

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУР МЕТАГЕНОМОВ МИКОБИОМОВ НАСЕКОМЫХ-КОНСОРТОВ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД БЕЛАРУСИ

Иващенко Л.О.<sup>1</sup>, Баранов О.Ю.<sup>2</sup>, Пантелеев С.В.<sup>2</sup>,  
Колганихина Г.Б.<sup>3</sup>, Падутов А.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Беларусский государственный технологический университет  
(г. Минск, Беларусь)

<sup>2</sup>ГНУ «Институт леса НАН Беларуси»  
(г. Гомель, Беларусь)

<sup>3</sup>Институт лесоведения РАН  
(н.п. Успенское, Московская область, РФ)

*В ходе проведенного исследования 386 образцов метагеномов микробиомов установлено, что изученные 53 вида насекомых являются переносчиками широкого (более 200 таксонов) спектра микромицетов, многие из которых могут проявлять фитопатогенные свойства. Характер переноса идентифицированных видов грибных организмов является неспецифическим, что выражалось как в отсутствии строгой ассоциации в системе «насекомое-микромицет», так и выявлении одного и того же вида микроорганизма у систематически далеких таксонов насекомых. Показано, что в большинстве случаев, преобладающие в метагеномах виды микроорганизмов, являются симбионтами и условными паразитами Insecta, или некротрофными фитопатогенами, способными инфицировать широкий спектр растительных организмов.*

### ВВЕДЕНИЕ

Видовая структура микробиомов насекомых-консортов растений может быть представлена как отдельными таксономическими группами микроорганизмов: микромицетами, бактериями, археями, простейшими и вирусами, так и их сообществами, которые способны формировать с ними временные или постоянные ассоциации [1].

Характер взаимоотношений в системе «насекомое-микроорганизм» может оказывать разнонаправленное влияние как на биологические особенности насекомых, так и на вирулентность патогенов по отношению к растительным видам, с которыми они связаны трофическими цепями. Так, определенным таксонам микроорганизмов благоприятствуют условия и ресурсы среды обитания насекомых, а также возможность более интенсивного распространения. Резидентные микроорганизмы могут содействовать приспособленности насекомых, внося свой вклад в питание, обеспечивая незаменимыми аминокислотами, некоторыми витаминами и стеринами. Элементы микробиома могут защищать своих насекомых-хозяев от энтомопатогенов и паразитов, синтезируя определенные токсины или изменяя иммунную систему насекомых [2].

Распространение фитопатогенных организмов насекомыми переносчиками может осуществляться за счет различных механизмов, которые в первую

очередь определяются характером взаимодействий в системе «насекомое-микроорганизм». В случае пассивного переноса фитопатогенных микроорганизмов на поверхности тела насекомых, их передача, как правило, осуществляется контактным способом. В случае пассивного переноса, характер влияния насекомого-переносчика и фитопатогена друг на друга является, как правило, нейтральным [3]. В случае симбиотического типа, насекомые переносят фитопатогены внутри тела и являются резервуарами для его накопления. Взаимоотношения в данной системе представлены разными формами симбиоза [4].

Видовой состав насекомых, осуществляющих неспецифический перенос грибной и бактериальной инфекции, является с таксономической точки зрения разнообразным. В то же время, специфические переносчики, принадлежат к определенному виду или роду насекомых [3]. Наиболее хозяйственно значимыми насекомыми-переносчиками трансмиссивных болезней растений (без деления на специфических и неспецифических) являются представители 6 отрядов и 28 семейств Insecta [4].

Микробиом насекомых-консортов лесообразующих пород представляет менее изученный объект по сравнению с сообществами микроорганизмов, населяющих почву, водные источники, желудочно-кишечный тракт человека и сельскохозяйственных животных и др., что до настоящего времени было обусловлено отсутствием полной информации об этиологии и механизмах инфекционного патогенеза для ряда хозяйственно-значимых болезней древесных растений. Установление трансмиссивного характера для многих фитозаболеваний, а также выявление векторов их распространения, в существенной степени позволило расширить спектр актуальных вопросов, решаемых с применением методов экологической микробиологии. В то же время, применение традиционных микробиологических подходов для изучения видового разнообразия микроорганизмов переносимых насекомыми имеет ряд существенных ограничений, что связано с отсутствием универсальных питательных сред для их культивирования, а также наличием конкурентных взаимоотношений при выращивании в условиях *in vitro*, что в совокупности не позволяет получать объективные данные о структуре микробиоценозов.

Молекулярно-генетическая диагностика биологического (генетического) материала микроорганизмов, основанная на использовании технологии ПЦР-амплификации, позволяет, как правило, с равной эффективностью выявлять и производить их количественную оценку, вне зависимости от таксономической принадлежности. Данные преимущества ДНК-маркеров делают возможным проведения анализа некультивируемых микроорганизмов, ассоциированных с насекомыми-переносчиками.

Исходя из всего вышесказанного, целью данной работы являлось проведение сравнительного метагенетического анализа микробиомов насекомых-консортов лиственных пород Беларуси, что позволит определить потенциальные векторы распространения фитозаболеваний.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор экспериментального материала насекомых осуществлялся в древо-стоях, расположенных на территории лесхозов Гомельского и Минского ГПЛХО, Негорельского учебно-опытного лесхоза, Корневской экспериментальной лесной базе Института леса НАН Беларуси. Экспериментальный материал представлял собой отдельные особи (личинки и имаго) насекомых из отрядов Полужесткокрылые (Hemiptera), Чешуекрылые (Lepidoptera), Жесткокрылые (жуки) (Coleoptera) собранных в различных частях деревьев семи лиственных пород: березы, ольхи, дуба, осины, тополя, ясеня, клена. Общее количество образцов насекомых составило 386 шт.

Получение препаратов суммарной ДНК из образцов насекомых проводили с использованием модифицированного СТАВ-протокола [5].

В качестве маркерных локусов были выбраны: фрагмент гена субъединицы 1 цитохром с-оксидазы (mtCOI) – проведение видовой верификации насекомых, внутренний транскрибируемый спейсер ITS1 рДНК – метагенетический анализ микобиомов насекомых.

Полимеразная цепная реакция осуществлялась с применением набора ArtMix Форез (2X) (АртБиоТех, Беларусь) согласно инструкции фирмы-производителя. Амплификация маркерных локусов mtCOI и ITS1 осуществлялась с применением сочетаний праймеров LCO1490/HCO2198 и ITS1F/ITS2, соответственно [6, 7].

Секвенирование локуса mtCOI насекомых и фрагментный анализ ампликонов ITS1 микромицетов осуществлялись на базе генетического анализатора Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific, США) согласно протоколов фирмы-производителя. Интерпретация получаемых данных выполнялась с использованием программных пакетов Sequencing Analysis v. 5.1.1 – секвенирование, и GeneMapper v. 4.1 – фрагментный анализ (Thermo Fisher Scientific, США). Видовая идентификация секвенированных нуклеотидных последовательностей образцов насекомых и микромицетов проводилась в базе данных NCBI GenBank (Национальный центр биотехнологической информации, США) [8]. Обозначение видов микромицетов при проведении сравнительной оценки микобиомов производилось на основании использования не бинарного таксономического названия, а значения молекулярного размера маркерного региона ITS1 [9]. При этом, описываемые генотипы ITS1 микромицетов приравнивались не к отдельным видам, а к операционным таксономическим единицам (ОТЕ). Проведенный для ряда микромицетов анализ показал, что диагностированные операционные таксономические единицы (в случае генотипов ITS1) могут представлять собой как отдельные или близкородственные виды ( $D_{ITS1} < 0,03$ ), так и видовые комплексы, не обладающие четкими молекулярно-генетическими различиями по данному региону рДНК.

Основные характеристики структуры метагеномов микобиомов в цифровом формате заносились в базу данных и анализировались с помощью программного пакета Statistica 6.0 (StatSoft Inc., США).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенной генетико-таксономической оценки образцов насекомых в базе данных GenBank NCBI верифицировано 53 вида Insecta. Распределение по древесным породам было следующее: клен – *Periphyllus testudinaceus*; осина – *Saperda perforate*, *Xylotrechus rusticus*, *Stictoleptura rubra*, *Rhagium mordax*, *Xyleborus cryptographus*, *Rusticoclytus rusticus*; тополь – *Byctiscus populi*, *Chrysomela populi*; дуб – *Pyrrhocoris apterus*, *Agriotes sp.*, *Pyrrhidium sanguineum*, *Acrobasis consociella*, *Altica quercetorum*, *Amphipyra berbera*, *Anaspis frontalis*, *Anaspis thoracica*, *Athous subfuscus*, *Caryocolum pullatella*, *Cimberis attelaboides*, *Conistra vaccinii*, *Contacyphon padi*, *Contacyphon variabilis*, *Cyphon pubescens*, *Ectropis crepuscularia*, *Ennomos quercinaria*, *Erannis defoliaria*, *Eudemis profundana*, *Euproctis chrysoorrhoea*, *Eupsilia transversa*, *Kleidocerys resedae*, *Lithophane socia*, *Lymantria dispar*, *Malachius bipustulatus*, *Orgyia antiqua*, *Orthosia incerta*, *Paraphotistus nigricornis*, *Phratora laticollis*, *Ypsolopha ustella*, *Zeiraphera isertana*; бeпеза – *Scolytus ratzeburgi*, *Rhagonycha fulva*, *Callipterinella tuberculata*, *Argyresthia goedartella*, *Elasmucha grisea*, *Saperda scalaris*, *Tenebrionidae*; ольха – *Tillus elongatus*, *Hylesinus sp.*, *Adalia bipunctata*, *Agelastica alni*; ясeнь – *Hylesinus crenatus*, *Thanasimus formicarius*. Из 53 изученных видов насекомых-консортeв, 49 являлись фитофагами, 4 – энтомофагами. По таксономической принадлежности образцов: 31 относились к отряду Coleoptera, 17 – Lepidoptera, 5 – Hemiptera.

Анализ видового разнообразия микобиомов (на основании данных мета-генетического анализа) показал, что оно варьирует в широкой степени как среди различных видов насекомых, так и среди образцов, относящихся к одному виду. Так, например, минимальное количество видов микромицетов (с частотой представленности в микобиоме  $\geq 1\%$ ) было выявлено в образцах гусениц бабочек *A. consociella*, *E. crepuscularia* и *E. transversa* и составило 3 ед. При этом, максимальное число диагностируемых ОТЕ грибов у данных видов насекомых могло достигать 12 ед. Среди жесткокрылых, наименьший уровень видового разнообразия микобиомов установлен для образцов личинок ксилофага *X. cryptographus*, обитающих на осине – число ОТЕ микромицетов составило 4. Наибольшее количество ОТЕ грибов, выявленных в образцах *X. cryptographus*, равнялось 13 ед. В целом, среди изученных образцов микобиомов, максимальное число видов (34 ед.) диагностировано у особей листоеда ольхового *A. alni*. В то же время, у ряда образцов *A. alni*, детектируемое количество ОТЕ равнялось 20 ед.

Проведенная оценка числа нередких видов (с удельным весом  $\geq 5\%$ ), представленных в микобиомах, показала, что среди изученных образцов насекомых значение данного показателя находилось в диапазоне 1-9 ед. В большинстве случаев варьирование данного показателя в пределах одного вида насекомого было умеренным и не превышало 3 единицы, однако могло составлять 7 (*S. perforata*, *E. transversa*) и 8 (*H. crenatus*) единиц.

Количество доминирующих (представленность  $\geq 10\%$ ) видов в микробиомах было меньшим, и варьировало, как правило, в пределах 2-3. В то же время были диагностированы образцы насекомых с минимальным (1 – *E. defoliaria*, *C. vaccinii*, *Y. ustella*, *P. nigricornis*, *E. transversa*, *H. crenatus* и др.) и максимальным (6 – *E. transversa*, *E. chrysorrhoea* и др.) их количеством.

Кроме параметра числа выявляемых видов, аналогичные результаты были получены и при расчете других показателей, характеризующих степень видового разнообразия. Так, варьирование значений индекса Менхиника в пределах образцов, относящихся к одному виду, могло составлять – 0,40-2,53 (*H. crenatus*), индекса Бузаса и Гибсона – 0,40-0,84 (*E. transversa*), индекса видового богатства Маргалёфа – 1,52-4,14 (*X. rusticus*).

Таким образом, исходя из полученных результатов видно, что, несмотря на наблюдаемые отличия уровня разнообразия микробиомов среди таксонов разных видов насекомых, индивидуальная (и вероятно, хронологическая) изменчивость может иметь определяющий характер, что, по всей видимости, обусловлено неспецифическим характером взаимодействия микромицетов и насекомых-переносчиков.

Проведенный детальный анализ уровня видового разнообразия микробиомов среди различных отрядов насекомых показал, что наибольшее выявляемое число ОТЕ (с частотой представленности в метагеноме  $\geq 1\%$ ) микромицетов было характерно для Жесткокрылых (таблица) и составило в среднем 12,4. Меньшим количеством диагностированных видов микромицетов характеризовались Полужесткокрылые и Чешуекрылые. Полученные результаты, по всей видимости, могут быть объяснены особенностями биологии (и в частности, уровнем миграционной активности) представителей данных отрядов. Так, на стадии личинки (гусеницы) уровень миграционной активности у видов чешуекрылых является низким, и питание, как правило, осуществляется на листовых пластинках на начальных стадиях вегетации, в период низкой инфекционной нагрузки.

В то же время среднее число доминирующих видов в микробиомах среди различных отрядов насекомых было относительно сходным, что может указывать на аналогичный характер формирования структуры микробиомов Insecta. Несмотря на наблюдаемые различия параметров, описывающих видовое богатство (индексы видового богатства Маргалёфа и Менхиника) или характер распределения видов в микробиоме (индексы Симпсона, равномерности распределения, доминирования Бергера-Паркера, коэффициента Джини и др.) между отрядами насекомых, диапазоны изменчивости в пределах каждой из групп в значительной степени могли превосходить межгрупповые усредненные значения, что указывает на ведущую роль особенностей микробиомов отдельных индивидов.

Таблица – Значение основных параметров видового разнообразия микобиомов среди таксономических групп насекомых-консортов лиственных пород

Наименование параметра	Жесткокрылые	Полужесткокрылые	Чешуекрылые
Число видов с долевым участием в микобиоме $\geq 1\%$	12,4 (5,2–27,8)	9,9 (8,5–12,0)	7,2 (3,1–11,3)
Число видов с долевым участием в микобиоме $\geq 5\%$	5,1 (1,0–8,4)	4,1 (2,7–7,5)	4,4 (1,1–8,4)
Число видов с долевым участием в микобиоме $\geq 10\%$	2,9 (1,0–5,2)	2,5 (1,3–4,5)	3,1 (1,0–6,0)
Индекс Симпсона	0,3 (0,1–0,7)	0,4 (0,2–0,5)	0,4 (0,1–0,8)
Индекс доминирования	0,7 (0,3–0,9)	0,6 (0,5–0,8)	0,6 (0,2–0,9)
Обратный индекс Симпсона	5,4 (1,4–13,7)	3,4 (2,0–6,6)	3,7 (1,2–9,1)
Индекс Менхиника	1,3 (0,5–2,8)	1,0 (0,9–1,2)	0,7 (0,3–1,1)
Индекс Бузаса и Гибсона	0,9 (0,3–9,3)	0,5 (0,4–0,8)	0,6 (0,4–0,9)
Индекс равномерности распределения	0,8 (0,3–3,0)	0,6 (0,5–0,9)	0,7 (0,3–0,9)
Индекс доминирования Бергера-Паркера	0,6 (0,2–3,4)	0,4 (0,3–0,6)	0,5 (0,2–0,9)
Индекс видового богатства Маргалефа	2,5 (0,8–5,8)	1,9 (1,6–2,4)	1,3 (0,4–2,2)
Коэфф. Джини	0,7 (0,1–5,4)	0,6 (0,3–0,7)	0,5 (0,2–0,7)

Особенности структуры микобиомов были выявлены и для групп Жесткокрылых, различающихся типом питания: фитофагов и энтомофагов. Так, значения большинства параметров, характеризующих видовое разнообразие микобиомов, были, как правило, выше в первой группе: общее количество видов составило 12,8 и 9,5 ед., соответственно; усредненное количество нередких видов для фитофагов составило 5,5, а энтомофагов – 3,2. Кроме того, диапазон значений для первой группы составил 3-8 ед., второй – 1-5 ед. В то же время количество доминирующих видов было относительно сходным и составило 2,9 и 2,8 ед., соответственно. Значение индекса видового богатства Маргалефа равнялось 2,6 (фитофаги) и 1,8 (энтомофаги); индекса Менхиника – 1,0 и 1,3. Кроме того, в структуре микобиомов энтомофагов наблюдалась тенденция к доминированию определенных видов микромицетов, что обуславливало более высокие значения индекса Симпсона (0,40) по сравнению с фитофагами (0,20), и, наоборот, снижения индекса равномерности распределения с 0,90 до 0,60. Однако следует отметить, что значения коэффициента Джини было одинаковым и равнялось 0,70.

Кроме сравнительной оценки видового разнообразия микобиомов насекомых, проведенный метагенетический анализ позволил идентифицировать

широкий спектр генотипов, относящихся к тем или иным видам микромицетов. На основании значений долевого участия генотипов в ПЦР-спектрах образцов были рассчитаны коэффициенты Евклидовой дистанции и, с использованием кластерного анализа, изучена степень сходства микробиомов. Как правило, формирование кластеров носило смешанный характер – в состав групп могли входить как одинаковые, так и различные виды насекомых, что указывает на отсутствие таксоноспецифических (по отношению к насекомым) типов микробиомов, а также разновариантность последних. Так, например, в микробиомах *X. cryptographus* (консорт осины) в более, чем 60% случаев преобладали генотипы ITS1<sup>280</sup> (долевое участие в метагеноме – 0,20-0,68), ITS1<sup>205</sup> (долевое участие в метагеноме – 0,17-0,25), ITS1<sup>270</sup> (долевое участие в метагеноме – 0,10-0,30), в 30% случаев диагностирован ITS1<sup>317</sup> (долевое участие в метагеноме – 0,35-0,45). В альтернативных вариантах представленность данных генотипов не превысила 9%, или они вообще отсутствовали. В единичном случае был выявлен генотип ITS1<sup>215</sup> (долевое участие в образце 0,17). В то же время, микробиомы *S. perforata* (консорт осины), могли как содержать, преобладающие у *X. cryptographus* генотипы ITS1<sup>270</sup>, ITS1<sup>280</sup>, ITS1<sup>317</sup>, так и характеризоваться наличием иных вариантов. Так, например, генотип ITS1<sup>205</sup>, был выявлен в единичных случаях, а его долевое участие в спектрах не превысило 0,02. Количество образцов, включающих генотипы ITS1<sup>270</sup>, ITS1<sup>280</sup> и ITS1<sup>317</sup> составило  $\approx$  25%, 70% и 70%, соответственно. При этом, значения параметра долевого участия для ITS1<sup>270</sup> варьировали в пределах 0,01-0,37, ITS1<sup>280</sup> – 0,02-0,53, ITS1<sup>317</sup> – 0,01-0,58. В единичных образцах были выявлены ITS1<sup>220</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,20), ITS1<sup>303</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,25), ITS1<sup>308</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,65), ITS1<sup>324</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,22). Кроме того, в метагеномах *S. perforata* в 30-50% образцов выявлены характерные для насекомого генотипы ITS1<sup>213</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,14), ITS1<sup>219</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,15), ITS1<sup>267</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,15), ITS1<sup>276</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,62), ITS1<sup>306</sup> – (долевое участие в микробиоме 0,24).

В ходе проведенной идентификация доминирующих групп микромицетов в микробиомах насекомых установлено, что большинство из них являются условными паразитами (или симбионтами) насекомых (*Nakazawaea wyomingensis*, *Candida oregonensis* и др.) или некротрофными фитопатогенными видами (*Cladosporium* spp., *Alternaria* spp., *Phoma* spp., *Epicoccum* spp. и др.), способными инфицировать широкий спектр растительных организмов.

В то же время в микробиомах ксилофагов (или энтомофагов, обитающих под корой), как правило, преобладали различные виды древоразрушающих грибов, или фитопатогены, вызывающие различные виды сосудистых микозов (*Ophiostoma* spp., *Ceratocystis* spp., и др.). Также следует отметить, что среди видов с низкой представленностью (<5%) в микробиомах было идентифицировано более 200 таксонов, способных проявлять фитопатогенные свойства (*Phomopsis* spp., *Didymella* spp., *Erysiphe* spp. и др.).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования образцов метагеномов микобиомов насекомых установлено, что изученные 53 вида насекомых-консортотрофов листовых пород являются переносчиками широкого (более 200 таксонов) спектра микромицетов, многие из которых могут проявлять фитопатогенные свойства. Характер переноса идентифицированных видов грибных организмов являлся неспецифическим, что выражалось как в отсутствии строгой ассоциации в системе «насекомое-микромицет», так и в выявлении одного и того же вида микроорганизма у систематически далеких таксонов насекомых. Показано, что в большинстве случаев преобладающие в метагеномах виды микроорганизмов являются симбионтами и условными паразитами Insecta, или некротрофными фитопатогенами, способными инфицировать широкий спектр растительных организмов.

Работа была частично поддержана грантами БРФФИ Б20Р-175 и РФФИ №20-54-00045.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Clayton K.A., Gall C.A., Mason K.L., Scoles G.A. The characterization and manipulation of the bacterial microbiome of the Rocky Mountain wood tick, *Dermacentor andersoni* // *Parasites and Vectors*. – 2015. – Vol. 8. – P. 1-5.
2. Douglas, A.E. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms // *Annual review of entomology*. – 2015. – Vol. 60. – P.17-34.
3. Agrios G.N. Transmission of plant diseases by insects // *Encyclopedia of entomology*. – 2008. – P. 3853-3885.
4. Черпаков В.В. Дендрофильные насекомые–переносчики и симбионты возбудителей болезней древесных растений // VII Чтения памяти ОА Катаева. Вредители и болезни древесных растений России: Материалы международной конференции / отв. за выпуск А.В. Селиховкина, Д.Л. Мусолина.; Санкт-Петербургский гос. лесотехн. ун-т имени С.М. Кирова. – 2013. – С. 97-98.
5. Падутов, В.Е. Методы молекулярно-генетического анализа / В.Е. Падутов, О.Ю. Баранов, Е.В. Воропаев. – Минск: Юнипол, 2007. – 176 с.
6. Folmer, O. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / O. Folmer [et al.] // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 1994. V. 3, №5. P. 294-299.
7. White, T.J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T.J. White [et al.] // *PCR Protocols: A guide to methods and applications* / ed.: M.A. Innis [et al.]. – New York, 1990. – P. 315-322.
8. GenBank / D.A. Benson [et al.] // *Nucleic acids research*. – 2013. – Vol. 41. – P. 36-42.



9. Баранов, О.Ю. Метагеномный анализ смешанных инфекций посадочного материала в лесных питомниках / О.Ю. Баранов, С.В. Пантелеев, В.А. Ярмолович // Сб. науч. тр. / НАН Беларуси, Институт леса. – Гомель, 2014. – Вып. 74: Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 159-169.

#### **COMPARATIVE ANALYSIS OF METAGENOMES OF INSECTS – HARDWOOD SPECIES CONSORTS IN BELARUS**

*Ivashchenko L.O., Baranov O.Yu., Panteleev S.V.,  
Kolganikhina G.B., Padutov A.V.*

*Analysis of 386 samples of metagenomes showed, that studied 53 species of insects are carriers of a wide (more than 200 taxa) spectrum of micromycetes, many of which can exhibit phytopathogenic properties. The nature of the transfer of the identified species of fungal organisms is nonspecific, that was supported by both in the absence of a strict association in the “insect-micromycete” system, and in the identification of the same type of microorganism in systematically distant taxa of insects. It has been shown that in most cases, the types of microorganisms prevailing in the metagenomes are symbionts and semi-parasites of Insecta, or necrotrophic phytopathogens capable of infecting a wide range of plant organisms.*

**Статья поступила в редколлегию 31.03.2022 г.**

