудын харилцан үйлчлэлийн дунд үндсэн дахь HKT1 экспрессийг бууруулж найлзууруудын экспрессийг нэмэгдүүлсэнээр Na<sup>+</sup> гомеостазыг зохицуулдаг [22], [58].

### Абиотик стрессийг багасгах, эндофитуудын хэрэглээ

Цагаан будаа нь дэлхий даяар тархсан чухал хүнсний бүтээгдэхүүн юм. *P. pseudoalcaligenes* болон *B. pumilus* хамтын ажиллагааны дунд глицин бетаинтай төстэй нэгдлүүдийн өндөр концентратгаар хуримтлуулах замаар нутгийн цагаан будаа (*Oryza sativa L.*) GJ-17 сортын давс тэсвэрлэх чадварыг нэмэгдүүлдэг [21]. 2.5%-ийн давсны агууламжтай нөхцөлд будаа нь хуурай биомассын 55% алдсан бол өндөр нь 65% хүртэл буурсан. Харьцуулсан судалгааны үр дунд *P. pseudoalcaligenes* болон *B. pumilus* үйлчилсэн үед будаа нь хуурай био массын ердөө 33% ийг алдсан бол өндөр 44% хүртэл буурсан байна [21]. Ганд тэсвэртэй цагаан будаанаас ялгасан *Nigrospora oryzae* #2OSTUR9a мөөгөнцирийн омог нь ACC деаминаза ( $305.36 \pm 0.80$  нмоль α-кетобутират / мг / цаг), фосфатын уусгах (PI  $1.115 \pm 0.02$ ), төмөр ( $72.57 \pm 0.19\%$ ), ИЦХ ( $351.01 \pm 7.11$  мкг/мл) хэмжээтэй нийлэгжүүлдэг. Уг омог нь ган болон давсжилтын стрессийн үед цагаан будааны ургалтыг

нэмэгдүүлдэг болох нь тогтоогдсон. Тодруулбал эдгээр омог нь давс болон гангын стрессийн үед усны агууламжийг 48.39% -өөс 50.31% хүртэл, хлорофиллын агууламжийг 30.94% -өөс 39.47% хүртэл, фенолын агууламжийг 25.32% -оос 32.95% хүртэл осмолитын агууламжийг 43.67%-оос 50.42% хүртэл тус тус нэмэгдүүлж байсан [48]. Хамгийн багадаа 14 гений экспресс дунд *B. amylolyticus faciens* NBRISN13 омог нь 200 mM NaCl хүртэл давсжилтыг тэсвэрлэж цагаан будаан ургалтыг нэмэгдүүлж байв. Стрессийн үед NADP-Me2, EREBP, SOSI, BADH, SERK1 генүүд нэмэгдэж байсан бол GIG болон SAPK4 буурж байв [31]. *Aspergillus flavus* ACJ-2 болон ACJ-5 омгууд, *Aspergillus* sp. SAP-3, SAP-6, болон LAS-4, *Chaetomium* sp. LAS-6 омгуудыг Энэтхэгийн Ражастан мужийн Тар цөл дэх ургамлаас ялгаж авсан бөгөөд эдгээр өсгөврүүд нь 45°C-ийн хэмд ургах чадвартай байсан. *Chaetomium* sp. LAS-6 өсгөвөр нь суулгацын эхэн үед ган болон хэт халуун температурт цагаан будааны IR-64 сортын ургалтыг нэмэгдүүлдэг [41]. Үүнээс гадна олон төрлийн эндофитууд абиотик стрессийн үед ургамлын өсөлтийг дэмжих чадвартай нь ажиглагдсан. Эндофит мөөгөнцир *Serendipita indica* абиотик стрессийн үед метаболитын синтез, антиоксидант механизмын, фитогормоны зохицуулах, шим тэжээлийн шимэгдэлтийг нэмэгдүүлэх, ионы гомеостаз Na<sup>+</sup> болон K<sup>+</sup> нь гений транскрипцийг нэмэгдүүлэх зэргээр ургамлын өсөлтийг дэмждэг. Эндофит *Enterobacter* sp. SA187 омог нь транскрипцийн фактор EIN3 болон HSFA2 дундуур дамжин өнгөрдөг H3K4me3 болон этилен дохио нэмэгдсэнээр улаан буудайн дулааны стрессийг тэсвэрлэх чадвар нэмэгддэг [47]. *Thermotomyces* ийг халуун цөлд дасан зохицсон делиле (*Cullen plicata*)-ийн үндсэнээс ялгаж авсан ба Египетийн зуны улиралд өргөст хэмхийн дулаан тэсвэрлэх чадварыг нэмэгдүүлдэг болох нь тогтоогдсон. *B. subtilis* нь улаан лоолийн ургамлын ган болон давсжилтыг тэсвэрлэх чадварыг сайжруулдаг болохыг судалгаагаар тогтоосон. Стресст өртсөний дараа *B. subtilis* ээр үйлчилсэн ургамлуудын биомасс болон хлорофиллийн агууламж нэмэгдэж байжээ. Түүнчлэн эдгээр ургамлууд K<sup>+</sup>, P<sup>+</sup> ионуудын агууламж өндөр байсан бол Na<sup>+</sup> ионуудын агууламж бага байжээ. Мөн ургамлууд нь полифенол болон каталаза, пероксидаза, полифенол оксидазын идэвх бага байгаа нь исэлдэлтийн стресс бага байгааг харуулж байна. Түүнээс гадна ургамлуудад гиббереллиний болон SA ийн агууламж өндөр байсан [28]. *B. subtilis* GB03 нь үндэс болон найлзуурууд дахь HKT1 ийн экспрессийг нэмэгдүүлж, бууруулах замаар 100 mM NaCl тойт орчинд *Arabidopsis thaliana* ийн өсөлтийг дэмжиж байв [57]. *Paecilomyces formosus* LHL10 нь 38°C ийн температурт өргөст хэмх

## Хүснэгт 2. Ургамлын абиотик стрессийг тэсвэрлэх чадварыг сайжруулдаг эндофитүүд

Стресс	Эндофит	Эзэн ургамал	Тэсвэрлэх чадвар	Ном зүй
Ган	<i>Chaetomium</i> sp. LAS-6	Цагаан будаа	амьд үлдэх хувь, найлзуурууд болон үндэс өсөлтийг дэмжих	[41]
Ган	<i>Nigrospora oryzae</i> strain #2OSTUR9a	Цагаан будаа	ус, хлорофилл, фенол, осмолитын агууламж 50.31%, 39.47%, 32.95%, 50.42% тус тус нэмэгдсэн.	[48]
Ган	<i>Trichoderma hamatum</i> DIS 219b	Какао	үрийн ургалт, үндэсний жин, үндэс усны агууламжийг нэмэгдүүлнэ	[7]
Өндөр температур	<i>Chaetomium</i> sp. LAS-6	Цагаан будаа	амьд үлдэх хувь, найлзуур болон үндэс өсөлтийг дэмжинэ.	[41]
Өндөр температур	<i>Curvularia crepinii</i> G1-29	Цагаан будаа	4 өдрийн турш 50°C хүртэлх температурт индикат будааны хорогдлыг бууруулж, халуунд тэсвэртэй байдлыг дэмжиж байсан.	[59]
Өндөр температур	<i>Enterobacter</i> sp. SA187	Улаан буудай	дулааны стрессийн H3K4me3 генийн локус дээрх байршил нь HSFA2 аас шалтгаалан транскриптомыг дахин програмчлана.	[47]
Өндөр температур	<i>Paecilomyces formosus</i> LHL10	Өргөст хэмх	нийт полифенол, абсцизын хүчил, тосны хүчил (C18:2 ба C18:3), глутатион идэвхийг бууруулсан.	[25]
Өндөр температур	<i>Pseudomonas putida</i> AKMP7	Улаан буудай	үндэс ба найлзуурыг уртасгах, хуурай биомасс нэмэгдүүлэх.	[4]
Өндөр температур	<i>Thermomyces</i> sp.	Өргөст хэмх	Египетэд халуун зуны улиралд өргөст хэмхийн ургалтыг нэмэгдүүлсэн.	[3]
Давжилт	<i>B. amyloliquefaciens</i> NBRISN13	Цагаан будаа	цагаан будааны өсөлт болон давжилтыг тэсвэрлэсэн (NaCl 200 mM).	[31]
Давжилт	<i>B. pumilus</i>	Цагаан будаа	2.5% NaCl тай орчинд GJ-17 сортын цагаан будааны давс тэсвэрлэх чадварыг нэмэгдүүлдэг.	[21]
Давжилт	<i>B. subtilis</i> GB03	<i>Arabidopsis thaliana</i>	үндэс болон найлзуур дахь Na <sup>+</sup> ионы хуримтлалыг бууруулж HKT1-ийн экспрессийг багасгах болон нэмэгдүүлэх.	[57]
Давжилт	<i>Nigrospora oryzae</i> #2OS-TUR9a	Цагаан будаа	ус, хлорофилл, фенол, осмолитын агууламж тус тус 48.39%, 30.94%, 25.32%, 43.67% -иар өссөн	[48]
Давжилт	<i>Pseudomonas pseudoalcaligenes</i>	Цагаан будаа	2.5% NaCl-той орчинд GJ-17 сортын цагаан будааны давс тэсвэрлэх чадварыг нэмэгдүүлсэн.	[21]

(*Cucumis sativus*)-ийн дулаан тэсвэрлэх чадварыг сайжруулж байсан. Эндофит болон ургамлын холбоо хамаарал нэмэгдсэнээр нийт полифенол, абсцизын хүчил, тосны хүчил (C18:2 ба C18:3), глутатионы идэвхжил буурсан байна [25]. *T. hamatum* DIS 219b омог нь гангийн үед үрийн ургалт, үндэсний жин, усны агууламжийг нэмэгдүүлсэнээр *Theobroma cacao*-ийн өсөлтийг нэмэгдүүлж байсан [7]. Нэмж дурдахад эндофиттой ургамлууд Ala болон GABA-ийн түвшин нэмэгдэж байсан бол Asp болон Glu-ийн түвшин буурч байв [7]. *Pseudomonas putida* AKMP7 омог нь дулааны стрессийг орчинд улаан буудайн үндэс, найлзуурыг уртасгах, хуурай биомасс болон мэнд үлдэлт болон өсөлтийг нэмэгдүүлж байв. Үүнээс гадна ургамал болон эндофитуудын харилцан үйлчлэлийн дунд хлорофилл, полисахарид, пролин, цардуул, амин хүчил, уураг зэрэг янз бүрийн метаболитуудын биосинтезийт өдөөж бий болгодог бол SOD, APX, CAT зэрэг антиоксидант ферментийн идэвхийг дарангуйлдаг [4]. Баруун өмнөд Хятадын экосистемд дахь газрын гүний дулаан хэсэгт ургадаг

*Hedysotis diffusa* ийн үндэснээс ялгаж авсан *Curvularia crepinii* G1-29 омгийг 4 өдрийн турш 50°C хүртэлх дулаанд индика будаан дээр туршихад, ургамлын өсөлтийг дэмжих, халуунд тэсвэрлэхэд нь эргээр нөлөөлж байсан [59].

### Эндофитууд болон уур амьсгалын өөрчлөлт:

Уур амьсгалын өөрчлөлт нь дэлхийн экосистем, хөдөө аж ахуй болон хүний нийгэмд томоохон сорилт болж байна. Бид температурын өөрчлөлт, хүрээлэн буй орчны доройтол зэрэг урьд өмнө байгаагүй цаг уурын өөрчлөлтүүдтэй тулгарч буй энэ үед түүний нөлөөллийг бууруулах шинэлэг, тогтвортой шийдлүүдийг судлах зайлшгүй шаардлагатай. Уур амьсгалын хурдацтай өөрчлөлт нь ургамлын бүлгэмдэлд аюул заналхийлж учруулж байна. Уур амьсгалын өөрчлөлтөд дасан зохицох ургамалд тусалдаг бичил биетнүүдийн үүргийн талаар бага судалгаа хийгдсэн бөгөөд ихэнх судалгаа уур амьсгалын өөрчлөлт ургамалд үзүүлэх нөлөө тэдгээрийн стресс тэсвэрлэх механизмын

талаар хийгдсэн. Дэлхийн хэмжээнд ган гачгийн хэмжээ улам нэмэгдэх төловтэй байгаа ба хөдөө аж ахуйн салбар нь уур амьсгалын өөрчлөлтийн улмаас томоохон сорилтуудтай нүүр тулгарахаар болоод байна. Ургамлын микробиом нь гангийн стрессийг даван туулахад тариалангийн талбайд ургаж буй ургамлын төрөл зүйлд тусалдаг болох нь батлагдсан [20]. Эндофитууд болон тэдгээрийн олон янз байдал, тархалт, ургамалтай хэрхэн симбиоз харилцаа үүсгэдэг болон уур амьсгалын өөрчлөлт дахь тэдгээрийн үүргийг зайлшгүй олж мэдэх шаардлагатай байгаа [2]. Эрдэмтэд чийглэг болон хуурай газруудын бэлчээрээс симбиоз харилцаатай 20 эндофитыг ялган авч хөрсний чийгшлийг шалгаж үзжээ. Ургамлын шинж чанар, уян хатан байдал, усны нөөц их бага нөхцөлөөс хамаарч мөөгөнцрийн ангилалзүй мэдэгдэхүйц өөрчлөгджэх харилцан адилгүй байсан [17]. Улаан буудайнаас *Curtobacterium flaccifaciens* (Cf D3-25) болон *Arthrobacter sp.* (Ar sp. D4-14) гэсэн хэдэн төрлийн зорилтот таксонуудыг ялгаж авсан ба ган гачгийн үед ургамлын өсөлтийг дэмжих чадвартай болохыг судалгаагаар харуулсан. Энэхүү судалгаагаар өөр өөр генетик мэдээллийг агуулсан улаан буудайн үрийн микробиом дахь ашигтай бактериуд нь стресст хариу үзүүлэх замуудыг нэмэгдүүлж байв. Үүний үр дүнд ургамлын өсөлтийг дэмжих чадвартай болон үр тарианы гарцыг нэмэгдүүлэх ашигтай бичил биетнийг олох эх сурвалж болж байна [20]. Эндофитууд нь уур амьсгалын өөрчлөлтөд ургамлын дасан зохицох хариу үйлдэл үзүүлэх чухал үүрэг гүйцэтгдэг. Эдгээр бичил биетнүүд нь азотыг хурумтлуулах эрдэс бодисыг уусгах, фитогормон нийлэгжүүлэх, шим тэжээлийг нэмэгдүүлэх зэргээр ургамлын өсөлтийг дэмждэг. Эндофитууд нь мөн гидролитик фермент болон антагонизаторыг нийлэгжүүлснээр эзэн ургамлын өөрийгөө хамгаалах механизмыг өдөөж өгдөг байна. Ялангуяа эндофит мөөгөнцүүд нь ургамлын уур амьсгалын стресст хурдан дасан зохицоход тусалдаг. Ургамлын микробиом ялангуяа эндофит бичил биетэн нь ургамлыг уур амьсгалын өөрчлөлт болон стресст дасан зохицох чадвартай болгож байгаа нь гол түлхүүр болж болох юм. Цаашилбал, эндофитуудын ургамлын өсөлт, хөгжлийг дэмжих замаар өндөр температур, ган, давсжилт зэрэг абиотик стрессийн нөлөөг бууруулахад тусалдаг. Ерөнхийдөө эндофитуудын чадавхыг ойлгож, ашиглах нь уур амьсгалын өөрчлөлтийн нөхцөлд тогтвортой, үр бүтээлтэй хөдөө аж ахуйд хувь нэмэр оруулах боломжтой. Эндофитуудын нийлэгжүүлсэн хоёрдогч метаболитууд нь уур амьсгалын өөрчлөлтөд дасан зохицох хамгийн сайн арга болж чадна. Эдгээр метаболитууд нь хүрээлэн буй орчны өөрчлөлтийн сөрөг нөлөөллийг илүү сайн

тэсвэрлэх боломжийг олгож эзэн ургамлын стресс тэсвэрлэх чадварыг нэмэгдүүлдэг. Эндофитуудын нийлэгжүүлсэн метаболитуудыг тусlamжтай ургамал нь хүнд хэцүү нөхцөлд ч гэсэн өсөлт хөгжил нь явагдаж уур амьсгалын өөрчлөлтийн үр дагаврыг бууруулах боломжтой [16]. Нэмж дурдахад эндофитууд хоёрдогч метаболитын бүтэц найрлагыг өөрчилснөөр ургамлыг өвчин үүсгэгчдээс болон шавжийн халдлагаас өөрийгөө хамгаалах механизмыг сайжруулдаг. Энэ нь эндофит бичил биетний агуулж буй ургамал нь өвчин эмгэг, хортон шавжид бага өртөж уур амьсгалын өөрчлөлтөд тэсвэрлэхэд нь нэмэр болдог [34]. Цаашилбал, эндофитууд болон тэдгээрийн метаболитыг хөдөө аж ахуйд ашиглах нь химийн бордооны хэрэглээг бууруулж болох юм. [16]. Эдгээр эндофитуулын метаболитыг хөдөө аж ахуйн практикт нэвтрүүлснээр бид илүү тогтвортой, байгаль орчинд ээлтэй хөдөө аж ахуйн тогтолцоо руу шилжих боломжтой. Эндофит мөөгөнцөр ялангуяа 3-р ангиллын эндофит мөөгөнцөр нь ургамлын уур амьсгалын өөрчлөлтөд дасан зохицоход чухал үүрэг гүйцэтгэдэг [49]. Эндофит мөөгөнцөр нь ургамлын уур амьсгалын өөрчлөлтөд тэсвэрлэх чадварт оруулах хувь нэмрийн талаарх бидний ойлголтыг сайжруулахын тулд нэмэлт судалгаа хийх шаардлагатай байна. Эндофит бичил биетний метаболит нь хэт халуун нөхцөлд шим тэжээлийн хүртээмжийг сайжруулж, биотик ба абиотик стрессээс хамгаалах, эзэн ургамлын хамгаалалтын механизмыг зохицуулах зэрэг чухал үүрэг гүйцэтгэдэг [39]. Эдгээр метаболитууд нь ургамлын дотоод эдэд амьдардаг бичил биетнүүд нийлэгжүүлдэг бөгөөд шим тэжээлийн хүртээмжийг нэмэгдүүлж, шимэгч хорхойноос хамгаалах замаар бичил биетний физик шинж чанарыг сайжруулдаг. Ган гачгийн үед биотик ба абиотик стрессийн нөхцөл байдлаас шалтгаалан эдгээр метаболитуудын үүрэг нэмэгддэг. Нэмж дурдахад ургамлын өсөлтийг дэмжигч эндофит бичил биетнүүдийн нийлэгжүүлсэн биохимийн бүтээгдэхүүнийг үйлдвэрлэлд ашиглах сонирхолтой байна. Хөрс болон ургамлын микробиомууд нь хөрсөн дахь шим тэжээлийн тэнцвэрийг хадгалснаар янз бүрийн стресст тэсвэртэй байдлыг бий болгодог гэсэн олон тооны баримтууд байдаг. Эндофитууд нь ургамал доторх шим тэжээлийн циклд чухал үүрэг гүйцэтгэдэг. Эдгээр бичил биетнүүд шим тэжээлийн бодисын шимэгдэлтийг сайжруулж азот, фосфор, кали, цайр зэрэг чухал элементүүдийг шингээхэд тусалдаг. Ургамалтай симбиоз харилцаа үүсгэсэн эндофитууд нь ургамлын шингээж чадахгүй шим тэжээлийн бодисыг шингээхэд нь тусалдаг. Шим тэжээлийн бодис нэмэгдсэнээр ургамлын өсөлт хөгжлийг дэмждэг байна. Эндофитууд нь фосфат уусгах, индол

цууны хүчил нийлэгжүүлэх зэргээр шим тэжээлийн эргэлтэд өөрийн гэсэн үүргийг гүйцтэгдэг. Эдгээр чадваруудын тусламжтай эндофитууд нь уусдаггүй хэлбэрт буй шим тэжээлийн бодисыг задалж эзэн ургамалдаа хэрэглэхэд илүү хялбар болгож өгдөг. Шим тэжээлийн хүртээмжийг нэмэгдүүлж ургамлын өсөлт хөгжлийг сайжруулснаар ургамлын нөөцийг үр ашигтай ашиглах боломжийг олгодог. Мөн эндофитууд нь ургамлын үлдэгдлийг задалж, шим тэжээлийг хөрсөнд буцааж нийлэгжүүлэх замаар органик бодисын эргэлтэд тус нэмрээ үзүүлдэг. Үүний үр дүнд эндофитууд нь эзэн ургамлынхаа шим тэжээлийн бодисын шимэгдэлтийг сайжруулаад зогсохгүй экосистем дахь шим тэжээлийн эргэлтэд хувь нэмрээ оруулдаг байна. Дүгнэж хэлэхэд эндофитууд нь шим тэжээлийн бодисын шингээлтийг сайжруулж, шимэгдэлтийг нэмэгдүүлж, уусдаггүй бодисудыг уусгаж, экосистем дахь органик бодисыг дахин боловсруулахад туслах зэргээр шим тэжээлийн эргэлтэд чухал үүрэг гүйцтэгдэг.

## Дүгнэлт

Судалгаагаар биотик ба абиотик стресст ургамлын хариу үйлдэл үзүүлэх чадварт эндофит мөөгөнцүүд нь чухал ач холбогдолтойг онцлсон. Эндофитууд нь байгаль орчинд ээлтэй, хоргүй, хэрэглэхэд хялбар, зардал багатай байдаг. Ургамлын өвчний илүү сайн хянахын тулд эндофитуудын метаболитуудыг мультиомикийн түвшинд судлах шаардлагатай байна. Уур амьсгалын өөрчлөлт нь ургамалд аюул учруулж байгаа тул олон судалгаа уур амьсгалын өөрчлөлт ургамалд үзүүлэх нөлөөлөлд эндофит бичил биетний гүйцэтгэх үүрэгт анхаарлаа хандуулсаар байна. Эндофитууд нь ургамлын уур амьсгалын өөрчлөлтөд дасан зохицоход маш чухал нөлөөтэй байдаг. Ялангуяа эндофит мөөгөнцүүд нь гидролизийн фермент болон антагониз агентуудыг нийлэгжүүлснээр эзэн ургамлын хамгаалах системийг нь едөөж өгдөг. Үүний үр дүнд ургамлын микробиом ялангуяа эндофитууд нь уур амьсгалын стресст ургамлын дасан зохицох чадварын үндэс байж болохоор байна. Ерөнхийдөө эндофитуудын чадавхыг ойлгож, ашиглах нь уур амьсгалын өөрчлөлтөд тогтвортой хөдөө аж ахуйд хувь нэмэр оруулах боломжтой юм.

## Ашигласан бүтээл

- Abraham, A., Philip, S., Kuruvilla Jacob, C., & Jayachandran, K. (2013). Novel bacterial endophytes from *Hevea brasiliensis* as biocontrol agent against *Phytophthora* leaf fall disease. *BioControl*, 58(5), 675–684. <https://doi.org/10.1007/s10526-013-9516-0>.
- Ahlawat, Om Parkash, Dhinu Yadav, Prem Lal Kashyap, Anil Khippal, and Gyanendra Singh. 2022. “Wheat Endophytes and Their Potential Role in Managing Abiotic Stress under Changing Climate.” *Journal of Applied Microbiology* 132 (4): 2501–20. <https://doi.org/10.1111/jam.15375>.
- Ali, A. H., Abdelrahman, M., Radwan, U., El-Zayat, S., & El-Sayed, M. A. (2018). Effect of Thermomyces fungal endophyte isolated from extreme hot desert-adapted plant on heat stress tolerance of cucumber. *Applied Soil Ecology*, 124, 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.11.004>.
- Ali, Shaik. Z., Sandhya, V., Grover, M., Linga, V. R., & Bandi, V. (2011). Effect of inoculation with a thermotolerant plant growth promoting *Pseudomonas putida* strain AKMP7 on growth of wheat (*Triticum spp.*) under heat stress. *Journal of Plant Interactions*, 6(4), 239–246. <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.545147>.
- Álvarez-Pérez, J. M., González-García, S., Cobos, R., Olego, M. Á., Ibañez, A., Díez-Galán, A., Garzón-Jimeno, E., & Coque, J. J. R. (2017). Use of endophytic and rhizosphere actinobacteria from grapevine plants to reduce nursery fungal graft infections that lead to young grapevine decline. *Applied and Environmental Microbiology*, 83(24). <https://doi.org/10.1128/AEM.01564-17>.
- Anisha, C., Jishma, P., Bilzamol, V. S., & Radhakrishnan, E. K. (2018). Effect of ginger endophyte *Rhizopycnis vagum* on rhizome bud formation and protection from phytopathogens. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 14, 116–119. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2018.02.015>.
- Bae, H., Sicher, R. C., Kim, M. S., Kim, S.-H., Strem, M. D., Melnick, R. L., & Bailey, B. A. (2009). The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *Journal of Experimental Botany*, 60(11), 3279–3295. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp165>.
- Bian, J. Y., Fang, Y. L., Song, Q., Sun, M. L., Yang, J.-Y., Ju, Y. W., Li, D. W., & Huang, L. (2021). The fungal endophyte *Epicoccum dendrobii* as a potential biocontrol agent against *Colletotrichum gloeosporioides*. *Phytopathology®*, 111(2), 293–303. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-20-0170-R>.
- Carro-Huerga, G., Compart, S., Gorfer, M., Cardoza, R. E., Schmoll, M., Gutiérrez, S., & Casquero, P. A. (2020). Colonization of *Vitis vinifera* L. by the endophyte *Trichoderma* sp. strain T154: Biocontrol activity against *Phaeoacremonium minimum*. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01170>.
- Chaudhary, P., Agri, U., Chaudhary, A., Kumar, A., & Kumar, G. (2022). Endophytes and their potential in biotic stress management and crop

- production. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.933017>.
11. De Silva, N. I., Brooks, S., Lumyong, S., & Hyde, K. D. (2019). Use of endophytes as biocontrol agents. *Fungal Biology Reviews*, 33(2), 133–148. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2018.10.001>.
  12. Díaz Herrera, S., Grossi, C., Zawoznik, M., & Groppa, M. D. (2016). Wheat seeds harbour bacterial endophytes with potential as plant growth promoters and biocontrol agents of *Fusarium graminearum*. *Microbiological Research*, 186–187, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2016.03.002>.
  13. Dingle, J., & Mcgee, P. A. (2003). Some endophytic fungi reduce the density of pustules of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in wheat. *Mycological Research*, 107(3), 310–316. <https://doi.org/10.1017/S0953756203007512>.
  14. Eljounaidi, K., Lee, S. K., & Bae, H. (2016). Bacterial endophytes as potential biocontrol agents of vascular wilt diseases – Review and future prospects. *Biological Control*, 103, 62–68. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.07.013>.
  15. Etesami, H., Jeong, B. R., & Glick, B. R. (2023). Biocontrol of plant diseases by *Bacillus* spp. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 126, 102048. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.102048>.
  16. García-Latorre, Carlos, Sara Rodrigo, and Oscar Santamaria. 2021. “Effect of Fungal Endophytes on Plant Growth and Nutrient Uptake in *Trifolium Subterraneum* and *Poa Pratensis* as Affected by Plant Host Specificity.” *Mycological Progress* 20 (9): 1217–31. <https://doi.org/10.1007/s11557-021-01732-6>.
  17. Giauque, Hannah, and Christine V. Hawkes. 2013. “Climate Affects Symbiotic Fungal Endophyte Diversity and Performance.” *American Journal of Botany* 100 (7): 1435–44.
  18. Gupta, S., Choudhary, M., Singh, B., Singh, R., Dhar, M. K., & Kaul, S. (2022). Diversity and biological activity of fungal endophytes of *Zingiber officinale* Rosc. with emphasis on *Aspergillus terreus* as a biocontrol agent of its leaf spot. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 39, 102234. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102234>.
  19. Hazarika, D. J., Goswami, G., Gautom, T., Parveen, A., Das, P., Barooah, M., & Boro, R. C. (2019). Lipopeptide mediated biocontrol activity of endophytic *Bacillus subtilis* against fungal phytopathogens. *BMC Microbiology*, 19(1), 71. <https://doi.org/10.1186/s12866-019-1440-8>.
  20. Hone, Holly, Ross Mann, Guodong Yang, Jatinder Kaur, Ian Tannenbaum, Tongda Li, German Spangenberg, and Timothy Sawbridge. 2021. “Profiling, Isolation and Characterisation of Beneficial Microbes from the Seed Microbiomes of Drought Tolerant Wheat.” *Scientific Reports* 11 (1): 11916. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91351-8>.
  21. Jha, Y., Subramanian, R. B., & Patel, S. (2011). Combination of endophytic and rhizospheric plant growth promoting rhizobacteria in *Oryza sativa* shows higher accumulation of osmoprotectant against saline stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(3), 797–802. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0604-9>.
  22. Kamran, M., Imran, Q. M., Ahmed, M. B., Falak, N., Khatoon, A., & Yun, B.-W. (2022). Endophyte-mediated stress tolerance in plants: A sustainable strategy to enhance resilience and assist crop improvement. *Cells*, 11(20), 3292. <https://doi.org/10.3390/cells11203292>.
  23. Kandel, S., Joubert, P., & Doty, S. (2017). Bacterial endophyte colonization and distribution within plants. *Microorganisms*, 5(4), 77. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040077>.
  24. Kashyap, N., Singh, S. K., Yadav, N., Singh, V. K., Kumari, M., Kumar, D., Shukla, L., Kaushalendra, Bhardwaj, N., & Kumar, A. (2023). Biocontrol screening of endophytes: applications and limitations. *Plants*, 12(13), 2480. <https://doi.org/10.3390/plants12132480>.
  25. Khan, A. L., Hamayun, M., Radhakrishnan, R., Waqas, M., Kang, S. M., Kim, Y. H., Shin, J. H., Choo, Y. S., Kim, J. G., & Lee, I. J. (2012). Mutualistic association of *Paecilomyces formosus* LHL10 offers thermotolerance to *Cucumis sativus*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 101(2), 267–279. <https://doi.org/10.1007/s10482-011-9630-x>.
  26. Khare, E., Mishra, J., Arora, N.K., 2018. Multifaceted interactions between endophytes and plants development and prospects. *Front. Microbiol.* 9, 2732.
  27. Komal, Rani, Tyagi Mitali, Singh Akanksha, Shanmugam Vairamani, Shanmugam Annaian, Pillai Manoj, and Srinivasan Alagiri. 2019. “Identification of Annotated Metabolites in the Extract of *Centella asiatica*” *Journal of Medicinal Plants Research* 13 (5): 112–28. <https://doi.org/10.5897/JMPR2018.6711>.
  28. Kumar, M., Sharma, S., Gupta, S., & Kumar, V. (2018). Mitigation of abiotic stresses in *Lycopersicon esculentum* by endophytic bacteria. *Environmental Sustainability*, 1(1), 71–80. <https://doi.org/10.1007/s42398-018-0004-4>.
  29. Xiangsong Li Pengfei He, Pengbo He, Yongmei Li, Yixin Wu, Chan Mu, Shahzad Munir, & Yueqiu He. (2023). Native endophytes from maize as potential biocontrol agents against bacterial top rot caused by cross-kingdom pathogen *Klebsiella pneumoniae*. *Biological Control*, 178, 105131. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.105131>
  30. Limdolthamand, S., Songkumarn, P., Suwannarat,

- S., Jantasorn, A., & Dethoup, T. (2023). Biocontrol efficacy of endophytic *Trichoderma* spp. in fresh and dry powder formulations in controlling northern corn leaf blight in sweet corn. *Biological Control*, 181, 105217. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105217>
31. Nautiyal, C. S., Srivastava, S., Chauhan, P. S., Seem, K., Mishra, A., & Sopory, S. K. (2013). Plant growth-promoting bacteria *Bacillus amyloliquefaciens* NBRISN13 modulates gene expression profile of leaf and rhizosphere community in rice during salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 66, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.01.020>
32. Newman, M.-A., Sundelin, T., Nielsen, J. T., & Erbs, G. (2013). MAMP (microbe-associated molecular pattern) triggered immunity in plants. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00139>
33. Ohm RA, Feau N, Henrissat B, Schoch CL, Horwitz BA, et al. (2013) Correction: Diverse Lifestyles and Strategies of Plant Pathogenesis Encoded in the Genomes of Eighteen *Dothideomycetes* Fungi. *PLOS Pathogens* 9(3): 10.1371/annotation/fcca88ac-d684-46e0-a483-62af67e777bd. <https://doi.org/10.1371/annotation/fcca88ac-d684-46e0-a483-62af67e777bd>
34. Omomowo and Babalola. 2019. “Bacterial and Fungal Endophytes: Tiny Giants with Immense Beneficial Potential for Plant Growth and Sustainable Agricultural Productivity.” *Microorganisms* 7 (11): 481. <https://doi.org/10.3390/microorganisms7110481>
35. Pathak, P., Rai, V. K., Can, H., Singh, S. K., Kumar, D., Bhardwaj, N., Roychowdhury, R., de Azevedo, L. C. B., Kaushalendra, Verma, H., & Kumar, A. (2022). Plant-Endophyte Interaction during Biotic Stress Management. *Plants*, 11(17), 2203. <https://doi.org/10.3390/plants11172203>
36. Rodriguez, R. & Duran, P., 2020. Natural holobiome engineering by using native extreme microbiome to counteract the climate change effects. *Front. Bioeng. Biotechnol.* 8. 568. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2020.00568>
37. Rout, Marnie E., and Thomas H. Chrzanowski. 2009. “The Invasive *Sorghum halepense* Harbors Endophytic N<sub>2</sub>-Fixing Bacteria and Alters Soil Biogeochemistry” *Plant and Soil* 315 (1): 163–72. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9740-z>.
38. Rout, Marnie E., Thomas H. Chrzanowski, Tara K. Westlie, Thomas H. DeLuca, Ragan M. Callaway, and William E. Holben. 2013. “Bacterial Endophytes Enhance Competition by Invasive Plants.” *American Journal of Botany* 100 (9): 1726–37. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200577>.
39. Saikkonen, K, J Mikola, and M Helander. 2015. “Endophytic Phyllosphere Fungi and Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems.” *CURRENT SCIENCE* 109 (1).
40. Salvi, P., Mahawar, H., Agarrwal, R., Kajal, Gautam, V., & Deshmukh, R. (2022). Advancement in the molecular perspective of plant-endophytic interaction to mitigate drought stress in plants. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.981355>
41. Sangamesh, M. B., Jambagi, S., Vasanthakumari, M. M., Shetty, N. J., Kolte, H., Ravikanth, G., Nataraja, K. N., & Uma Shaanker, R. (2018). Thermotolerance of fungal endophytes isolated from plants adapted to the Thar Desert, India. *Symbiosis*, 75(2), 135–147. <https://doi.org/10.1007/s13199-017-0527-y>
42. Santiago, I.F., Rosa, C.A., Rosa, L.H., 2017. Endophytic symbiont yeasts associated with the Antarctic angiosperms *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*. *Polar Biol.* 40, 177e183. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1940-z>
43. Segaran, G., & Sathiavelu, M. (2019). Fungal endophytes: A potent biocontrol agent and a bioactive metabolites reservoir. In *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology* (Vol. 21). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.101284>
44. Shaffique, S., Khan, M. A., Wani, S. H., Pande, A., Imran, M., Kang, S. M., Rahim, W., Khan, S. A., Bhatta, D., Kwon, E. H., & Lee, I. J. (2022). A review on the role of endophytes and plant growth promoting rhizobacteria in mitigating heat stress in plants. *Microorganisms*, 10(7), 1286. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10071286>
45. Sharma, I., Raina, A., Choudhary, M., Apra, Kaul, S., & Dhar, M. K. (2023). Fungal endophyte bioinoculants as a green alternative towards sustainable agriculture. *Heliyon*, 9(9), e19487. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e19487>
46. Shekhawat, K., Almeida-Trapp, M., García-Ramírez, G. X., & Hirt, H. (2022). Beat the heat: plant- and microbe-mediated strategies for crop thermotolerance. *Trends in Plant Science*, 27(8), 802–813. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.02.008>
47. Shekhawat, K., Saad, M. M., Sheikh, A., Mariappan, K., Al-Mahmoudi, H., Abdulhakim, F., Eida, A. A., Jalal, R., Masmoudi, K., & Hirt, H. (2021). Root endophyte induced plant thermotolerance by constitutive chromatin modification at heat stress memory gene loci. *EMBO Reports*, 22(3). <https://doi.org/10.15252/embr.202051049>
48. Sodhi, G. K., & Saxena, S. (2023). Plant growth-promoting endophyte *Nigrospora oryzae* mitigates abiotic stress in rice (*Oryza sativa* L.). *FEMS Microbiology Ecology*, 99(9). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiad094>
49. Suryanarayanan, T. S., and R. Uma Shaanker. 2021. “Can Fungal Endophytes Fast-Track Plant Adaptations to Climate Change?” *Fungal Ecology* 50 (April): 101039. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2021.101039>.

50. Tyagi, J., Chaudhary, P., Mishra, A., Khatwani, M., Dey, S., & Varma, A. (2022). Role of endophytes in abiotic stress tolerance: with special emphasis on *Serendipita indica*. *International Journal of Environmental Research*, 16(4), 62. <https://doi.org/10.1007/s41742-022-00439-0>
51. U'Ren, J.M., Lutzoni, F., Miadlikowska, J., Arnold, A.E., 2010. Community analysis reveals close affinities between endophytic and endolichenic fungi in mosses and lichens. *Microb. Ecol.* 60, 340e353.
52. Verma, A., Shameem, N., Jatav, H. S., Sathyanarayana, E., Paray, J. A., Poczai, P., & Sayyed, R. Z. (2022). Fungal endophytes to combat biotic and abiotic stresses for climate-smart and sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.953836>
53. Wei, J., Zhao, J., Suo, M., Wu, H., Zhao, M., & Yang, H. (2023). Biocontrol mechanisms of *Bacillus velezensis* against *Fusarium oxysporum* from *Panax ginseng*. *Biological Control*, 182, 105222. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105222>
54. Xu, W., Ren, H., Ou, T., Lei, T., Wei, J., Huang, C., Li, T., Strobel, G., Zhou, Z., & Xie, J. (2019). Genomic and functional characterization of the endophytic *Bacillus subtilis* 7PJ-16 strain, a potential biocontrol agent of mulberry fruit sclerotiniose. *Microbial Ecology*, 77(3), 651–663. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1247-4>
55. Yamaji, K., Watanabe, Y., Masuya, H., Shigeto, A., Yui, H., Haruma, T. 2016. Root fungal endophytes enhance heavy-metal stress tolerance of *Clethra barbinervis* growing naturally at mining sites via growth enhancement, promotion of nutrient uptake and decrease of heavy-metal concentration. *PloS One* 11, e0169089.
56. Yu, K., Pieterse, C. M. J., Bakker, P. A. H. M., & Berendsen, R. L. (2019). Beneficial microbes going underground of root immunity. *Plant, Cell & Environment*, 42(10), 2860–2870. <https://doi.org/10.1111/pce.13632>.
57. Zhang, H., Kim, M.-S., Sun, Y., Dowd, S. E., Shi, H., & Paré, P. W. (2008). Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, 21(6), 737–744. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-6-0737>.
58. Zhang, X., Zhou, Y., Li, Y., Fu, X., & Wang, Q. (2017). Screening and characterization of endophytic *Bacillus* for biocontrol of grapevine downy mildew. *Crop Protection*, 96, 173–179. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.02.018>.
59. Zhou, W. N., White, J. F., Soares, M. A., Torres, M. S., Zhou, Z. P., & Li, H.-Y. (2015). Diversity of fungi associated with plants growing in geothermal ecosystems and evaluation of their capacities to enhance thermotolerance of host plants. *Journal of Plant Interactions*, 10(1), 305–314. <https://doi.org/10.1080/17429145.2015.1101495>